



REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA
RECHERCHE SCIENTIFIQUE



Université des frères Mentouri Constantine
Faculté des sciences de la nature et de la vie
Département de Biochimie et Biologie Cellulaire et Moléculaire

Mémoire présenté en vue de l'obtention du Diplôme de Master

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie

Filière : Sciences Alimentaires

Spécialité : Biochimie de la Nutrition

Thème :

Production de cellulases et de xylanases levuriennes par fermentation solide à base de son de blé et des fibres de halfa

Présenté et soutenu par : TEBBANI Ahmed
NEMER Oussaid

Le 07\07\ 2020

Jury d'évaluation :

Président : M^R NOUADRI T. MCA UMC.Constantine 1

Encadreur : M^{me} DAKHMOUCHE S. M.C.A. ENS Assia Djebar. Constantine

Examineur : M^{me} BENNAMOUN L.MCB.UMC.Constantine 1

Dédicace



Au nom de dieu je dédié ce travail en premier lieu à mes parents, spécialement a ma chère maman qui es toujours présente à mes cotés pour me soutenir.

Mon ange que dieux le protège pour nous.

A mon frère.

A toute ma famille

A toutes les personnes qui m'ont aidé, soutenu et encouragé, je vous remercie.

Mon binome Ahmed qu'on a partagé ensemble tout les moments de travail

Mes amis (es) et mes collègues

NEMER Oussaid



Dédicace



Tous les mots ne peuvent exprimer la gratitude, l'amour, le respect pour ceux d'entre moi. Ma chérie, à ceux qui ont toujours cru en moi, à ceux qui m'ont toujours encouragé.

Surtout mes parents. Je sais que je ne pourrai pas compenser ce que vous m'avez donné. Vous êtes l'édulcorant qui m'a montré la voie du succès depuis mon premier pas dans l'éducation.

À ma mère chère, gentille, honorable et affectueuse: Vous représentez pour moi un symbole. La bonté par excellence est la source de la tendresse et un exemple de dévouement imparable. Encouragez-moi et priez pour moi.

Vos prières et vos bénédictions m'ont beaucoup aidé à terminer mes études.

Dieu vous bénisse avec le langage de la vie et vous protège pour moi.

À mes chers frères: Salim, Azzouz et Rida. Dieu vous remplit de bonheur, Santé, succès et prospérité dans votre vie.

À mes chères sœurs: Sihem, Abba. Dieu vous préserve et vous unit

À toute ma grande famille: mes tantes, mes oncles, mes cousins.

À mes amis Samir, Lokmane, Imad et Oussama.

À tous mes camarades de classe: Rayane, Zakaria.

Merci d'être dans ma vie.

À toutes les personnes qui m'aiment.

TEBBANI Ahmed





Remerciement

Nous exprimons tout d'abord, nos profonds remerciements à ALLAH tout puissant, qui nous a guidé sur le droit chemin et nous a donné le courage et la volonté de finir ce mémoire.

Nos remerciements les plus sincères s'adressent à notre encadreur

M^{me} DAKHMOUCHE, pour sa confiance, ses judicieux conseils, ses jugements critiques, son soutien, ses qualités humaines, nous tenons à lui exprimer toute nos gratitude.

Nous tenons à remercier les membres de jury qui ont bien voulu accepter de valoriser ce travail

Nous remercions aussi profondément M^{me} BENNAMOUN, d'avoir donné le grand honneur d'examiner et de juger ce mémoire M^R NOUADRI.

Enfin, nous remercions profondément notre précieuse famille et nos chères amies à la fois pour leur soutien infatigable, leur patience admirable et leur affection continuelle.

TEBBANI Ahmed

NEMER Oussaid



TABLE DES MATIERES

LISTE DES ABRÉVIATIONS

LISTE DES TABLEAUX

LISTE DES FIGURES

INTRODUCTION.....	1
--------------------------	----------

Chapitre I : Fermentation solide

1 Définition.....	3
2 Diverses étapes suivies en fermentations solides	3
2.1 Préparation du substrat carboné	3
2.2 Inoculation et incubation du milieu de culture	4
2.3 Extraction	4
3 Facteurs affectant la fermentation solide.....	4
3.1 Facteurs biologiques.....	5
3.1.1 Micro-organisme	5
3.1.2 Substrats	5
a. Substrats amylacés	5
b. Substrats riches en protéines	6
c. Substrats cellulosiques ou lignocellulosiques	6
d. Substrats à sucres solubles	6
e. Support inerte	6
3.2 Facteurs physico-chimiques	7
3.2.1 Teneur en humidité	7
3.2.2 pH	7
3.2.3 Température	7
3.2.4 Environnement gazeux.....	8
3.2.5 Aération.....	8
3.2.6 Taille des particules.....	8

3.3	Facteurs mécaniques	9
3.3.1	Agitation.....	9
3.3.2	Conception particulière des bioréacteurs... ..	9
3.4	Paramètres nutritionnels	9
3.4.1	Sources de carbone	10
3.4.2	Minéraux	10
3.4.3	Source d'azote	10
3.4.4	Vitamines	10
4	Avantages et Inconvénients de la fermentation solide	11
4.1	Avantages de la fermentation solide	11
4.2	Inconvénients des fermentations solide	11
5	Exemples des résidus agricoles utilisés en fermentation solide.....	12
5.1	Son de blé.....	12
5.2	Fibres d'halfa.....	13

Chapitre II : Enzymes lignocellulosiques et leurs substrats

1	Substrats lignocellulosiques.....	15
1.1	Cellulose.....	16
1.1.1	Définition	16
1.1.2	Origine de la cellulose.....	16
1.1.3	Structure de cellulose	17
	a) Structure moléculaire	18
	b) Structure supramoléculaire.....	18
1.2	Hémicellulose.....	19
1.2.1	Mannane.....	20
1.2.2	Xylane	20
	1.2.2.1 Définition	20
	1.2.2.2 Origine de xylane	21
	1.2.2.3 Structure de xylane.....	21
	1.2.2.4 Classification des xylanes... ..	23
1.2.3	Xyloglucane	23
1.3	Lignine	24

2	Enzymes Lignocellulosiques	25
2.1	Xylanases	25
2.1.1	Définition	25
2.1.2	Classification des xylanases	25
2.1.2.1	En fonction de leurs propriétés physicochimiques et leur point isoélectrique (pI).....	25
2.1.2.2	En fonction de leur structure primaire et la structure des domaines catalytiques	26
a)	Famille 10.....	26
b)	Famille 11.....	27
2.1.2.3	En fonction de leur mode d'action.....	28
a)	Endo-1,4- β -xylanases (EC 3.2.1.8).....	28
b)	β -Xylosidases (xylan-1,4- β -xylosidase ; E.C.3.2.1.37).....	28
c)	α -Glucuronidases (α -glucosiduronase ; E.C.3.2.1.139)	29
d)	α - Arabinofuranosidases (E.C.3.2.1.55)	29
2.1.3	Synergie enzymatique avec les xylanases... ..	29
2.1.3.1	Acétyle estérase (EC 3.1.1.6)	29
2.1.3.2	Acétyle-xylan estérase (EC.3.1.1.72)	29
2.1.3.3	Acide férulique estérase et coumarique estérase (EC 3.1.1.73).....	30
2.1.4	Productions de xylanase	30
2.1.4.1	Production bactérienne	31
2.1.4.2	Production fongiques	31
2.1.5	Utilisations industrielles de xylanases.....	32
2.2	Cellulases	33
2.2.1	Définition	33
2.2.2	Mode d'action de cellulases	34
2.2.3	Classification des cellulases	35
2.2.3.1	Endo- β (1 \rightarrow 4) glucanase (Endocellulase, EG) (EC 3.2.1.4).....	35
2.2.3.2	Exo- β -(1 \rightarrow 4) glucanase (Cellobiohydrolase) (EC3.2.1.91).....	35
2.2.3.3	β - (1 \rightarrow 4) glucosidase ou Cellobiase (EC 3.2.1.21)	36

2.2.3.4	Cellulose phosphorylase ou cellobiase : Orthophosphate D-glucosyl transférase (EC 2.4.1.20)	36
2.2.3.5	Cellodextrine Phosphorylase ou 1,4-B- D-Oligo Glucan Ortho - phosphate Alpha – D-glycosyl transférase (EC2.4.1.49)	36
2.2.3.6	Cellulose Epimerase (EC 5.1.3.11)	36
2.2.4	Sources de cellulases	36
2.2.4.1	Chez les bactéries...	37
2.2.4.2	Chez les champignons	38
2.2.4.3	Chez les levures	39
2.2.5	Production de la cellulase	40
2.2.5.1	Production bactérienne	40
2.2.5.2	Production fongiques	40
2.2.6	Caractéristiques des enzymes cellulolytiques	41
2.2.7	Utilisations industrielles de cellulases	42
2.3	Ligninases	43

Chapitre III : Levures productrices des enzymes lignocellulosiques

1	Généralités	44
2	Écologie et habitats naturels	44
3	Classification des levures	45
3.1	Ascomycotina ou « levures vraies »	46
3.2	Basidie mycotina ou « levures fausses »	46
3.3	Deuteromycota ou « levures imparfaites »	47
4	Caractéristiques des levures	48
4.1	Caractéristiques sexuelles...	48
4.2	Caractéristiques culturelles	48
4.3	Caractéristiques physiologiques	49
5	Besoins des levures	49
5.1	Besoins en oxygène-hydrogène	49
5.2	Besoins énergétiques...	49
5.3	Besoins nutritionnels	50
5.3.1	Carbone	50
5.3.2	Azote	50

5.3.3	Sels minéraux et oligo-éléments...	51
6	Levures productrices des enzymes lignocellulosiques	51
6.1	Levures productrices des xylanases	51
6.2	Levures productrices de cellulases	52
7	Facteurs affectant la production de xylanases et de cellulases par des souches de levure	52
7.1	Température et pH	52
7.2	Sources de carbone	53
7.3	Sources d'azote	53
7.4	Humidité	54
7.5	Différente solution saline sur la production d'enzymes	54
8	Biotechnologie et levures	54
	Conclusion	55
	Références bibliographiques	58
	Résumés	

Liste des abbreviations

ACMCase :	Activity carboxyméthylcellulase.
AW:	Activity of water.
CAZy:	Carbohydrate-active enzymes data base.
DP:	Degree of polymerization.
EC :	Enzym commission.
SmF :	Submerged fermentation.
GH:	Glycoside hydrolases.
PDA:	Potato- dextrose- agar.
PUF:	Polyuréthane foam.
SB :	Sugar cane bagasse.
FMS:	Fermentation en milieu solide
SSF:	Solid stat fermentation.
LiP :	Lignin peroxidases.
MnP:	Manganese peroxidases.

Liste des tableaux

Tableau 1:	Composition du son de blé	13
Tableau 2:	Composition chimique d'halfa	14
Tableau 3:	Catégories des fibres végétales	17
Tableau 4:	Différents familles de xylanes et leurs caractéristiques structurales	23
Tableau 5:	Caractéristiques générales de xylanase	30
Tableau 6:	Production de xylanase par des souches bactériennes	31
Tableau 7:	Production de xylanase par des souches fongiques	32
Tableau 8:	Applications de xylanases dans des différentes industries	33
Tableau 9:	Certaines bactéries cellulolytiques et leurs sources	37
Tableau 10:	Champignons cellulolytiques et leurs sources	38
Tableau 11:	Caractéristiques des enzymes cellulolytiques	41
Tableau 12:	Applications de cellulase dans les différentes industries.....	42
Tableau 13:	Habitats naturels des levures	45
Tableau 14:	Classification des principaux genres de levure	46
Tableau 15 :	Sources de carbone utilisés par les levures.....	50
Tableau 16:	Source d'azote et carbone utilisées pour la production de xylanase chez certains microorganismes.	53

Liste des figures

Figure 1 :	Structure du grain de blé	12
Figure 2 :	Délimitation des steppes algériennes	14
Figure 3:	Structure de lignocelluloses	15
Figure 4:	Structure de la cellulose	18
Figure 5:	Arrangement cristallin des chaînes d'une microfibrille de cellulose	19
Figure 6:	Structure supramoléculaire de la cellulose.....	19
Figure 7:	Compositions de substrat hémicellulosique.....	20
Figure 8:	Structure de xylane	22
Figure 9:	Structure de xyloglucane.....	24
Figure 10:	Trois monomères phénylpropane en lignine.....	24
Figure 11:	Site actif typique de xylanases GH10 chez <i>Streptomyces olivaceoviridis</i> E-86.....	26
Figure 12:	Site actif typique de xylanases GH11 chez le <i>Trichoderma reesei</i> RUT- C30	27
Figure 13:	Clivage du xylane par les enzymes xylanolytiques.....	28
Figure 14:	Mode d'action des principales hémicellulases nécessaires à l'hydrolyse des (glucurono) arabinoxylanes.....	29
Figure 15:	Hydrolyse enzymatique de celluloses.....	34
Figure 16:	Hydrolyse enzymatique de cellulose par l'action synergique de cellulases	35
Figure 17:	Morphologie d'une levure	44
Figure 18:	Reproduction asexuée d'une levure.....	47
Figure 19:	Reproduction sexuée d'une levure	48

INTRODUCTION

Les biomasses lignocellulosiques sont des sources renouvelables de produits chimiques et d'énergie, est la principale composante des déchets générés par les activités agricoles. La disponibilité d'hydrates de carbone en grandes quantités dans la biomasse lignocellulosiques et sa renouvelabilité ont attiré l'attention des chercheurs sur l'exploitation du matériel pour la production d'enzymes industrielles importantes (Romero-Gomez., 2014).

Plusieurs déchets agro-industriels ont été signalés comme matières premières potentielles, notamment les pailles, les sons, les pelures et la bagasse, ces derniers contiennent les composants nécessaires pour la production enzymatique, parmi ces composants la cellulose et l'hémicellulose (Ferreira *et al.*, 2016). L'un de ces déchets générés par l'industrie sucrière, le son de blé, a été largement étudié pour son adéquation en tant que matières premières à des fins de bioraffinerie, sans oublier les fibres de halfa, qui contiennent de nombreux composés importants pour la production d'enzymes lignocellulosiques.

En raison de la disponibilité de ces matériaux biologiques en abondance, et l'importance de ses résultats après la dégradation, les cellulases et les xylanases microbiennes sont devenues des biocatalyseurs importants vu leur nature complexe et leur large applications industrielles. Jusqu'en 2021, le marché des enzymes lignocellulosiques devrait atteindre 1,27 milliard de dollars et devrait croître en raison de l'expansion des utilisations dans plusieurs industries, y compris l'émergence des industries des biocarburants de deuxième génération (Joyce Siqueira *et al.*, 2020).

La fermentation à l'état solide (FMS) est définie comme un processus de fermentation dans lequel les micro-organismes se développent sur des matériaux solides sans la présence de liquide libre, elle présente un certain nombre d'avantages économiques et technologiques dont la faiblesse des coûts et la simplicité des équipements (Durand, 2003), Une littérature abondante décrit la production de cellulases et de xylanases à partir de champignons filamenteux (Andersen *et al.*, 2016) et de bactéries (Gilbert et Hazlewood, 1993) par fermentation solide à l'aide de substrats lignocellulosiques, Alors que les processus FMS à base de levures ont été moins fréquemment rapportés. Le présent travail décrit l'utilisation des substrats lignocellulosiques en FMS par une culture levuriennes et les facteurs affectant la préparation de multienzymes contenant des activités cellulases et xylanases.

Alors que le potentiel de production de cellulase ou de xylanase à base de fermentation solide n'est pas communément trouvé chez les souches de levure et les principaux genres étudiés comprenaient *Cryptococcus*, *Fellomyces*, *Myriangiale* et *Ocultifer*. Très peu de souches pouvaient élaborer simultanément des activités cellulolytiques et xylanolytiques. Cependant, l'exploitation des levures pour la production d'enzymes dégradant le son de blé et les fibres de halfa peut offrir plusieurs avantages. Par exemple, les levures peuvent être utilisées pour la coproduction de paroi cellulaire végétale, de protéines unicellulaires, d'éthanol et de quelques autres produits à valeur ajoutée apparentés dans une période de temps relativement plus courte. Contrairement aux champignons filamenteux, ils ne produisent pas d'hyphes ou de granules et ne causent donc pas de problèmes rhéologiques pendant la fermentation (Ferreira *et al.*, 2016). Il convient également de noter que l'aptitude de la levure pour le biotraitement consolidé ou comme alternative à *Trichoderma sp.* (Faizan Qadir *et al.*, 2018).

Le travail présenté dans ce manuscrit a été réalisé dans le cadre d'un projet PRFU L'un de ses objectifs était de développer des biocatalyseurs ligno-cellulolytiques par fermentation en milieu solide, puis de les comparer à ceux produits par fermentation en milieu submergé. Cette étude est basée sur le son de blé, un coproduit lignocellulosique issu du procédé de meunerie, disponible en grande quantité sur les sites industriels et présentant actuellement une valeur ajoutée limitée et l'alfa (halfa) (*Stipa tenacissima*), une plante herbacée vivace qui pousse dans des régions arides. Cette étude vise un concept innovant de procédé pour convertir l'ensemble des polysaccharides en bioproduits : enzymes d'intérêt industriel et permettre une autre utilisation du son de blé d'alfa qu'en alimentation animale.

La première partie de ce mémoire traitera les différents substrats lignocellulosiques et leurs structure. Ensuite, la seconde partie de ce manuscrit sera consacrée à l'étude des enzymes lignocellulosiques, notamment les cellulases et les xylanases, leur classification, leur structure, leur action et leur utilisation industrielle caractéristiques. Enfin, la troisième et dernière partie reposera sur l'étude des levures, leur habitat et leurs applications industrielles.

SYNTHESE
BIBLIOGRAPHIQUE

CHAPITRE I
FERMENTATION SOLIDE

1 Définition

Selon Viniegra *et al.*, (1997) , la fermentation solide est un processus microbien se produisant principalement à la surface des matériaux solides qui ont la propriété d'absorber ou de contenir de l'eau, avec ou sans nutriments solubles.

Et d'après Rahardjo *et al.*, (2006), la fermentation solide est une croissance de Micro-organismes sur un substrat solide humidifié, dans lequel une humidité simplifiée est présente pour maintenir la croissance microbienne et le métabolisme, D'après (Rosales *et al.*, 2007), la fermentation solide présente la croissance des micro-organismes se fait sur des substrats ou supports solides ou semi-solides.

2 Diverses étapes suivies en fermentations solides

Les différentes étapes suivies au cours d'une fermentation solide sont :

- a. La préparation du substrat et du milieu de culture et sa stérilisation généralement à 121 °C pendant 21 minutes.
- b. Après le refroidissement, l'inoculation du milieu de culture est réalisée.
- c. L'incubation du milieu inoculé en maintenant dans la mesure du possible les conditions environnementales optimales (Musaalbakri *et al.*, 2017).

2.1 Préparation du substrat carboné

Les substrats carbonés utilisés en fermentation solide proviennent essentiellement des résidus agricoles et agroalimentaires. Ce sont les substrats lignocellulosiques (paille, son, ... Etc).

Les féculents (résidus de banane, de soja, les graines, etc.), les supports synthétiques (mousse de polyuréthane, résine polymérique, etc).

La préparation du substrat carboné vise à lui faire subir divers traitements physiques, chimiques ou biologiques (enzymes) afin de favoriser une grande accessibilité des constituants aux microorganismes.

Le traitement physique peut se faire soit mécaniquement (broyage, concassage, hachage, aplatissage), soit thermiquement (autoclavage), soit par irradiation ou par ultrasonication. Le traitement chimique se fait par la voie des alcalins, acides, oxydants, gaz et solvants (Assamoi *et al.*, 2009).

2.2 Inoculation et incubation du milieu de culture

L'inoculation du milieu de culture se fait le plus souvent à partir d'une suspension de spores. Ces dernières restent viables plus longtemps que le mycélium et sont résistantes aux conditions externes et se conservent plus facilement.

Par ailleurs, l'optimisation des conditions d'incubation est une étape très importante au cours de la fermentation, elle permet d'avoir une bonne croissance de la souche dans son substrat et un meilleur rendement des métabolites désirés (Assamoi *et al.*, 2009).

2.3 Extraction

A la fin de la fermentation, la biomasse solide est traitée avec de l'eau distillée et agitée soigneusement sur un agitateur mécanique. L'échantillon est filtré à travers une mousseline et le résidu est traité à nouveau avec l'eau distillée de la même manière et filtré. Les filtrats sont regroupés et centrifugés, et le surnageant clair est utilisé comme source de métabolites (Kunamneni *et al.*, 2005).

3 Facteurs affectant la fermentation solide

Les performances du processus de la fermentation solide peuvent être influencées par divers facteurs, qui peuvent être divisés en quatre grandes catégories (Musaalbakri *et al.*, 2017), à savoir :

- Facteurs biologiques
- Facteurs physico-chimiques
- Facteurs mécaniques
- Paramètres nutritionnels dans la fermentation solide et fermentation submergée: Les sources azotées et carbonées, les vitamines et les oligo-éléments (Walia *et al.*, 2017 et Alokika *et al.*, 2019).

3.1 Facteurs biologiques

3.1.1 Micro-organisme

Le critère le plus important en fermentation solide est la sélection du micro-organisme approprié, qui a la capacité de dégrader le substrat solide. Les processus SSF sont principalement dus à l'activité de fermentation des champignons, des bactéries, de monocultures ou de cocultures de levures, de champignons de bactéries (Musaalbakri *et al.*, 2017).

La sélection du micro-organisme dépend généralement du type de substrat solide, des exigences de croissance et du produit final visé. Ces critères affecteront la conception de la fermentation et le traitement en aval (Krishna *et al.*, 2005).

❖ Inoculum

L'inoculum est une préparation contenant un grand nombre de micro-organismes viables, qui peut être ajouté pour provoquer des changements souhaitables dans le substrat solide (Visintin *et al.*, 2017).

La densité de l'inoculum, l'âge de l'inoculum, le milieu utilisé pour sa culture, et son état physiologique sont des facteurs d'une importance primordiale dans de nombreux processus de fermentation, aussi (Crafack *et al.*, 2014).

Si l'inoculum utilisé pour la production de métabolites secondaires n'est pas dans un bon état physiologique, une diminution considérable de la production se produira (Crafack *et al.*, 2014).

3.1.2 Substrats

a. Substrats amylacés

Les substrats féculents utilisés dans la fermentation en milieu solide solide comprennent le riz, l'orge, l'avoine, le manioc, le son de blé, la farine de manioc, la farine de maïs, les résidus de patate douce et le zeste de banane. Les substrats amylacés, riches en glucides, sont hydrolysés pour produire des sucres simples qui peuvent être consommés facilement par les micro-organismes (Musaalbakri *et al.*, 2017).

b. Substrats riches en protéines

Les sous-produits alimentaires et agro-industriels tels que les tourteaux présentent une source idéale de nutriments protéiques. Leur utilisation comme substrat solide est très appréciée en fermentation solide. Les tourteaux, étant riches en protéines (source importante d'azote) et soutenus par d'autres nutriments tels que les glucides et les minéraux, offrent une large gamme de substrats alternatifs en fermentation solide pour la production de diverses enzymes telles que les protéases, lipases,... etc. de biomasse, d'acides organiques et de biofertilisants (Musaalbakri *et al.*, 2017).

c. Substrats celluloseux ou lignocelluloseux

La plupart des résidus agricoles contiennent des niveaux élevés de la cellulose ou de la lignocellulose, qui peuvent être utilisés comme substrats solides dans le SSF. Il s'agit notamment de la bagasse de canne à sucre, des coques de soja, du son de blé, de balle de riz, des tiges de riz, des épis de maïs, des cosses d'orge, de la pulpe de betterave à sucrière, de la paille de blé, de la paille d'orge et du bois (Musaalbakri *et al.*, 2017).

d. Substrats à sucres solubles

Les substrats solides contenant une quantité importante de sucres solubles peuvent être obtenus à partir de la transformation des fruits tels que la mélasse, le marc de raisin, le marc de pomme, le marc de kiwi, le zeste de citron, la pulpe de citron, le marc de pêche, les Déchets d'ananas, le sorgho doux, le fourrage et les betteraves à sucre, la pulpe de betterave, les gousses de caroube et le pulpe de café (Musaalbakri *et al.*, 2017).

e. Support inerte

Il existe différents supports inertes qui peuvent être utilisés pour simuler les conditions d'un FMS typique. Ceux-ci incluent la vermiculite, la perlite, les granules d'argile, les particules de pouzzolane (matériau volcanique), le chanvre, la mousse de polyuréthane foam (PUF) et le polystyrène. Le support inerte est rempli de milieux liquides chimiquement définis. Plusieurs avantages du SSF sur support inerte par rapport au SSF sur substrats solides naturels (Xu *et al.*, 2011 et Ganaie *et al.*, 2017) ont été déterminés, telles que:

- Amélioration des conditions aérobies homogènes.
- Amélioration du contrôle et de la surveillance des processus.

3.2 Facteurs physico-chimiques

3.2.1 Teneur en humidité

Les besoins en eau des micro-organismes pour l'activité microbienne peuvent être exprimés quantitativement sous la forme d'une activité d'eau de l'environnement ou du substrat ainsi À une teneur élevée en humidité, les particules de substrat solides ont tendance à coller et à réduire ainsi le rapport surface / volume du matériau solide (Musaalbakri *et al.*, 2017).

Les niveaux d'humidité élevés peuvent provoquer l'agglomération de particules moyennes dans le SSF et conduire à des limitations de transfert d'oxygène. En conséquence, une grande diminution est observée dans la production de métabolites microbiens. Par conséquent, il est important de surveiller et de maintenir la teneur en humidité à un niveau optimal (Mitchell *et al.*, 2002).

L'air saturé est généralement appliqué au système comme alternative pour maintenir la teneur en activité d'eau et en humidité du substrat fermenté. C'est également une pratique courante utilisée pour éviter le séchage du substrat (Musaalbakri *et al.*, 2017).

3.2.2 pH

En FMS, le pH est très difficile à mesurer et à contrôler. Cela est dû à la nature du substrat solide, à la très faible teneur en eau (manque d'eau libre), à l'hétérogénéité des conditions des systèmes et au manque (ou à l'absence) de méthodes de mesure du pH appropriées à notre connaissance, aucune électrode fiable ne peut mesurer le pH dans le milieu solide (Behera *et al.*, 2016). Cependant, Chaque micro-organisme possède une plage de pH pour sa croissance et son activité avec une valeur optimal (Bellon *et al.*, 2003).

3.2.3 Température

La température représente le paramètre le plus difficile à réguler lors d'une fermentation solide. En effet, elle est liée aux activités métaboliques du micro-organisme cultivé (Francis *et al.*, 2019).

La température présente un problème pendant le processus de fermentation solide en raison de la chaleur générée par l'activité microbienne et accumulée dans le système (Nigam *et al.*, 2009).

La chaleur doit être éliminée du système pour éviter la surchauffe et ainsi perturber la croissance des micro-organismes et la formation de produits, l'augmentation de la chaleur entraîne d'énormes pertes d'humidité et, dans ces circonstances, elle perturbe la croissance des microorganismes (Pandey *et al.*, 2001)

3.2.4 Environnement gazeux

Les gaz d'intérêt sont l'oxygène et le dioxyde de carbone, l'oxygène doit diffuser de l'espace inter-particules vers la biomasse. Un apport adéquat d'oxygène est nécessaire pour maintenir les conditions aérobies (Finkler *et al.*, 2017).

Le dioxyde de carbone doit diffuser de la biomasse vers l'espace inter-particules et doit être retiré du système. Cette exigence peut être obtenue par l'aération ou par le mélange des solides de la fermentation (Nava *et al.*, 2011).

Une limitation de l'oxygène peut se produire dans les zones profondes du substrat. Cette situation peut être surmontée en mélangeant le substrat de fermentation par des procédés appropriés (Von *et al.*, 2004).

3.2.5 Aération

Le besoin des micro-organismes en oxygène est variable. De l'oxygène ou de l'air est généralement injecté dans le milieu. L'aération joue deux rôles importants dans SSF (Assamoi *et al.*, 2008 et Zhang *et al.*, 2003):

- Répondre à la demande en oxygène en fermentation aérobie.
- Transport de chaleur et de masse dans un système hétérogène.

3.2.6 Taille des particules

Les propriétés granulométriques des substrats solides détermine la forme, la zone accessible, la surface et la porosité des substrats solides (Richard *et al.*, 2004), la taille des particules affecte également la taille des vides inter-particules et la porosité (Nigam *et al.*, 1994).

Tout changement de la porosité du lit de substrat solide modifie la densité apparente du substrat solide et la diffusion des gaz dans le lit, Une grande taille de pore convient à une alimentation en oxygène adéquate, Si la porosité est limitée, la diffusivité effective des gaz est moindre (Rahardjo *et al.*, 2005).

3.3 Facteurs mécaniques

3.3.1 Agitation

L'agitation ou le mélange joue le même rôle que l'aération. De plus l'agitation est une alternative possible pour résoudre les problèmes d'hétérogénéité, elle pourrait améliorer l'homogénéité et perturber les gradients (Mitchell *et al.*, 2010). Une agitation continue peut également créer des problèmes liés aux dommages cellulaires, en particulier lorsque des champignons filamenteux sont utilisés (Gasiorek *et al.*, 2008), une vitesse d'agitation lente peut être nécessaire. Certains bioréacteurs possèdent une agitation intermittente pour éviter de graves dommages au mycélium (Musoni *et al.*, 2015). En fermentation solide, l'agitation est préférée avec les bactéries ou les levures car leurs cellules ne sont pas en contact étroit avec la surface du substrat solide (Musaalbakri *et al.*, 2017).

3.3.2 Conception particulière des bioréacteurs

Dans le processus de fermentation, le bioréacteur fournit les conditions appropriées pour la croissance et l'activité des micro-organismes impliqués, qui permettent l'activité microbiologique.

La fermentation en milieu solide peut être considérée comme un «système fermé». Au temps t^0 , le substrat solide stérilisé dans le bioréacteur est inoculé avec le micro-organisme et l'incubation peut se poursuivre dans des conditions physiologiques optimales. Au cours de toute la fermentation, rien n'est ajouté dans le bioréacteur à l'exception de l'oxygène (sous forme d'air). La composition du milieu de culture, la concentration de biomasse et les concentrations de métabolites changent généralement et constamment en raison du métabolisme des cellules (Musaalbakri *et al.*, 2017).

3.4 Paramètres nutritionnels

De nombreux nutriments affectent la fermentation solide ils peuvent réguler la sporulation par des effets métaboliques, Ces nutriments comprennent des sources de carbone et d'azote, des minéraux et des vitamines ou des cofacteurs. La biomasse cellulaire présente en moyenne 40 à 50% de carbone, 30 à 50% d'oxygène, 6 à 8% d'hydrogène et 3 à 12% d'azote. Autres éléments tels que le phosphore, le soufre et les métaux sont également importants, bien qu'en petites quantités (Pandey *et al.*, 2001).

3.4.1 Sources de carbone

Le carbone représente la source d'énergie qui sera disponible pour la croissance du micro-organisme. Il peut s'agir d'un composé monosaccharide (le glucose) ou des molécules complexes (la cellulose ou l'amidon). Les autres sources de carbone incluent le saccharose, le lactose, le raffinose, le maltose, le cellobiose, l'extrait de malt, le glycérol, l'éthanol, l'acétate de potassium, etc. et les acides aminés (Krishna, 2005).

3.4.2 Minéraux

Les minéraux améliorant la sporulation fongique (Krishna, 2005), notamment Na^{2+} , Ca^{2+} , ...etc.

3.4.3 Source d'azote

L'azote est un élément structurel important requis pour les processus métaboliques dans le système microbien. Par conséquent, le choix de la source d'azote est important pour la croissance des micro-organismes qui affectent ensuite le rendement global des enzymes. La peptone, la tryptone, le tourteau de soja, l'extrait de levure, etc. se sont avérés être une source d'azote appropriée. Les besoins de ces sources d'azote varient pour différents micro-organismes ; par conséquent, l'optimisation du type et du taux de la source d'azote dans les milieux est un paramètre important (Nisha *et al.*, 2019).

3.4.4 Vitamines

Certains composés tels que la thiamine, la biotine, l'acide folique, la thiamine et la biotine et ont été signalés pour améliorer la sporulation fongique lorsqu'elle est ajoutée au milieu de culture (Larroche *et al.*, 1996).

4 Avantages et Inconvénients de la fermentation solide

4.1 Avantages de la fermentation solide

Les avantages des fermentations solides sont nombreux :

- ✓ Simplicité de SSF car elle ne nécessitant pas d'équipements sophistiqués pour les contrôles permanents des paramètres environnementaux (facultatifs).
- ✓ Faible cout des équipements et des opérations.
- ✓ Absence de production de mousses lors des fermentations solides, En revanche, les moisissures filamenteuses rendent souvent les milieux liquides fortement visqueux. Ce qui entraine des problèmes à l'agitation et au transfert d'oxygène (Durand, 2003 ; Robledo *et al.*, 2015 et Alokika *et al.*, 2019).

4.2 Inconvénients des fermentations solides

Selon assamoi *et al.*, (2008) et Krishna *et al.*, (2005) , la fermentation solide présente de nombreux inconvénients tell que :

- ✓ Les connaissances physiologiques et technologiques de la croissance des microorganismes sur milieux solides sont faibles.
- ✓ Les problèmes de transfert d'oxygène et de chaleur rendent difficile l'augmentation d'échelle des procédés.
- ✓ Il est pratiquement difficile d'assurer une distribution parfaitement homogène de substances ajoutées au milieu de culture. Ce qui rend le contrôle des paramètres de culture tels que le pH, l'humidité et la concentration des nutriments, assez aléatoire.
- ✓ Les microorganismes étant collés au substrat, l'estimation de la biomasse est délicate.
- ✓ Dans la fermentation solide fongique, le contrôle du pH est pratiquement impossible en raison du système hétérogène triphasé et du manque d'équipements et d'électrodes appropriés pour déterminer le pH dans les matériaux solides.

5 Exemples des résidus agricoles utilisés en fermentation solide

Une variété de matières lignocellulosiques, telles que la bagasse de canne à sucre, la paille de riz, le son de riz, la paille de blé, le son de blé, les épis de maïs, sont utilisées pour la production de xylanase (Burlacu *et al.*, 2017 et Alokika *et al.*, 2019).

Dans notre étude nous nous sommes intéressés au son de blé et fibres d’Halfa à base de fermentation solide.

5.1 Son de blé

Le blé est une culture céréalière de premier plan qui est principalement utilisée pour la consommation humaine et l'alimentation du bétail (Chalamacharla *et al.*, 2018).

Selon Onipe *et al.*, (2015), le grain est composé de 13 à 17% de son, de 2 à 3% de germe ou d'embryon et de 80 à 85% d'endosperme riche en amidon, Les couches externes sont toutes des parties du son (Figure 1).

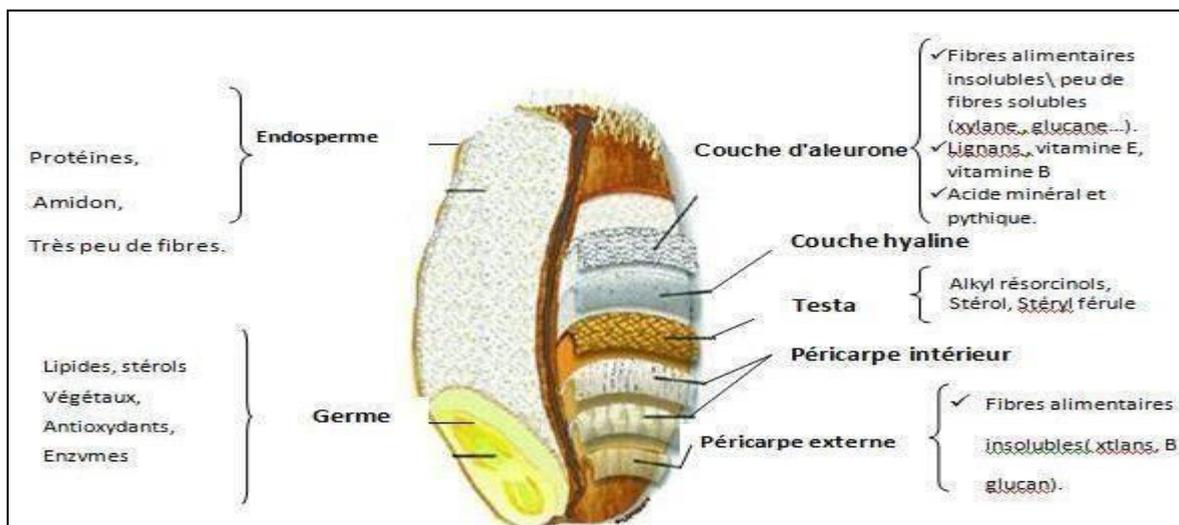


Figure 1: Structure du grain de blé (Brouns *et al.*, 2012 et Surget *et al.*, 2005).

La composition du son de blé varie selon les différentes cultures, elle contient principalement des fibres alimentaires. Environ 55% de ces fibres sont de l'arabinoxylane, tandis que le reste renferme de la cellulose (9-12%), du xylane (5%), de la lignine (3-5%), du fructane (3-4%) et du β -glucane mixte lié (2,2-2,6%), 4 à 6% de di- et trisaccharides tels que le saccharose et le raffinose (Chalamacharla *et al.*, 2018).

Aussi, le son de blé est riche en minéraux tels que le fer, le zinc, le manganèse, le magnésium et le phosphore, et aux vitamines, beaucoup de composés bioactifs et volatils avec des avantages pour la santé (Tableau 1) (Chalamacharla *et al.*, 2018).

Tableau 1: Composition du son de blé (Chalamacharla *et al.*, 2018).

Ordre des composants	Composants	Quantité pour 100 g de son
1	Acide phytique	2180-5220 mg
2	Acide férulique	500-1500 mg
3	Alkylrésorcinols	220-400 mg
4	Lutéine	97-140 µg
5	Fer	11 mg
6	Manganèse	12 mg
7	Zinc	7,3 mg
8	sélénium	78 µg
9	vitamine E	1,4 mg
10	Betaine	1000-1300 mg
11	Choline	47-100 mg
12	Niacin	14-18 mg
13	Acide pantothénique	2,2-3,9 mg
14	Riboflavine	0,39-0,75 mg
15	Biotine	0,048 mg
16	Thiamine	0,54 mg
17	Pyridoxine	1-1,3 mg
18	Folate	79-200

5.2 Fibres d’halfa (fibres d’alfa)

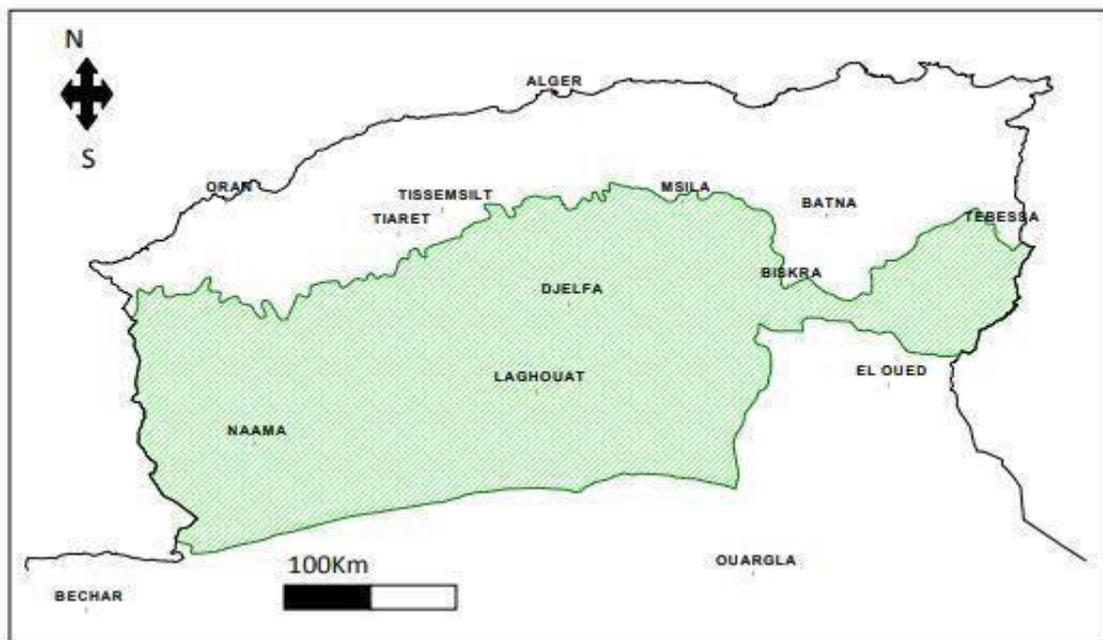
C’est une plante permanente qui ne disparaît pas pendant l’hiver et qui pousse indépendamment formant des nappes. Grâce à la faible consommation d’eau, l’halfa est endémique dans la région méditerranée d’ouest, une région plutôt sèche (Akchiche *et al.*, 2007).

Les fibres d’alfa sont riches en d’hydrocarbures, parmi lesquelles la cellulose, l’hémicellulose et les pectines, et la lignine (Tableau 2). Les taux des composants varient selon la source (Jacquet *et al.*, 2010).

Tableau 2: Composition chimique d'alfa (Jacquet *et al.*, 2010).

Composants	Quantité par rapport le le poids total (%)
Cellulose	47,63
Hémicellulose\ Pectines	22.15
Lignine	17.71

Sur le plan physique, les steppes algériennes, situées entre l'Atlas Tellien au Nord et l'Atlas Saharien au Sud (figure 2), couvrent une superficie globale de 20 millions d'hectares. Elles sont limitées au Nord par l'isohyète 400 mm qui coïncide avec l'extension des cultures céréalières en sec et au Sud, par l'isohyète 100 mm qui représente la limite méridionale de l'extension de l'alfa (Bedrani, 2001 et Khaldoun, 1995).

**Figure 2:** Délimitation des steppes algériennes (Bedrani, 2001).

CHAPITRE II
ENZYMES
LIGNOCELLULOSIQUES
ET LEURS SUBSTRATS

1 Substrats lignocellulosiques

La matière lignocellulosique est le constituant principal de la paroi cellulaire des plantes, et la source de carbone renouvelable la plus abondante de la planète (O'donohue *et al.*, 2006). Généralement, elle est principalement constituée de cellulose (38–50%), d'hémicelluloses (23–32%), de lignine (15–25%) ainsi que de petites quantités d'extraits (Sun *et al.*, 2016 et Principi *et al.*, 2019).

La cellulose et l'hémicellulose sont des polysaccharides composés de sucres simples ; tandis que, la lignine est un réseau complexe d'alcools aromatiques (figures 3). En général, les hémicelluloses et la lignine fournissent une matrice amorphe dans laquelle les microfibrilles de cellulose cristalline sont dispersées (Rubin *et al.*, 2008).

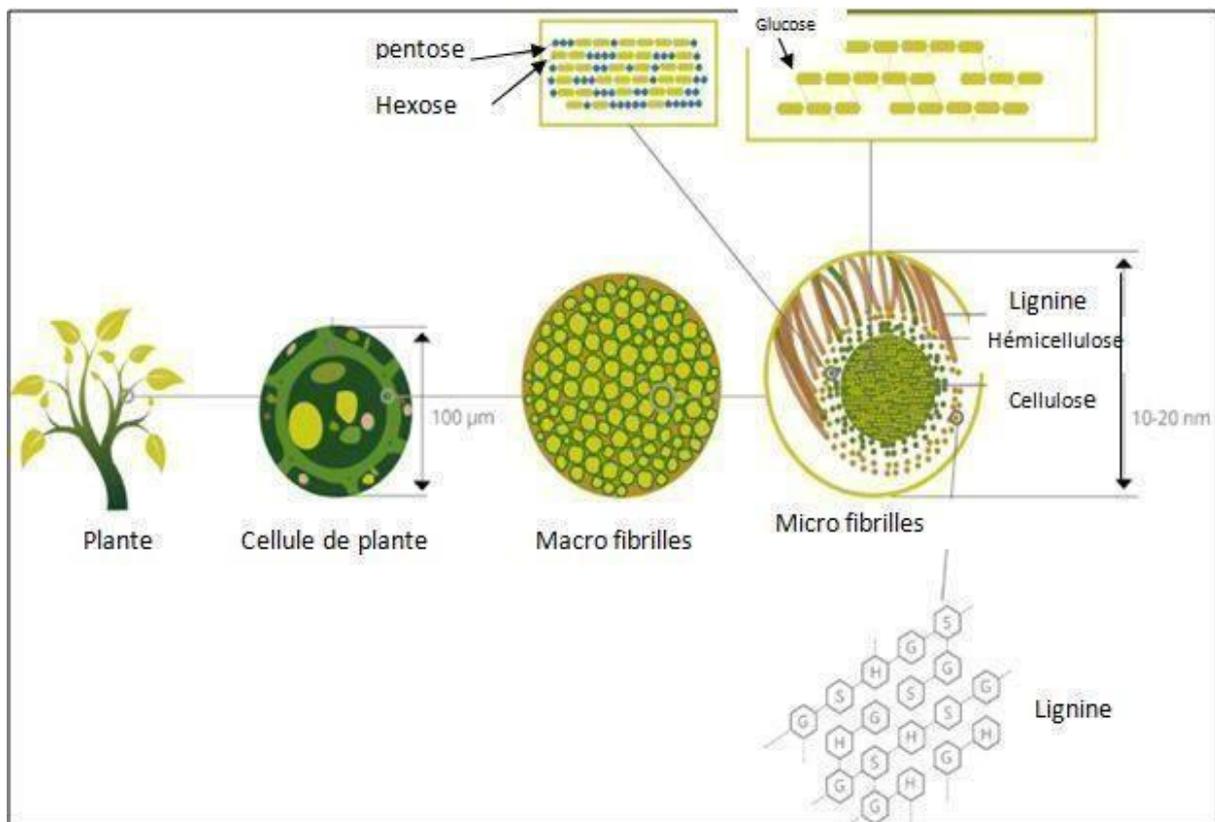


Figure 3: Structure de lignocelluloses (Sajith *et al.*, 2016).

Les trois constituants de la lignocellulose forment des structures appelées microfibrilles. L'organisation de ces microfibrilles est à l'origine de la stabilité de la paroi cellulaire végétale (Rubin, 2008). La dégradation de la biomasse lignocellulosique est effectuée principalement

par l'implication microbienne, comme source carbone et source d'énergie pour leur croissance. Ils comprennent des espèces de bactéries, de champignons et de levures (Chandra *et al.*, 2019).

1.1 Cellulose

1.1.1 Définition

La cellulose est un polymère structurel présent sous forme de microfibrilles dans les parois cellulaires des plantes, le polymère cellulosique est composé d'unités de cellobiose reliées par des liaisons β -1,4 avec des dimères de glucose (Figure 3). La rigidité de la cellulose est une conséquence directe de sa structure. Ainsi, même si la cellulose est un homopolysaccharide, sa structure est hétérogène, par exemple, le papier filtre est considéré comme la cellulose hautement cristalline, par conséquent, l'union internationale de chimie pure et appliquée a recommandé l'hydrolyse du papier filtre comme une mesure standard pour une activité cellulolytique totale, le composant le plus répandu dans lignocelluloses est de la cellulose (Sajith *et al.*, 2016).

1.1.2 Origine de la cellulose

Les fibres naturelles sont fabriquées à partir de sources végétales, animales et minérales. Les fibres naturelles peuvent être classées selon leur origine, et la source végétale est la plus abondante.

Les fibres végétales sont généralement composées principalement de cellulose : les exemples incluent le coton, le jute, le lin, la ramie, le sisal et le chanvre. Les fibres de cellulose servent à la fabrication de papier et de tissu, cette fibre peut être classée dans plusieurs catégories (tableau 3).

Les fibres végétales les plus utilisées sont le coton, le lin et le chanvre, bien que le sisal, le jute, le kenaf et le bambou. (Dvabactuni *et al.*, 2011).

Tableau 3: Catégories des fibres végétales (Devabactuni *et al.*, 2011).

Catégorie	Description	Exemples	% de cellulose
Fibres de graines	Fibres récoltées à partir de graines ou variété d'espèce cultivée	Coton, kapok	90
Fibres de feuilles	Fibres collectées sur les feuilles	Sisal, fiqué, agave	33
Fibres Bast	Les fibres recueillies à partir de la peau ou du liber entourant la tige de leurs plantes respectives.	lin, jute, kenaf, Chanvre, ramie, rotin, et les fibres de vigne.	33
Peau			
Fibres de fruits	Les fibres sont récoltées à partir du fruit de la plante	Fibre de coco (fibre de coco).	30-50
Fibres de tige	Fibres de tiges de la plante	Riz, orge, pailles de blé, bambou	40-50

1.1.3 Structure de cellulose

Le polymère cellulosique est composé d'unités de cellobiose, des dimères de glucose, chaque monomère étant orienté de 180 ° vers un autre. Les liaisons hydrogène entre les groupes hydroxyle dans la liaison cellulose sont responsables de divers arrangements cristallins, avec différents degrés de cristallinité. Dans les régions plus amorphes, les polymères cellulosiques sont éloignés les uns des autres et plus disponibles pour la liaison hydrogène à d'autres molécules (Devabactuni *et al.*, 2011). En raison de ces deux organisations moléculaires différentes, le polymère a une structure paracristalline, dans laquelle les régions amorphe et cristalline sont reliées par des liaisons glycosidiques β -1,4. Le degré de cristallinité varie selon la source de cellulose et est proportionnel à la taille latérale des microfibrilles de cellulose.

Dans la paroi cellulaire végétale, la cellulose est associée à l'hémicellulose et à la lignine, formant une matrice complexe, la structure lignocellulosique. (Dvabactuni *et al.*, 2011).

a) Structure moléculaire

La cellulose est un homo polysaccharide composé de longues chaînes de β (1→4) –D glucose, basé sur la répétition d'unité de cellobiose (Fonty *et al.*, 2007). Les unités de glucose sont en conformation chaise, la plus stable avec les groupes hydroxyle en position équatoriale. Les deux groupes OH qui se trouvent aux extrémités de la chaîne ont un comportement différent le C-1 qui se trouve à l'une des extrémités est un groupe aldéhyde et a des propriétés réductrices tandis que le C-4 qui se trouve à l'autre extrémité de la chaîne est un groupement hydroxyle alcool et donc non-réducteur (Figure 4).

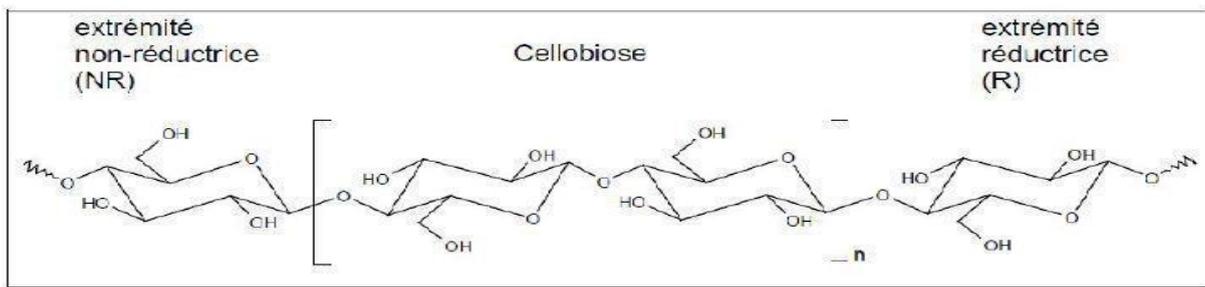


Figure 4: Structure de la cellulose (Mazza, 2009).

La grandeur de la chaîne moléculaire est habituellement caractérisée par le degré de polymérisation. Celui-ci exprime le nombre de monomères présents dans la chaîne cellulosique (Reguant et Rinaudo, 1999).

b) Structure supramoléculaire

Les nombreux groupements hydroxyles sont responsables du comportement physicochimique de la cellulose. Selon leur position dans l'unité glucose, ils sont capables de former des liaisons hydrogène intra-moléculaires à l'intérieur d'une même chaîne de cellulose ou intermoléculaires entre deux chaînes différentes constituant ainsi des microdomaines hautement organisés (figure 5).

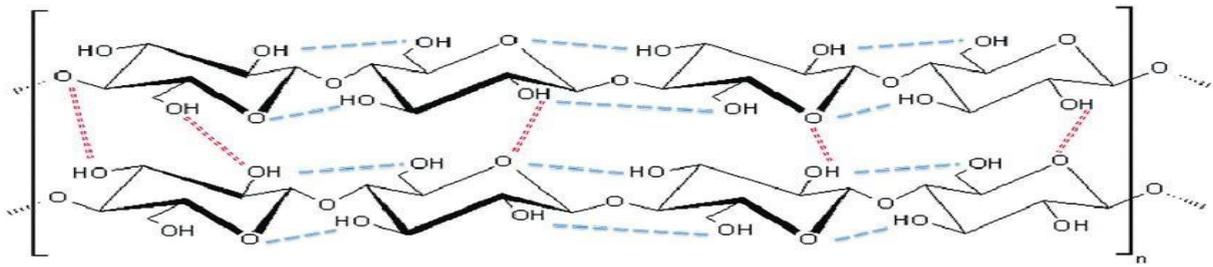


Figure 5: Arrangement cristallin des chaînes d'une microfibrille de cellulose (Res *et al.*, 2006).

Ces liaisons hydrogène sont responsables de la formation des microfibrilles dans lesquelles certaines régions sont hautement ordonnées (régions cristallines) et d'autres moins (régions amorphes). Les microfibrilles de cellulose sont imbriquées dans une matrice d'hémicelluloses et de lignine, le tout constituant la paroi cellulaire (figure 6) (Lekounoungou, 2008).

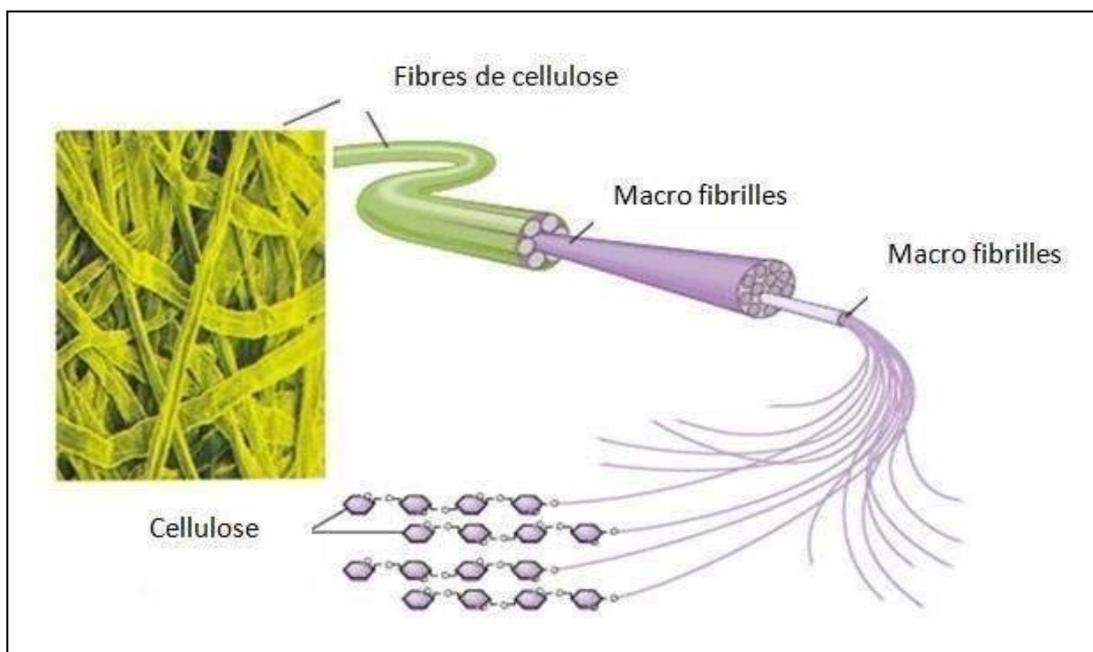


Figure 6: Structure supramoléculaire de la cellulose (Odwyer, 2005).

1.2 Hémicellulose

L'hémicellulose est la deuxième partie la plus abondante (15-35%) de la biomasse lignocellulosique, c'est un polymère hétérogène, linéaire et ramifié, généralement composé de cinq sucres différents (figure 7) : L-arabinose, D-galactose, D-glucose, D-mannose et D-xylose (Olanbiwoninu *et al.*, 2016). Dans la nature, la composition de l'hémicellulose est Inégale,

Elle dépend de la nature de la source végétale, une partie hémicellulosique est principalement composée de mannane, en particulier glucomannane et galactoglucomannane ; tandis que, les parois secondaires de feuillus (par exemple, angiospermes) et les plantes herbacées incorporent principalement des xylanes (Naidu *et al.*, 2018).

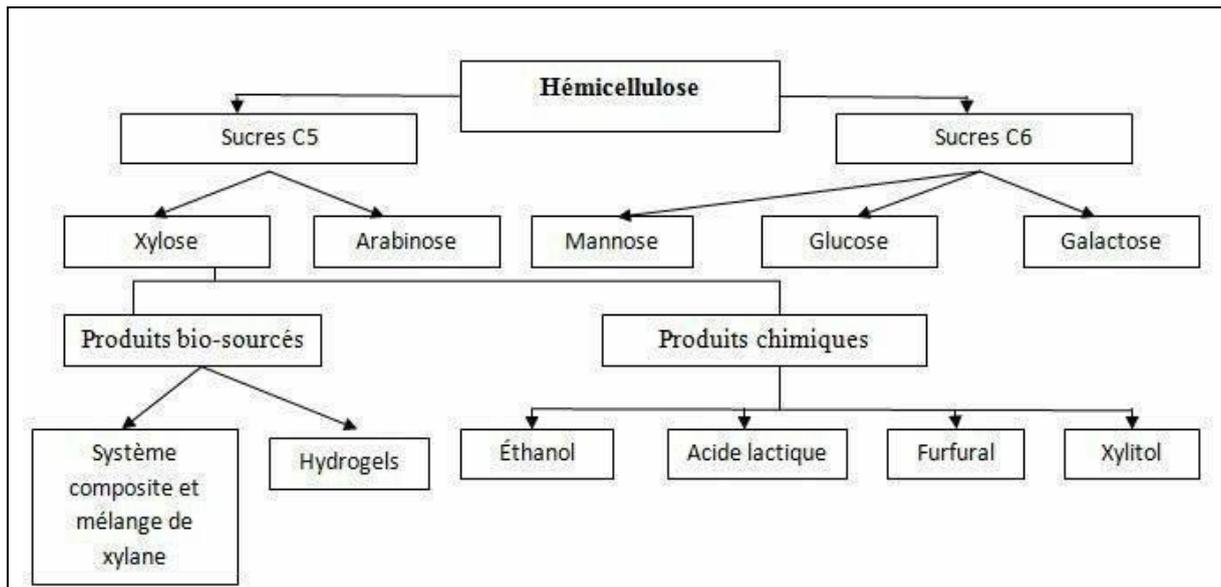


Figure 7: Compositions de substrat hémicellulosique (Naidu *et al.*, 2018).

1.2.1 Mannane

Les mannanes sont de l'hémicellulose qui se compose d'un squelette d'unités de mannose. Il existe quatre sous-groupes de mannans ; à savoir le mannane linéaire, les glucomannanes, les galctomannanes et les galactoglucomannanes (Yildiz *et al.*, 2014).

L'homopolymère qui est du mannane linéaire, se compose uniquement de résidus de mannose et peut être trouvé dans l'endosperme de certaines espèces végétales telles que la noix d'ivoire et les légumineuses (Petkowicz *et al.*, 2001 et Rose, 2003).

1.2.2 Xylane

1.2.2.1 Définition

Le xylane est un composant majeur des hémicelluloses végétales et il est composé de polymère de molécules de xylose, qui a la capacité de maintenir les parois cellulaires ensemble. Il s'agit d'un squelette linéaire de β - (1, 4) -D-xylose et substitué par différentes chaînes latérales, en particulier des unités α -L-arabinosyle et α -D glucuronosyle (Khusro *et al.*, 2016 et Alokika *et al.*, 2019).

1.2.2.2 Origine de xylane

Le xylane est présent dans la diversité des espèces végétales comme les résineux (7-10%), les feuillus (15–30%) et les plantes annuelles (<30%) (Alokika *et al.*, 2019), les céréales et les autres matières végétales (Motta *et al.*, 2013), Il peut également être trouvé dans la matrice des parois cellulaires primaires pendant la croissance, ainsi que dans les graines et les bulbes, il est utilisée dans la fermentation solide pour la production des enzymes hémicellulosique (Álvarez *et al.*, 2016).

1.2.2.3 Structure de xylane

Le xylane se présente sous la forme d'hétéropolysaccharides. Le nombre et la nature de ses branches latérales dépendent de l'espèce végétale et du type de tissu. Il est formé par un squelette de molécules de β -D-xylose liées entre elles par des liaisons β (1 \rightarrow 4) et dans les algues marines ; par les liaisons β (1 \rightarrow 3). La chaîne peut avoir un degré de polymérisation différent, plus élevé pour les feuillus (résidus de xylose 150-200) que pour les résineux (résidus de xylose 70-130), (Álvarez *et al.*, 2016).

Selon Joana *et al.*,(2015), xylane peut se lier à la cellulose et à d'autres chaînes de xylane et à l'hémicellulose par des liaisons covalentes et non covalentes, des liaisons hydrogène, et à la lignine par des liaisons covalentes de l'un ou l'autre type avec de l'acide coumarique et de l'acide férulique estérifiés en résidus d'arabinose (glucurono-arabinoxylane et arabinoxylane) et les liaisons esters avec l'acide 4-O-méthylglucuronique (glucuronoxylyane et glucurono arabinoxylane) (Figure 8).

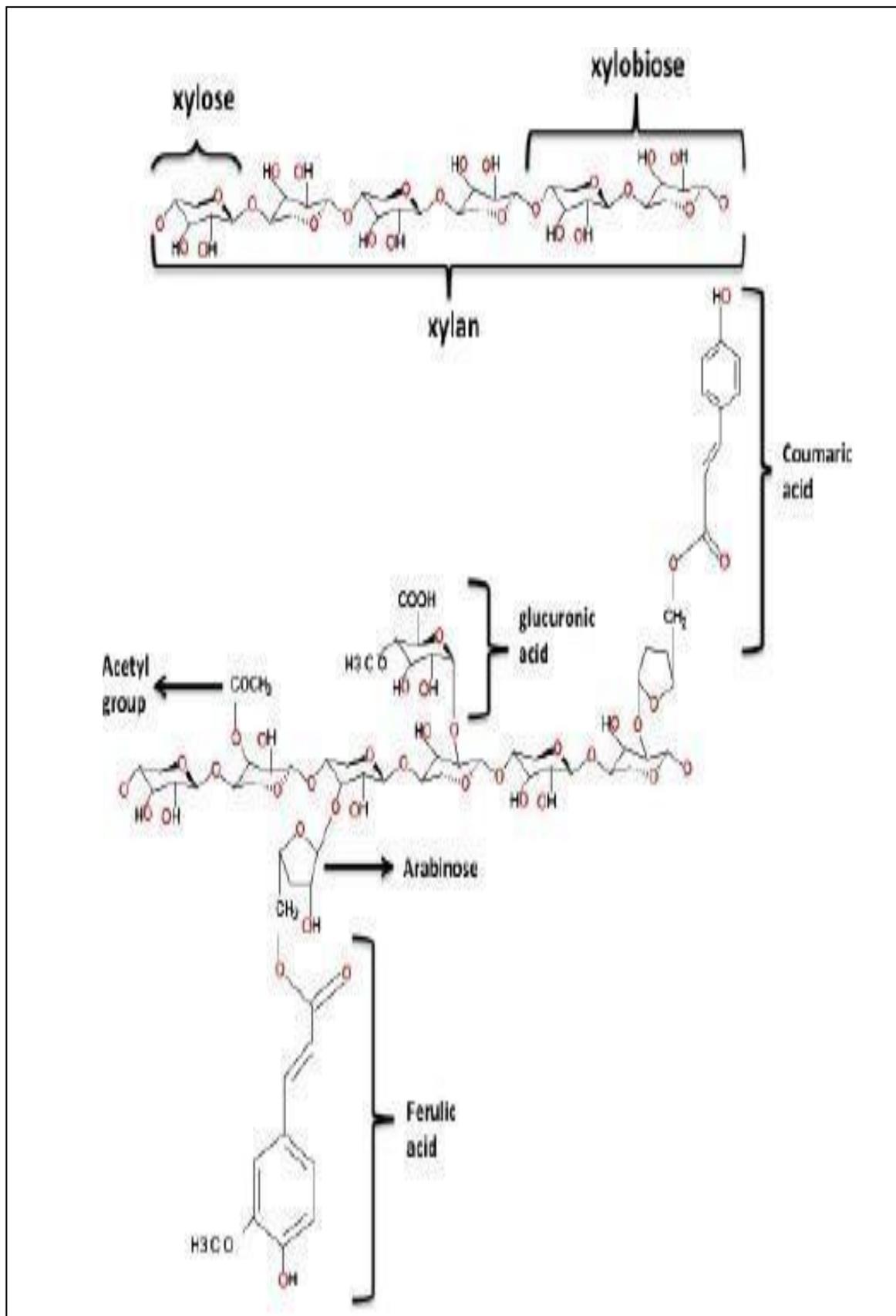


Figure 8: Structure de xylane (Joana *et al.*, 2015).

1.2.2.4 Classification des Xylanes

Selon Naidu *et al.*, (2018) , les xylanes sont classés en quatre grandes familles en fonction de leurs différentes chaînes latérales attachées (Tableau 4).

Tableau 4: Différente familles de xylane et leurs caractéristiques structurales (Gírio *et al.*, 2010 ; Chakdar *et al.*, 2016 et Zhou *et al.*, 2016).

Les familles de xylan	Caractéristiques structurales
Arabinoxylanes	L'arabinose est le principal groupe secondaire de composés d'arabinoxylanes et est attaché à la position carbone 2 ou 3 des unités xylose qui forme l'épine dorsale du xylane.
Glucuronoxylanes	Représente entre 15 et 30% du poids de la masse sèche. L'épine dorsale de l'hémicellulose est constituée de résidus de xylose, qui sont substitués sur chaque 10e unité par de l'acide 4-O-méthyl-D- glucuronique.
Glucuroarabinoxylanes	l'arabinofuranose et l'acide glucuronique sont liés sur les positions O- 2 et O-3 du squelette des xyloses. Ces substitutions sont d'environ 1 unité d'acide glucuronique par 5-6 unités de xylose et 1 unité d'arabino-furanose par 5-12 unités de xylose
Galactoglucuro- o- arabinoxylans	Les liaisons glycosidiques des résidus xylose peuvent être soit β -1-4 (X4) ou β -1-3 (X3) dans le matériau source, mais il est également possible pour un mélange β -1- 4 β -1-3 (Xm).

1.2.3 Xyloglucane

Le xyloglucane est l'hémicellulose la plus abondante dans la plupart des plantes non graminées comprenant jusqu'à 20% de la masse sèche de la paroi cellulaire (Rose, 2003).

Les xyloglucanes sont constitués d'un squelette de type cellulosique composé de résidus de glucose liés en β -(1,4), avec des résidus de xylose attachés à la position 6 sur certains résidus de glucose (figure 9). De plus, ils sont fortement ramifiés, jusqu'à 75% du squelette (Rose, 2003).

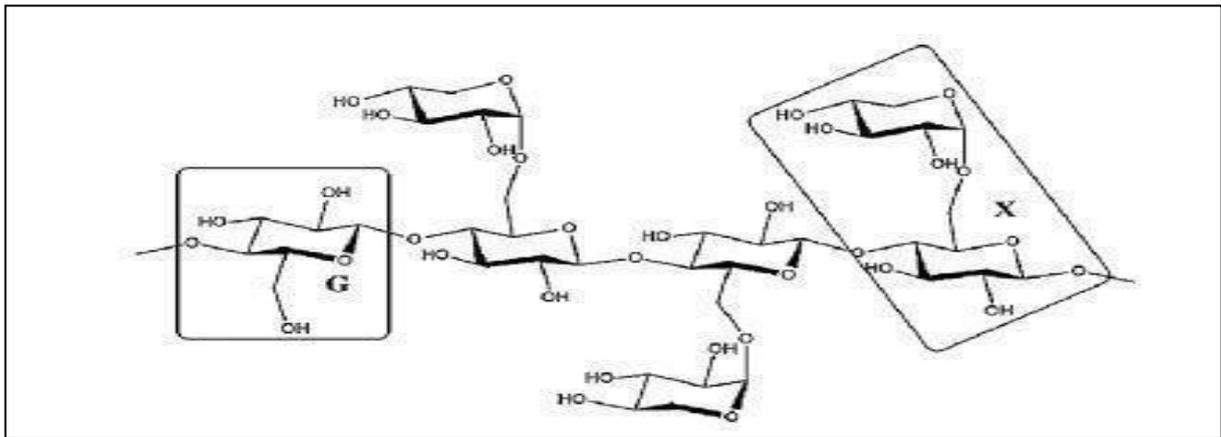


Figure 9: Structure de xyloglucane (Ebringerová, 2005).

1.2.4 Lignine

La lignine représente environ 15% à 25% de la biomasse lignocellulosique, elle est une grande macromolécule réticulée composée de trois monomères : l'alcool coumarylique, l'alcool coniférylique et l'alcool sinapylique (figure 10) liés dans une structure tridimensionnelle, ce qui est difficile à se dégrader (Achyuthan *et al.*, 2010). La lignine offre une rigidité au corps de la plante, et ainsi jouent un rôle essentiel dans le transport de liquide et la prévention des attaques microbiennes (Boudet *et al.*, 2003).

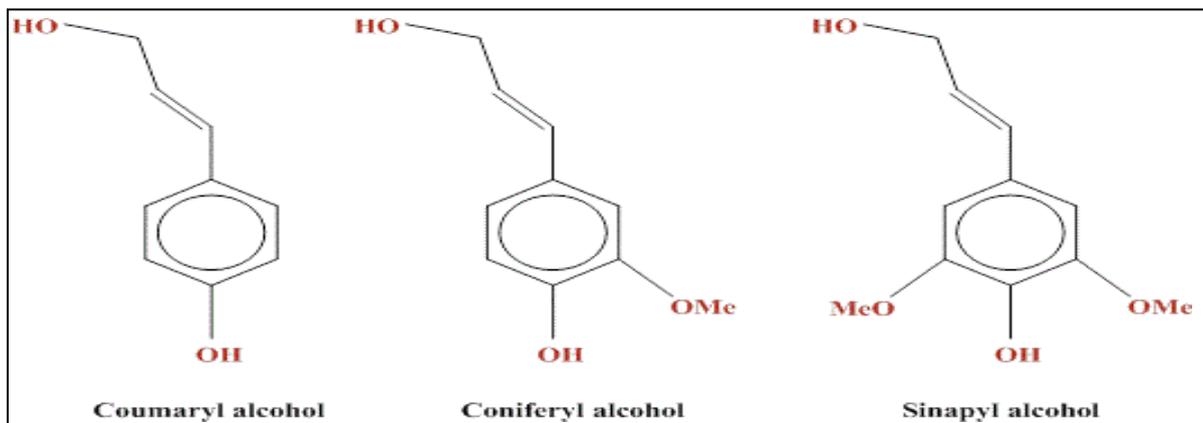


Figure 10: Trois monomères phénylpropane en lignine (Sajith *et al.*, 2016).

2 Enzymes Lignocellulosiques

L'hydrolyse des substrats lignocellulosiques nécessite principalement plusieurs enzymes de spécificités différentes pour déconstruire leur structure complexe (Boyce et Walsh, 2015), Dans notre étude nous nous sommes intéressées aux cellulases et aux xylanases.

La résistance à l'hydrolyse enzymatique est attribuée à des facteurs morphologiques et physicochimiques tels que la teneur en lignine, le degré de cristallinité, le degré de polymérisation, le revêtement hémicellulosique, l'accessibilité des microfibrilles internes et la porosité, et la teneur en humidité et la taille des particules du substrat (Obeng *et al.*, 2017).

2.1 Xylanases

2.1.1 Définition

Les xylanases sont des glycosides hydrolases (EC 3.2.1.x) qui catalysent l'hydrolyse des liaisons β (1 \rightarrow 4)-D-xylosidiques dans les régions non substituées des chaînes de xylane pour libérer du xylose (Chadha *et al.*, 2019), la fréquence et la répartition des substituants sur la chaîne de xylane conditionnent la capacité d'une endoxylanase à hydrolyser un substrat (Assamoi *et al.*, 2008).

2.1.2 Classification des xylanases

Les xylanases ont été classées en fonction du poids moléculaire et du point isoélectrique (pI), de la structure cristalline et des propriétés cinétiques, ou de mode d'action : la spécificité du substrat et du profil de produit (Motta *et al.*, 2013 et Walia *et al.*, 2017).

2.1.2.1 En fonction de leurs propriétés physicochimiques et leur point

isoélectrique (pI)

Les xylanases étaient classées en deux groupes : protéines de bas poids moléculaire (<30 kDa) avec pI basique, protéines de haut poids moléculaire (> 30 kDa) avec pI acide (Basit *et al.*, 2018).

La plupart des enzymes ont un poids moléculaire élevé, mais certains ont des valeurs de poids moléculaires faibles (Alvarez *et al.*, 2016). Les valeurs de pI sont généralement alcalines (8,0–9,5) (Polizeli *et al.*, 2005).

2.1.2.2 En fonction de leur structure primaire et la structure des domaines catalytiques

Sur la base de la similitude des structures du domaine catalytique, les xylanases ont été classées en différentes familles par la base de données carbohydate-Active enzymes Database (CAZy) (Basit *et al.*, 2018).

- ❖ les familles GH7, GH16, GH52 et GH62 semblent être des enzymes bi fonctionnelles contenant deux domaines catalytiques, contrairement aux familles 5, 8, 9,26, 30 et 43, qui ont un domaine catalytique vraiment différent avec l'endo-1,4-B-xylanase (Uday *et al.*, 2016 et Chadha *et al.*, 2019).
- ❖ Parmi ces familles, le GH10 (anciennement F) et le GH11 (anciennement G) : ont des domaines catalytiques β (1 \rightarrow 4) xylanase .Ces deux familles se diffèrent par leurs séquences, leur structure tridimensionnelle, leur spécificité de substrat, leurs propriétés catalytiques et leurs mécanismes (Basit *et al.*, 2018).

a. Famille 10

Elles présentent des structures cristallines en forme de baril de 8 pli (a / b) ou une forme de "saladier" avec des boucles étendues créant une fente catalytique (Figure 11) qui contient de quatre à sept sous-sites de liaison de xylose (Pollet *et al.*, 2010).

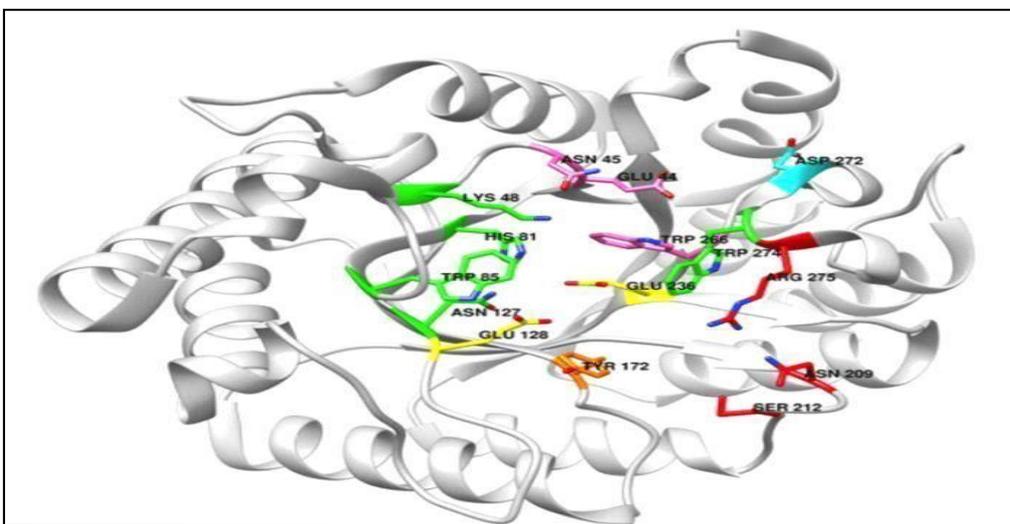


Figure 11: Site actif typique de xylanases GH10 chez *Streptomyces olivaceoviridis* E-86 (Linares *et al.*, 2017).

Le site catalytique contient deux résidus de glutamate, l'un agit comme catalyseur acide / base et l'autre agit plutôt comme nucléophile.

Le domaine catalytique est constitué de 250 à 450 AA (Basit *et al.*, 2018). Les régions terminales des protéines sont généralement plus flexibles que d'autres parties de la structure (Boony *et al.*, 2017).

b. Famille 11

L'élucidation structurale de la xylanase GH11 montre la présence d'un domaine catalytique qui présente une architecture comprenant deux feuilles β anti-parallèles et une seule grande hélice α formant les doigts et la paume (Basit *et al.*, 2018).

Cependant, une structure unique pour une xylanase GH11 a été rapportée chez le champignon ruminant *Neocallimastix patriciarum*. Il abrite une région N-terminale étendue comprenant 11 AA qui adhère à plusieurs brins β et s'étend sur le côté convexe de la feuille β de la paume. La région N-terminale est attachée au noyau catalytique par des liaisons hydrogène et une liaison disulfure entre Cys-4 et Cys-172 (Cheng *et al.*, 2014).

Les résidus de sites actifs sont deux molécules d'acide glutamique (figure 12) agissant comme nucléophile et un catalyseur acide / base qui participe activement à un mécanisme catalytique à double déplacement et à l'existence d'un complexe intermédiaire glycosyl-enzyme covalent (Alvarez *et al.*, 2016).

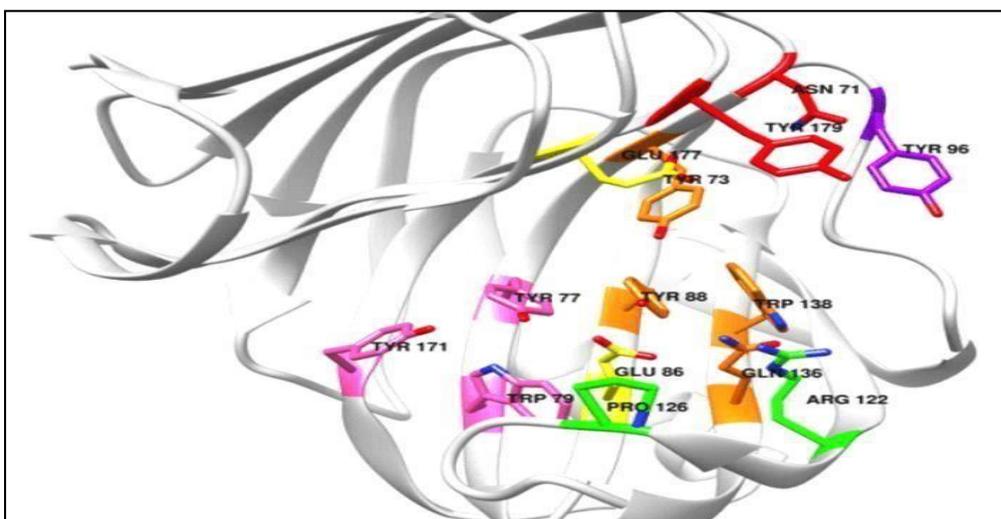


Figure 12: Site actif typique de xylanases GH11 chez le *Trichoderma reesei* RUT-C30 (Linares *et al.*, 2017).

2.1.2.3 En fonction de leur mode d'action

Selon Alokika *et al.*,(2019) , Une variété d'enzymes hémi-cellulosiques avec leurs modes d'action sont requises pour une hydrolyse parfaite et complète des polymères complexes en monomères (figure13 et 14). Les différentes enzymes xylanolytiques sont:

a. Endo-1,4- β -xylanases (EC 3.2.1.8)

L'endo-1,4- β -xylanase clive la liaison β -1,4-glycosidique interne du squelette du xylane (figure 13) et produit de petites fractions des xylooligosaccharides comme le xylobiose, le xylobiose et le xylotriose avec un degré de polymérisation plus élevé (Burlacu *et al.*, 2016).

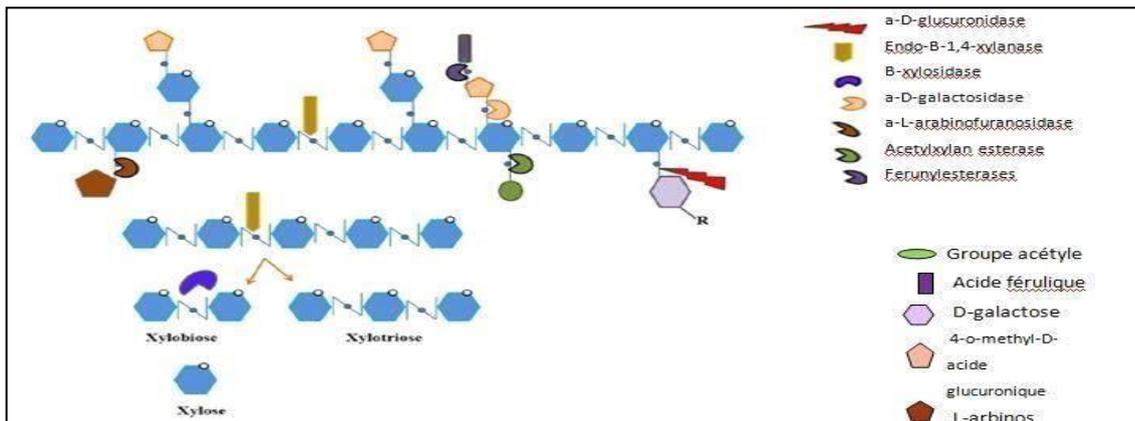


Figure 13: Clivage du xylane par l'enzyme xylanolytique (Lange, 2017).

Les liaisons sélectionnées pour l'hydrolyse du xylane ne sont pas attaquées de manière aléatoire mais cet attaque dépend de ramification, de la longueur de chaîne et de la présence de substituants dans la molécule de substrat (Burlacu *et al.*, 2016).

b. β -Xylosidases (xylan-1,4- β -xylosidase ; E.C.3.2.1.37)

Les β -D-Xylosidases clivent l'extrémité non réductrice des xylooligosaccharides telles que les résidus de xylose. Ils peuvent être monomères, dimères ou tétramères avec un poids moléculaire de 26 à 360 kDa (Jordan *et al.*, 2010).

Après l'hydrolyse séquentielle du xylane par les xylanases, la β -xylosidase entre en jeu et attribue un rôle important qui hydrolyse finalement les oligomères courtes en monomères (Andrade *et al.*, 2004). Généralement, le xylobiose est leur meilleur substrat car la β -xylosidase purifiée n'hydrolyse pas le xylane (figure 14).

c. α -Glucuronidases (α -glucosiduronase ; E.C.3.2.1.139)

Selon Polizeli *et al.*,(2005) ,Les α -glucuronidases sont nécessaires pour le clivage de la liaison α -1,2-glycosidique entre l'acide D-glucuronique ou son éther 4-O-méthyle et l'unité xylopyranosyle terminale (figure 14).

d. α – Arabinofuranosidases (α -L-arabinofuranosidase E.C.3.2.1.55)

Les arabinofuranosidases sont connues pour hydrolyser les résidus α -(1,2)-, α -(1,3)- et α -(1,5) α -(L)-arabinofuranosyl terminaux de différents oligosaccharides et poly-saccharides tels que l'arabinoxylane et les arabinans (figure 14) (Contesinia *et al.*, 2017).

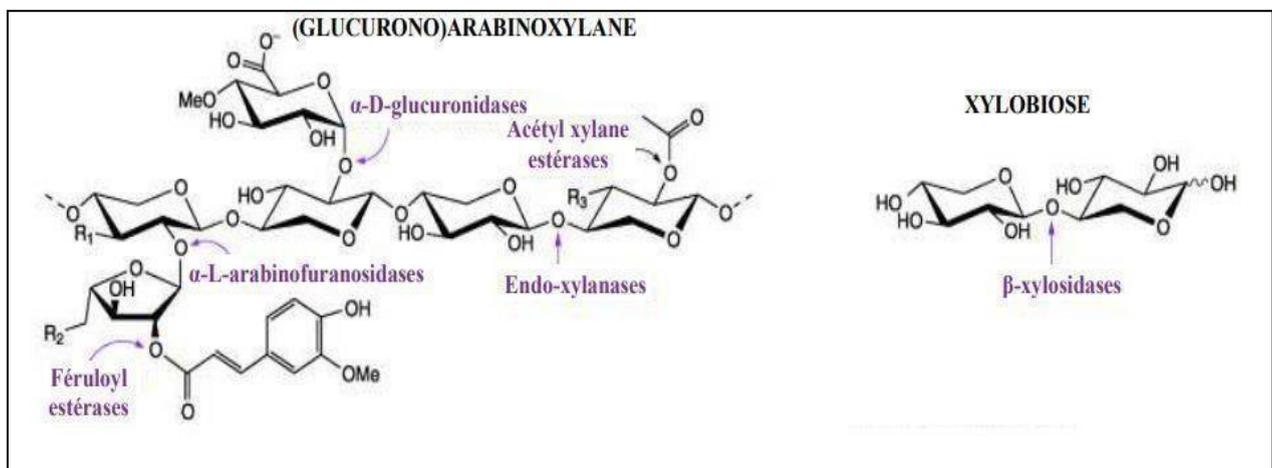


Figure 14: Mode d'action des principales hémicellulases nécessaires à l'hydrolyse des (glucurono) arabinoxylanes (Shallom *et al.*, 2003).

2.1.3 Synergie enzymatique avec les xylanases

Une synergie a également été remarquée entre ces activités enzymatiques et d'autres enzymes dégradant le xylane (De Vries *et al.*, 2000), Par exemple :

2.1.3.1 Acétyl estérase (EC 3.1.1.6)

Tenkanen et Poutanen (1992) ont montré l'importance des estérases dans la dégradation des xylanes, Avec la xylanase, il a pu désacétyle 25% des substituants acétyle dans le xylane. Il a également montré une activité élevée vers l'acétyl xylobiose.

2.1.3.2 Acétyl-xylan esterase (EC.3.1.1.72)

Les acétylxylanes estérases (EC 3.1.1.72) ont été reconnues comme des composants des systèmes hémicellulolytiques microbiens, et leur rôle est de éliminer les substituants 0- acétyle aux positions C-2 et C-3 des résidus de xylose dans l'acétylxylane (Biely *et al.*, 2004).

2.1.3.3 Acide férulique estérase et coumarique estérase (EC 3.1.1.73)

L'acide férulique est estérifié avec les résidus d'arabinose dans les xylanes (5-O), L'intervention d'acide férulique estérases permet l'accès à d'autres hydrolases pour dégrader complètement les chaînes principales des polysaccharides (Williamson *et al.*, 1998). Le p - l'acide coumarique estérase coupe les liaisons ester des chaînes latérales de l'arabinose et l'acide coumarique dans le xylan (Michel et Paul, 2004).

2.1.4 Productions de xylanase

La xylanase est répandue dans la nature, les bactéries, les champignons, les algues marines, les levures, les protozoaires, les crustacés, les escargots, les protozoaires, les insectes, etc. sont utilisés pour leur production (Alokika *et al.*, 2019).

✓ Caractéristiques de xylanases

Les xylanases des différentes microorganismes (les bactéries, les champignons, les algues marines, les levures, les protozoaires, les crustacés, les escargots, les insectes, etc.) Ont été caractérisées et elles possèdent des différentes caractéristiques telles que le pH et les températures, l'humidité, le temps d'incubation, pour conserver leur fonctionnalité (Chadha *et al.*, 2019), Les caractéristiques des xylanases sont représentées dans le (tableau 5).

Tableau 5: Caractéristiques générales de xylanase (Bakri *et al.*, 2003 et Assamoi *et al.*, 2008).

Caractéristiques	Enzymes xylanolytiques	
Masse moléculaire	variable entre 8-145 KDa	
Aspect	poudre soluble dans l'eau brun foncé	
Humidité	10%	
pH optimum	compris entre 4 et 7	
Température optimum	40 C° à 50 C°	
Activité	5,000 U / g	
Points isoélectriques	varient entre 3 et 10.	
Km (mg/ml)	varient entre 0.09 et 16	
Stabilités	pH	Température (C°)
	2 à 11	5 à 105

✓ **Stabilité de xylanase**

La stabilité thermique accrue des xylanases est due à : (1) un rapport Thr / Ser plus élevé; (2) l'augmentation du nombre de résidus chargés, en particulier Arg, résultant en des interactions polaires améliorées; (3) l'amélioration de la stabilisation des structures secondaires impliquant un plus grand nombre de résidus dans les brins bêta et stabilisation de la région de l'hélice alpha. Certaines xylanases améliorent leur stabilité en compactant la structure protéique avec un nombre plus élevé de paires d'ions ou de résidus aromatiques à la surface des protéines (Nisha *et al.*, 2019).

2.1.4.1 Production bactérienne

Selon Gupta *et al.*, (2015), les bactéries comme, divers *Bacillus sp*, *Paenibacillus sp*. N1, *Arthrobacter sp*.MTCC, présentent une activité xylanolytique importante, la température optimale des endoxylanases varie entre 30 et 60 °C (tableau 6).

Kulkarni *et al.*, (1999) ont montré que les xylanases de bactéries sont plus thermostables que les xylanases de moisissures.

Tableau 6: Production de xylanase par des souches bactériennes (Alokika *et al.*, 2019)

Souches bactériennes							
	Température (C°)	pH	Période d'incubation(h)	Source de carbone	Source d'azote	Production de xylanase	Références
<i>Bacillus pumilus</i>	35	9	96	son de blé	Peptone, extrait de levure	35.156 U/g	Poorna et Prema, (2006)
<i>Bacillus circulans D1</i>	45	9	48	xylan	Peptone, Extraite	19 U/ml	Bochini <i>et al.</i> ,(2002)
<i>Paenibacillus sp. N1</i>	50	9	72	xylose	(NH ₄) 2H ₂ P ₄	72 U/g	Pathania <i>et al.</i> ,(2012)

2.1.4.2 Production fongiques

Taux de xylanase obtenus à partir des cultures fongiques sont généralement beaucoup plus élevés que ceux des levures ou des bactéries (Andrade *et al.*, 2013), les genres fongiques

Trichoderma, *Aspergillus*, *Fusarium* et *Pichia* sont considérés comme des grands producteurs de xylanases (Tableau 7), Le pH optimal pour l'hydrolyse du xylan est d'environ 5 pour la plupart des xylanases fongiques, bien qu'elles soient normalement stables de pH 3 à 8 (Subramaniyan *et al.*, 2001), les xylanases des champignons thermophiles tell que *Chaetomium thermophile*, *Humicola insolens*, *Humicola lanuginosa*, possèdent des températures optimales comprises entre 60 et 80 ° C. Ces enzymes sont généralement des glycoprotéines et la plupart présentent une activité maximale à un pH acide entre (4,5 et 6,5). La plupart présentent des poids moléculaires (PM) entre (6 et 38 kDa) (Polizeli *et al.*, 2005).

Tableau 7: Production de xylanase par des souches fongiques (Alokika *et al.*, 2019)

Souches fongiques	Température (C°)	pH	Période d'incubation (h)	Source de carbone	Source d'azote	Production de xylanase	Références
<i>Trichoderma harzianum</i>	30	5	168	bagasse de la canne à sucre	288 U/g	Rezerde <i>et al.</i> , (2002)
<i>Penicillium canescens</i>	30	6.5	288	paille de blé	Extrait de Levure + Peptone	8932 U/g	Bakri <i>et al.</i> , (2003)
<i>Aspergillus fischeri</i>	30	9	72	son de blé	Extrait de Levure	540 U/g	kumar <i>et al.</i> , (2005)
<i>Paecilomyces themophila</i>	50	7	192	son de blé	Extrait de Levure	77450 U/g	Yang <i>et al.</i> , (2006)

2.1.5 Utilisations industrielles de xylanases

L'intérêt que porte la biotechnologie aux cellulases s'explique par leurs vastes applications. En effet, leur utilisation permet la production de glucose, élément de base, d'où l'importance, écologique et industrielle, considérable des cellulases (Receveur *et al.*, 2002). Les enzymes xynalolytiques sont la composante catalytique du métabolisme qui

catalyse les réactions chimiques. Ils sont un centre d'intérêt et utiles dans de nombreuses applications de recherche, de biologie, d'ingénierie, de biotechnologie et industrielles (Kumar *et al.*, 2016 ; Bala et Singh, 2017).

L'utilisations industriels de xylanases sont nombreuses et elles sont récapitulées dans le (tableau 8).

Tableau 8: Applications de xylanases dans des différentes industries (Kumar *et al.*, 2017 ; Adiguzel *et al.*, 2019 ; Bala et Singh, 2019).

Industries	Applications
Alimentaires	Amélioration de la quantité et de la qualité du jus, en diminuant sa turbidité, réduction de la viscosité, liquéfaction des fruits et légumes.
Pâtes et papiers	Bioblanchiment de la pâte kraft, réduit les besoins en chlore de 10 à 50% et prévient les dommages aux fibres de la pâte, Séparation des encres.
Biocarburants	Génération des biocarburants comme le xylitol et l'éthanol à partir de la biomasse lignocellulosique, génération de la xylooligosaccharides pour les monomères et les prébiotiques.
Traitement des cellules végétales	Amélioration de la macération de la paroi cellulaire pour la production de protoplastes végétaux.
Textile	Préparation des fibres par trempage et macération remplacent les procédés chimiques
Autres	Génération d'édulcorant naturel utilisé dans les dentifrices et divers produits Pharmaceutiques. Amélioration de la capacité de nettoyage des détergents

2.2 Cellulases

2.2.1 Définition

Les cellulases, sont les enzymes clés pour la conversion de la cellulose en sucres simples, La Cellulase est une famille d'enzymes hydrolysant des liaisons glycosidiques β -1,4- de

cellulose. L'action synergique de trois types principaux des enzymes, à savoir. Endoglucanase (EC 3.2.1.4), exoglucanase (CE3.2.1.91) et β -glucosidase (EC 3.2.1.21) est nécessaire pour réaliser la dégradation de la cellulose (Sajith *et al.*, 2016).

2.2.2 Mode d'action de cellulases

Les exoglucanases sont l'un des types de cellulase qui agit sur l'extrémité terminale de la chaîne cellulosique, libérant du glucose ou du cellobiose comme produit final (figure 15).

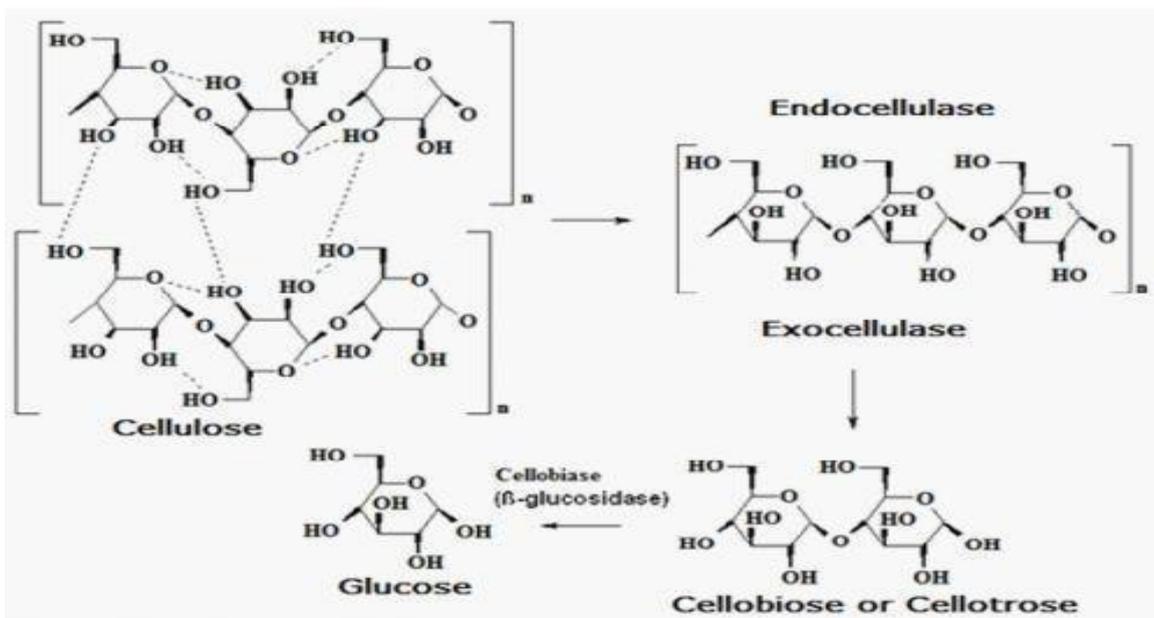


Figure 15: Hydrolyse enzymatique de la cellulose (Rader *et al.*, 2013)

Il existe deux types de L'exoglucanase : La 1,4- β -D-glucane cellobiohydrolase (EC3.2.1.91) élimine les unités cellobiose tandis que la 1,4- β -D-glucane glucohydrolase (EC3.2.1.74) supprime les unités du glucose (Chandra *et al.*, 2013).

Contrairement aux exoglucanases, les endoglucanases (EC 3.2.1.4) sont responsables d'amorcer le clivage et d'hydrolyser la cellulose de manière aléatoire au niveau des régions internes, libérant des oligosaccharides (figure 16) (Rader *et al.*, 2013).

Les β -glucosidases (EC 3.2.1.21) catalysent l'hydrolyse des liaisons β -1-4 reliant deux molécules de glucose ou de glucose substitué. La cellobiose phosphorylase catalyse le clivage phosphorylytique réversible du cellobiose (Jun Li *et al.*, 2017).

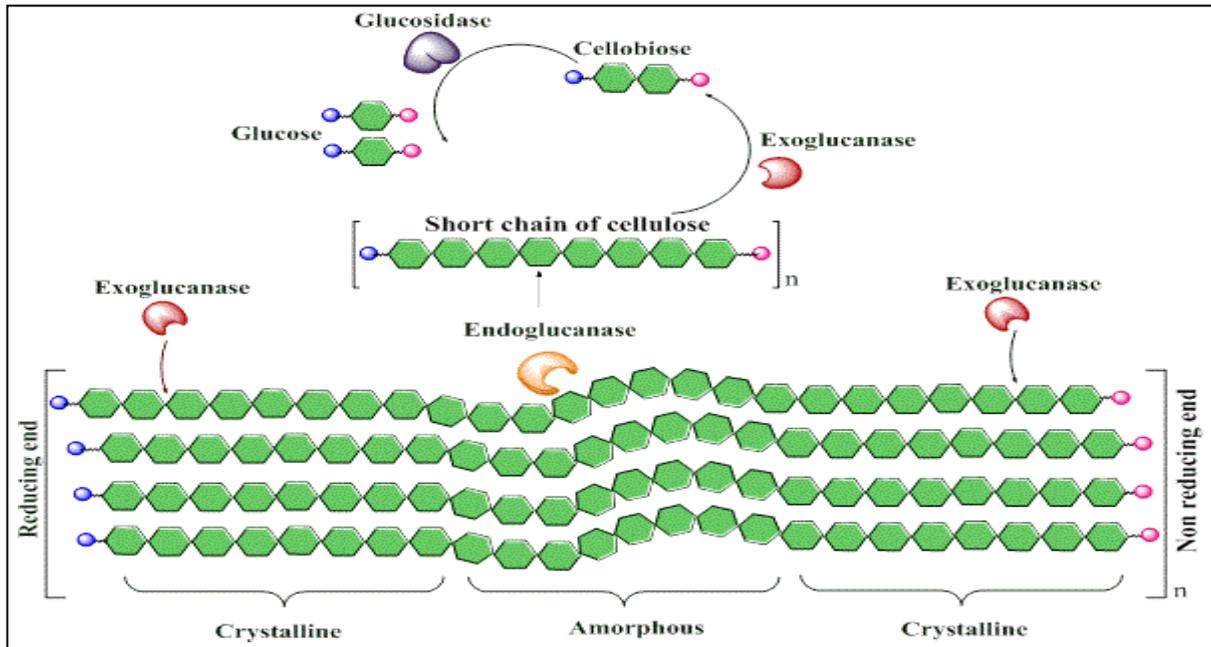


Figure 16: Hydrolyse enzymatique de la cellulose par l'action synergique de cellulases (Joshi *et al.*, 1999 et Sajith *et al.*, 2016)

2.2.3 Classification des cellulases

2.2.3.1 Endo- β (1 \rightarrow 4) glucanase (Endocellulase, EG) (EC 3.2.1.4)

L'Endoglucanase (endo- β -1,4-D-glucanase, L'endo- β -1,4-D-glucane-4- glucano hydro- lase) souvent appelé CMCCase – hydrolyses, le carboxyméthyl cellulose (CMC) ou la cellulose gonflée dans un mode aléatoire. En conséquence, la longueur du polymère diminue, ce qui entraîne l'augmentation de la réduction de la concentration du sucre.

L'Endoglucanase hydrolyse préférentiellement, les régions amorphes (interne) des fibrilles de façon aléatoire par clivage des liaisons β -glycosidiques. (Robson *et al.*, 1989 et Begum *et al.*, 2009 ; Sajith *et al.*, 2016).

2.2.3.2 Exo- β -(1 \rightarrow 4) glucanase (Cellobiohydrolase, CBH) (EC 3.2.1.91)

L'Exoglucanase (exo- β -1,4-D-glucanase, la cellobiohydrolase) dégrade la cellulose par élimination des unités de cellobiose à partir de l'extrémité non réductrice de la chaîne. Il est également actif contre la cellulose gonflé, partiellement dégradée des substrats et des cello-dextrines amorphes, mais ne hydrolyse pas des dérivés solubles de cellulose comme la carboxyméthylcellulose et hydroxyéthylcellulose, certains systèmes de cellulases contiennent

également le glucohydrolase (exo-1,4-D-glucane-4-glucohydrolase) en tant que composant mineur (Joshi *et al.*, 1999 et Sajith *et al.*, 2016).

2.2.3.3 β - (1→4) glucosidase ou Cellobiase (EC 3.2.1.21)

La β -glucosidase complète le processus d'hydrolyse de la cellulose en clivant le cellobiose et le retrait du glucose à partir de l'extrémité non réductrice (par exemple, avec un groupe hydroxyle libre en C- 4) des oligosaccharides. L'enzyme hydrolyse également les groupes alkyles et aryle β -glucosides (Kubicek *et al.*, 1993 et Sajith *et al.*, 2016).

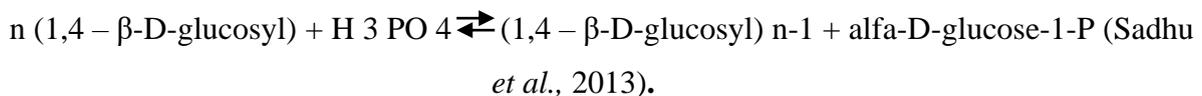
2.2.3.4 Cellobiose phosphorylase ou cellobiase : Orthophosphate -D-glucosyl transférase (EC 2.4.1.20)

Elle catalyse la phosphorylase réversible du cellobiose. Il a été découvert par Ayers dans les cellules de *Ruminococcus flavefacience* :



2.2.3.5 Cellodextrine Phosphorylase ou 1,4-B-D-Oligoglucan Ortho-phosphates Alfa – D-glucosyl transférase (EC 2.4.1.49)

Il n'agit pas sur le cellobiose mais catalyse le clivage phosphorylytic réversible de cellodextrines allant de cellotriose à cellohexose :



2.2.3.6 Cellobiose Eimerase (EC 5.1.3.11)

Il a été rapporté dans les cellules de *Ruminococcus albus* (Tyler *et al.*, 1967).

Elle catalyse la réaction suivante :



2.2.4 Sources de cellulases

Les cellulases proviennent généralement de différents organismes, principalement des champignons, des bactéries et des protozoaires, bien que les cellulases végétales et animales soient connues (Kim *et al.*, 2012).

2.2.4.1 Chez les bactéries

- Le système cellulolytique naturel le plus efficace connu est produit par les bactéries (Stern *et al.*, 2015). Telles que : *Bacillus*, *Cellulomonas*, *Streptomyces*, *Cytophaga*, *Cellvibrio* et *Pseudomonas* (Obeng *et al.*, 2017).
- Chez les bactéries, les cellulases sont principalement présentes sous forme de structures agrégées extracellulaires attachées aux cellules (Juturu et Wu, 2014 ; Obeng *et al.*, 2017).
- Les cellulases de genres *Clostridium* et *Thermotoga* sont thermostable et active de façon optimale à des températures élevées comprises entre 60 et 125 ° C (Vieille et Zeikus, 2001 ; Schiraldi et De Rosa, 2002 ; Haki, 2003).
- Elles hydrolyser efficacement la structure complexe et rigide de la cellulose (Brunecky *et al.*, 2012). Les stabilités extrêmes (par exemple, pH et thermique) et la nature multifonctionnelle de ces enzymes produites par ces bactéries exprimant les cellulosomes ont fait l’objet de plusieurs études pour la compréhension de la structure et de la fonction de leur constitution génétique afin d’imiter les capacités innées. En raison des avantages évidents rapportés dans la littérature, les scientifiques ont systématiquement étudié le gène (Yagüe *et al.*, 1990 ; Zverlov *et al.*, 2003 et Koeck *et al.*, 2013), la fusion / modification des enzymes (Ciolacu *et al.*, 2010 ; Lee *et al.*, 2010 ; Ye *et al.*, 2010 et Lee *et al.*, 2011 ; Nakashima *et al.*, 2014), et la croissance optimale (Islam *et al.*, 2013 et Reed *et al.*, 2014) de ces microbes utiles pour exploiter leurs avantages inhérents (tableau 9).

Tableau 9: Certaines bactéries cellulolytiques et leurs sources. (Himmel *et al.*, 2010 et Obeng *et al.*, 2017).

Bactérie			
Aérobies (cellulases libres, non complexées)		Anaérobies (cellulases complexées ou libres, non complexées)	
Espèces	Source	Espèces	Source
<i>B. thuringiensis</i>	Intestin de chenille	<i>Bacteroides cellulostolvens</i>	Eaux usées
<i>Cellulomonas Fimia</i>	Terre	<i>Clostridium cellulovorans</i>	Fermenteur à bois
<i>Cellvibrio japonicus</i>	Terre	<i>Clostridium josui</i>	Compost

2.2.4.2 Chez les champignons

- Actuellement, les champignons sont le groupe le plus étudié de micro-organismes dégradants le cellulose, en raison de leurs capacités de sécrétion élevée de protéines et de leur activité enzymatique multi-composants, synergique, cellulolytique (Ulrich *et al.*, 2008 ; Juturu et Wu 2014). Les enzymes cellulolytiques les plus étudiées sont les cellulases de *T. reesei* en raison de leur application dans les préparations commerciales de cellulase (Wahlström *et al.*, 2014 et Obeng *et al.*, 2017).
- Le genre *Aspergillus* est l'un des principaux organismes producteurs de cellulase à savoir *Aspergillus oryzae* ; *A. niger*. Les espèces d'*Aspergillus* produisent différentes isoformes d'enzymes telles que les cellulases (Obeng *et al.*, 2017).
- Les cellulases les plus couramment utilisées dans l'industrie sont produites par des champignons qui ont une température optimale de 50 ° C (Obeng *et al.*, 2017),(tableau 10).

Tableau 10: Champignons cellulolytiques et leurs sources. (Himmel *et al.*, 2010)

Champignons	
Espèce	Source
Champignons mésophiles	
<i>Aspergillus nidulans, A. niger, A. oryzae</i>	Sol, pourriture du bois
<i>Agaricus bisporus</i>	Compost
<i>Coprinus truncorum</i>	Terre, compost
<i>Penicillium chrysogenum</i>	Sol, pourriture du bois
<i>Rhizopus oryzae</i>	Sol, matière organique morte

2.2.4.3 Chez les levures

- La levure est connue pour ses rendements d'expression élevés en protéines. La voie sécrétoire de la levure permet la formation de liaisons disulfure et la glycosylation favorisées et améliore également la stabilité et la fonctionnalité des enzymes (Lambertz *et al.*, 2014 et Wang *et al.*, 2018).
- Les avantages de l'utilisation de levure comme usine de cellules comprennent un taux de croissance rapide, une fermentation à haute densité cellulaire, une sécurité microbienne et un processus de traduction post-eucaryote (Haan *et al.*, 2015 et Wang *et al.*, 2018).
- De nos jours, les cellulases de levure gagnent un intérêt, car elles sont actives dans une large gamme de pH et à des températures élevées. En effet, les levures peuvent produire de la cellulase thermostable, non dénaturée à des températures supérieures ou égales à 70 ° C, elle peut être utilisée dans les processus de saccharification de la lignocellulose en sucres fermentes cibles pour la production de bioéthanol (Touijer *et al.*, 2019).
- Les levures habitent presque tous les environnements de la terre y compris les environnements froids, Ces levures adaptées au froid sont classées comme psychrophiles si leurs températures optimales et maximales de croissance sont respectivement ≤ 15 ° C et ≤ 20 ° C, ou comme psychrotolérantes (psychrotrophes) si leur température maximale de croissance est supérieure à 20 ° C (Robinson, 2001 et Gounot, 1986). Une adaptation des levures au froid est la production d'enzymes hydrolytiques extracellulaires pour utiliser les sources de carbone disponibles et ainsi contribuer au recyclage des nutriments et à la minéralisation de la matière organique (Margesin et Miteva, 2011 ; Singh, 2012). La principale adaptation des enzymes des psychrophiles est la maximisation de leur flexibilité entraînant une diminution plus lente de la vitesse de réaction lorsque la température diminue, contrairement à leurs homologues mésophiles ou thermophiles (Cavicchioli *et al.*, 2011). Les enzymes psychrophiles ont des activités enzymatiques plus élevées à des températures plus basses que leurs équivalents mésophiles et une stabilité thermique réduite pour contrer le gel, Ces caractéristiques ont attiré l'attention de nombreux scientifiques de l'industrie (Carrasco *et al.*, 2016).
- La cellulase a été rapportée chez les espèces de levure et généralement les propriétés des enzymes de levure diffèrent de celles produites par d'autres micro-organismes (Carrasco *et al.*, 2016).

- Les cellulases actives au froid ont un grand potentiel pour être appliquées dans des processus qui peuvent nécessiter des températures basses telles que celles des industries alimentaires, des biocarburants et des détergents (Carrasco *et al.*, 2016).
- Les levures étudiées qui ont montré des activités de cellulase extracellulaires, peuvent utiliser les sources complexes de carbone, suggérant un rôle actif dans le recyclage des résidus végétaux (Carrasco *et al.*, 2016).
- Selon Carrasco *et al.*, (2016), Différentes levures sont productrices de la cellulases à savoir : *Cryptococcus. gastricus*, *Cr. Gilvescens*, *Cr. Victoiaie*, *Leuconeurospora sp.*

2.2.5 Production de cellulase

Elle est produite par les différents microorganismes à savoir :

2.2.5.1 Production bactérienne

La production de cellulase sous fermentation solide a été fait par une souche bactérienne *Bacillus subtilis*, la culture est réalisée avec le son de riz comme substrat, de caséine et de chlorure de sodium, l'Incubation de ce mélange a été fait pendant 36 h à 37 ° C, sous une agitation de 150 tr / min, l'études des caractéristiques de cette enzyme a conduit à l'observation des résultats suivants : sa température optimale est de 60 ° C à un pH optimum de 7,0, d'une température de stabilité inférieure à <50 ° C, pH de la stabilité de 6,5, l'activité enzymatique a été inhibée par Cd^{2+} , Fe^{2+} , Hg^{2+} , cependant, elle est activée par Co^{2+} et Mn^{2+} (Yin *et al.*, 2010).

2.2.5.2 Production fongiques

✓ Moisissures

La production de la cellulase sous fermentation solide à partir de la souche *Rhizopus oryzae* UC2 a été réalisé sur les feuilles de palmier à huile comme substrat la taille de l'inoculum choisie a été de $2,0 \times 10^8$ spores / g, la température optimale est de 30 ° C l'humidité est de 40%, le pH initiale de la fermentation est de 6, la température de la stabilité est de 50 ° C et le pH optimale de la production est de 4,0 (Ezeilo *et al.*, 2019).

2.2.6 Caractéristiques des enzymes cellulolytiques

Des enzymes cellulolytiques sont récapitulées dans le tableau suivant :

Tableau 11: Caractéristiques des enzymes cellulolytiques (Hofer *et al.*, 1989 ; Lee *et al.*, 2010 ; Raghuwanshi *et al.*, 2014)

Enzymes	Endo- β (1 \rightarrow 4) glucanase	Exo- β -(1 \rightarrow 4) glucanase (Cellobiohydrolase, CBH)	β - (1 \rightarrow 4) glucosidase ou Cellobiase
Code chiffré	(EC 3.2.1.4)	(EC 3.2.1.91)	(EC 3.2.1.21)
masse moléculaire	35 kDa -50 kDa	76kDa	98 kDa-124 kDa
Aspect	Poudre soluble dans l'eau jaune clair		
Humidité	10% ou moins		
Température optimale	40 °C-100 °C		
pH optimum	4 à 5 Ou proche à la neutralité		
Site de coupure	les liaisons internes de la chaîne cellulosique	agit sur les extrémités des chaînes de cellulose	hydrolyse la liaison β glucosidique du cellobiose
Produit final	cellodextrines, cellobiose, glucose.	Cellobiose	deux molécules de glucose
KM	68 μ M (Iqbal <i>et al.</i> , 2011)		
Vmax	148 $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ (Iqbal <i>et al.</i> , 2011)		

2.2.7 Utilisations industrielles de cellulases

Selon Fujita *et al.*, (2002), l'intérêt que porte la biotechnologie aux cellulases s'explique par leurs vastes applications.

Tableau 12: Applications de cellulase dans les différentes industries (Riccio *et al.*, 1999 ; Gusakov *et al.*, 2000 et Fujita *et al.*, 2002).

Industries	Applications
Alimentaires	Traitements de différents produits pour améliorer leurs qualités, amélioration d'arôme des jus de fruits et du vin.
Textiles et détergents	Traitement des toiles de coton, Amélioration l'apparence des tissus par élimination des tâches.
Papeterie	L'addition de cellulases, aux suspensions de pâtes en cours de lavage et surtout aux suspensions de pâtes de papier de recyclage, Améliore significativement leur filtrabilité et conduit à des économies importantes de consommation d'eau
Domaine thérapeutique	Certaines cellulases sont utilisées dans des formules médicamenteuses comme aides digestives (pour éviter les dyspepsies et fermentations intestinales).
Nutrition animale	Cellulases ajoutées aux aliments pour volailles ou porcins, améliorent leur digestibilité (Gusakov <i>et al.</i> , 2000).
Autres	<ul style="list-style-type: none"> - Production de protéines d'organismes unicellulaires à partir de la paille qui constitue la majeure source de déchets cellulosiques. - Isolement de protéines végétales et la préparation de produits alimentaires. - Production d'éthanol par les levures <i>Saccharomyces Cerevisiae</i>.

2.3 Ligninases

- ❖ Les ligninases sont généralement des métallo-enzymes qui oxydent les phénols.
- ❖ Composant les chaînes ramifiées des lignines pourraient améliorer le rendement d'hydrolyse de la cellulose dans le cas de certaines matières lignocellulosiques (Prevot, 2013).
- ❖ Les lignines peroxydases (E.C 1.11.1.14) : les manganèses peroxydases (E.C1.11.1.13) et les laccases (E.C 1.10.3.2) sont les trois groupes d'enzymes qui affectent essentiellement les structures de la lignine (Kiiskinen *et al.*, 2004).
- ❖ Les laccases peuvent fonctionner de différentes manières, telles que la participation à la dégradation des parois cellulaires des plantes, la pathogénicité des plantes et la sclérotisation des insectes (Eriksson *et al.*, 2009).
- ❖ Les lignines peroxydases (LiP) ou diarylpropane peroxydases : Ce sont des glycoprotéines catalysant une grande variété de réactions, telles que le clivage des liaisons éther -O-4 et des liaisons C – C dans les lignines (Eriksson *et al.*, 2009).
- ❖ Les manganèse-peroxydases (MnP) : Ce sont des glycoprotéines à groupe hémique qui dépolymérisent la lignine conjointement avec les lignines peroxydases.

CHAPITRE III

LEVURES

PRODUCTRICES DES

ENZYMES

LIGNOCELLULOSIQUES

1 Généralités

Le mot levure vient de la langue anglaise et signifie mousse ou bulle, Jusqu'à 1500 espèces de levures ont été découvertes jusqu'à ce jour. Leur isolement et leur identification sont très importants. Les levures sont des eucaryotes unicellulaires qui se multiplient en cellules uniques par le bourgeonnement (par exemple, *Saccharomyces*) ou division directe (par fission, par exemple, *Schizosaccharomyces*), ou elles peuvent se développer en simples filaments irréguliers (Sonali *et al.*, 2018), Les levures sont plus grandes que les bactéries, de forme ovoïde ou sphérique (1 à 5 micromètres de large sur 8 à 10 de long), (figure 17). Son matériel génétique est composé de 16 chromosomes linéaires, situés dans le noyau (Lucile *et al.*, 2016).

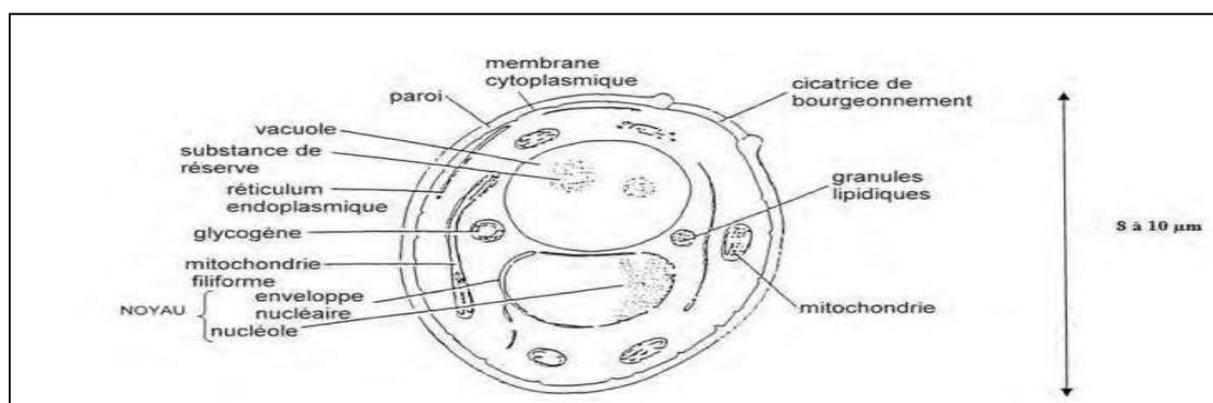


Figure 17: Morphologie d'une levure (Lucile *et al.*, 2016).

Très peu de levures ont une activité cellulolytique telle qu'*Aureobasidium pullulans*. Par contre, un grand nombre de levures est capable d'utiliser le cellobiose telle que *Brettanomyces*, *Dekkera*, *Klyveromyces*, *Pichia*. *Saccharomyces* ont aussi la capacité de se développer aussi bien en aérobiose qu'en anaérobiose. En aérobiose les cellules effectuent une glycolyse classique et ont une forte vitesse de croissance tandis qu'en anaérobiose elles effectuent la fermentation alcoolique (Scriban, 1999).

2 Écologie et habitats naturels

Selon Walker, (2009) , La distribution des levures n'est pas celle des bactéries dans le milieu naturel, mais elles peuvent néanmoins être isolées du sol, de l'eau, des plantes, des animaux et des insectes (tableau 13).

Les plants (feuilles, fleurset fruits) sont des habitats de levure préférés, mais quelques espèces se trouvent de manière commensale ou en relation parasitaire avec les animaux.

Tableau 13: Habitats naturels des levures (Walker, 2009).

Habitat	La description
Animal	Plusieurs levures non pathogènes sont associées au tractus intestinal et à la peau des animaux à sang chaud ; les levures (par exemple, <i>Candida albicans</i>) sont des pathogènes opportunistes pour les humains et les animaux.
Atmosphère	Peut s'attendre à quelques cellules de levure viables par mètre cube d'air. Généralement, <i>Cryptococcus</i> , <i>Rhodotorula</i> et <i>Sporobolomyces</i> sont dispersés par l'air à partir de couches au-dessus des surfaces du sol.
Environnement construit	Les levures sont assez omniprésentes dans les bâtiments. Par exemple, <i>Aureobasidium pullulans</i> est commun sur le papier peint domestique humide et <i>S. cerevisiae</i> est facilement isolé des surfaces des vignobles
Plantes	L'interface entre les nutriments solubles des plantes et le monde septique sont des niches communes pour les levures , la propagation des levures dans la phyllosphère est facilitée par les insectes.
Sol	Le sol n'est peut-être qu'un réservoir pour la survie à long terme de la levure, plutôt qu'un habitat pour la croissance. les levures sont omniprésentes dans les sols cultivés et ne se trouvent que dans les couches supérieures du sol aérobie (10–15 cm). <i>Lipomyces</i> et <i>Schwanniomyces</i> sont isolés exclusivement du sol.

3 Classification des levures

Les levures sont regroupées en 2 ou 3 grandes classes selon leur capacité ou non à élaborer des organes de reproduction sexuée (tableau 14). L'ensemble de ces 3 groupes constitue les *Eumycètes*. On répartit en plusieurs niveaux : classe, ordre, famille, sous famille, genre, espèce (Leveau *et al.*, 1993). Pour chaque espèce, on définit un ensemble de paramètres physiologiques et bio chimiques : température de croissance, température optimale, pH optimum, assimilation de différents composés, éventuel pouvoir fermentaire, éventuel halo tolérance, lipolyse, protéolyse à différentes températures (Larpent *et al.*, 1991).

Tableau 14: Classification des principaux genres de levure (Bourgeois *et al.*, 1996).

ASCOMYCOTINA	BASIDIOMYCOTINA	DEUTEROMYCOTA
<ul style="list-style-type: none"> ❖ Hemiascomycètes : • Endomycétales ✓ Spermophthoraceae <i>Metschnlk wia</i> <i>Nematospora</i> ✓ Saccharornycetaceae ➤ Lipomycetoideae <i>Lipomyces</i> ➤ Nadsonioideae <i>Hanseniaspora</i> <i>Saccharomycodes</i> ➤ Saccharomycernideae <i>Citeromyces</i> <i>Clavispora</i> 	<ul style="list-style-type: none"> ❖ Ustomycètes : • Spondiliales <i>Leucosporidium</i> <i>Rhodosporidium</i> 	<ul style="list-style-type: none"> ❖ Blastomycètes : • Sporobolomycetuceae <i>Bullera</i> <i>Sporobotomyces</i> • Cry prococcnceae <i>Brettanomyces</i> <i>Candida</i> <i>Cryptoococcus</i> <i>Kloeckera</i> <i>Malassezia</i> <i>Phaffia</i> <i>Rhodotorula</i> <i>St erigmatomyces</i> <i>Trichosporon</i> <i>Trigonopsis</i>

3.1 Ascomycotina ou « levures vraies »

Il regroupe de nombreuses levures de fermentation ainsi que des levures d'altération (Leveau *et al.*, 1993).

3.2 Basidie mycotina ou « levures fausses »

Sont parfois classées parmi les *Deuteromycota*. A l'issue d'une reproduction sexuée, sont formées des exospores ou « basidiospores » portées par une baside .Ce groupe comporte peu de levures capables de fermenter (Leveau *et al.*, 1993).

3.3 Deuteromycota ou « levures imparfaites »

Sont des espèces ayant des affinités avec les Ascomyeotina ou les Basidiomycotina, mais chez lesquelles le stade sexué (stade parfait) n'est pas connu avant leur mise en culture sur un milieu adéquat permettant de les classer. La multiplication est donc exclusivement asexuée. Ce groupe comprend des levures de fermentation et des levures pathogènes pour l'homme, à savoir le genre *Candida* (Leveau *et al.*, 1993).

✓ Reproduction asexuée

La reproduction asexuée s'effectue par bourgeonnement. Une petite masse saillante apparaît à la surface de la cellule mère qui grossit petit à petit puis se détache lorsqu'elle atteint la même taille. Au même moment, le noyau de la cellule mère se déplace vers la Périphérie, il s'étire, une partie s'infiltré dans le bourgeon. Il se sépare alors de la cellule mère et laissant parfois une petite « cicatrice ». La cellule fille ainsi produite grandit jusqu'à atteindre environ un diamètre égal au deux tiers de la cellule mère, puis donne à son tour de nouveaux bourgeons (Figure 18) (Guinet *et al.*, 1993).

Dans des conditions optimales de croissance, cette population double toutes les quatre-vingtdix minutes, ce qui représente un temps record pour des cellules eucaryotes (Silar *et al.*, 2013).

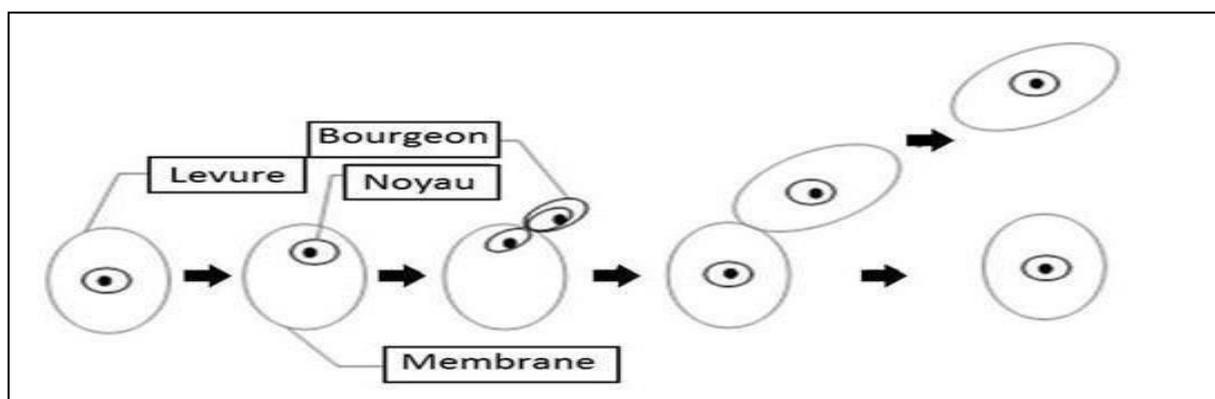


Figure 18 : Reproduction asexuée d'une levure (Guinet *et al.*, 1993).

✓ Reproduction sexuée

Dans un milieu défavorable (riche en acétate, pauvre en nutriments, températures extrêmes..), la cellule diploïde de levure va sporuler c'est à dire produire 4 ou 8 cellules haploïdes, nommées « ascospores » chez les ascomycètes, et « basidiospores » chez les

basidio-mycètes, qui resteront en vie ralentie (figure 19) Si les conditions du milieu redeviennent favorables, les spores sont libérées, vont germer, croître et commencer un nouveau cycle de multiplication végétative sous la forme haploïde ou diploïde (Montelh *et al.*, 2012).

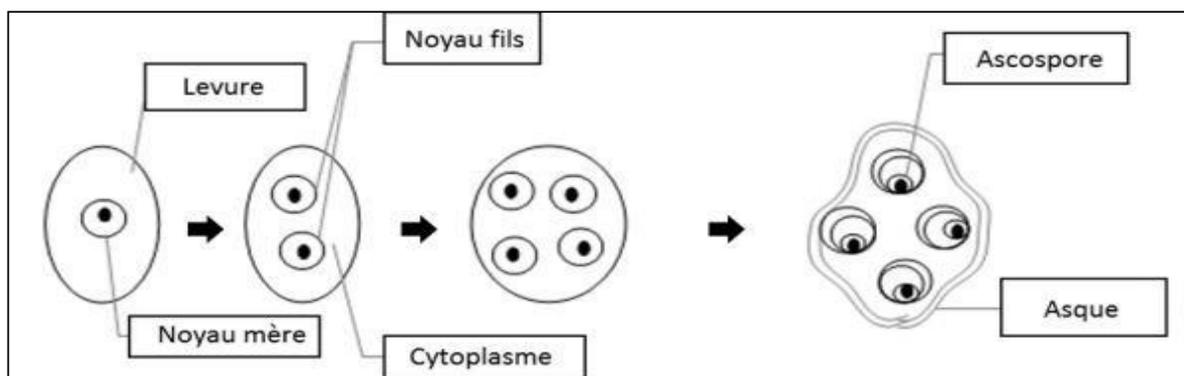


Figure 19: Reproduction sexuée d'une levure (Montelh *et al.*, 2012).

4 Caractéristiques des levures

4.1 Caractéristiques sexuelles

Les caractéristiques sexuelles impliquent la présence de l'ascus et des ascospores, le mode de formation des asques est caractéristique des espèces haploïdes et homothalliques. Les ascospores sont présentes dans l'asque. *Kluyveromyces*, *Hansenula*, *Pichia* montrent la présence d'ascospores. Les genres de levures basidiomycètes montrent la formation de télisporés par exemple, *Rhodospiridium*, les spores sont à parois épaisses, souvent riches en lipides, peut-être fuscules ou sphéroïdales (Sonali *et al.*, 2018).

4.2 Caractéristiques culturelles

En cas de caractéristiques culturelles, une croissance dans les milieux liquides et solides est observée. La levure cultivée en milieu liquide peut entraîner la formation de sédiments, d'un anneau, d'une pellicule. La formation de pellicules dans un milieu liquide est une propriété associée à la demande en oxygène des levures. La croissance sur milieu solide peut être soit mucoïde, butyreuse, friable, pigmentée et mate. *Lipomyces* présente une croissance mucoïde caractéristique. Le pigment est par exemple hautement caractéristique des genres *Rhodotorula* et *Sporobolomyces* (Reis *et al.*, 2013).

4.3 Caractéristiques physiologiques

La capacité ou l'incapacité de fermenter les glucides en éthanol et en dioxyde de carbone par les levures est la plus importante pour différencier les espèces. Une variété de sucres est fermentée par une variété de levure. *Saccharomyces* est connu pour montrer une fermentation vigoureuse tandis que les genres comme *Rhodotorula* et *Lipomyces* sont strictement non fermentaires (Sonali *et al.*, 2018).

La capacité ou l'incapacité d'utiliser différentes sources d'azote peut être utilisée pour classer les levures. À l'exception du genre *Saccharomyces* qui ne pousse que dans des milieux contenant certains hydrolysats de levure ou de protéines, toutes les levures peuvent utiliser une variété de sources d'azote (Sonali *et al.*, 2018).

La plupart des levures produisent des traces d'acides volatils et non volatils. On le voit quand un excès d'acide acétique est produit. Certaines espèces de *Kloeckera*, *Hansenula*, *Trichosporon* sont connues pour produire des quantités considérables d'acides. Dans des conditions de culture appropriées, plusieurs souches de levure élaborent des polysaccharides extracellulaires. *Bullera*, *Trichosporon* produit certains composés amyloïdes (Sonali *et al.*, 2018).

5 Besoins des levures

Les levures synthétisent des molécules organiques à partir d'autres molécules organiques prélevées dans l'environnement: ce sont des organismes hétérotrophes. Leur environnement doit être à la fois source d'oxygène, source d'énergie et source d'aliments (Sonali *et al.*, 2018).

5.1 Besoins en oxygène-hydrogène

L'oxygène est nécessaire pour le développement des levures, et l'hydrogène provient de l'eau et de l'air et intervient dans la constitution de l'eau et des composés organiques. Comme l'a démontré Louis Pasteur, leur croissance est accélérée en présence d'air tandis que la consommation de sucre est diminuée (Ferreira *et al.*, 1997).

5.2 Besoins énergétiques

L'énergie est indispensable au développement de la cellule, l'ATP produit pendant l'oxydation des composés organiques est le principal composé utilisé pour le transport d'énergie (Ferreira *et al.*, 1997).

5.3 Besoins nutritionnels

Les exigences nutritionnelles peuvent varier quantitativement selon qu'on demande à la levure de fermenter ou de se multiplier végétativement pour produire de la biomasse (Ferreira *et al.*, 1997 et Montelh *et al.*, 2012).

5.3.1 Carbone

Le carbone est l'élément le plus abondant de la cellule : il s'agit donc d'un facteur limitant. Source d'énergie, il intervient dans la constitution des composés organiques et provient de sources organiques (Ferreira *et al.*, 1997).

Dans le cadre d'une fermentation, les sucres de carbone pouvant être utilisées par les levures sont résumées dans le tableau 15 :

Tableau 15 : Sources de carbone utilisés par les levures (Walker et white, 2005).

Sources de carbone	Exemples
Hexoses	D-glucoses, D-galactoses, D-mannoses
Disaccharides	Maltoses, saccharoses, lactoses, mélibioses, cellobioses, mélézitoses
Trisaccharides	Raffinose, maltotriose
Polysaccharides	Inuline, cellulose, hémicellulose, chitine
Oligosaccharides	Maltotetraose, maltodextrines
Pentoses	L-arabinose, D-xylose, D-xylulose, L-rhamnose
Alcools	Méthanol, éthanol, glycérol
Acides gras	Oléate, palmitate
Composes aromatiques	Phénol, crésol, quinol, résorcinol, catéchol, benzoate

5.3.2 Azote

C'est le deuxième élément le plus abondant de la cellule, il permet la synthèse de la matière vivante. La levure synthétise les protéines et les aminoacides à partir de l'azote minéral (Ferreira *et al.*, 1997).

Si plusieurs sources d'azote sont disponibles, la levure va consommer préférentiellement la « meilleure » : pénétration rapide, peu d'étapes de transformation, pas d'effet toxique. Elle l'utilisera pour la synthèse de ses acides aminés, des nucléotides et des vitamines (Cohen *et al.*, 2009).

5.3.3 Sels minéraux, Oligo-éléments

Une carence en sels minéraux (potassium, sodium, magnésium, calcium, phosphore) ou en oligo-éléments (fer, cuivre, zinc, sélénium) réduit le pouvoir fermentaire. Ils stimulent la croissance et sont des constituants essentiels des systèmes enzymatiques (Révy *et al.*, 2015).

6 Levures productrices des enzymes lignocellulosiques

Les avantages de l'utilisation de levure comme usine cellulaire comprennent un taux de croissance rapide, une fermentation à haute densité cellulaire, une sécurité microbienne et un processus post-traductionnel eucaryote (Den *et al.*, 2015).

Les genres *Hanseniaspora* et *Torulaspota* sont de bons producteurs d'enzymes comme les β -glucosidases, les pectinases, les xylanases et ceux impliqués dans la dégradation du xylane. Cependant, la sécrétion de chaque enzyme n'est pas une caractéristique d'un genre ou d'une espèce particulier, mais dépend de la souche de levure étudié (Maturano *et al.*, 2012).

6.1 Levures productrices des xylanases

Les informations disponibles sur la production de xylanase et sur la nature de la xylanase produite à partir de levures sont très limitées, peut-être en raison de la faible production de xylanase par ces micro-organismes (Nutan *et al.*, 2019).

Dans des environnements riches en matières végétales dégradées Parmi les levures, celles appartenant aux genres *Cryptococcus*, *Scheffersomyces*, *Candida*, *Trichosporon*, *Dekkera*, *Hanseniaspora*, *Metschnikowia*, *Rhodotorula*, *Sugiyamaella* et *Wickerhamomyces* ont été décrites comme des producteurs de xylanase. Ces micro-organismes xylanolytiques se trouvent principalement, ainsi que dans le rumen des ruminants (Joana, 2015).

La présente étude révèle que *P. aphidis* PYCC 5535T sont des producteurs efficaces de xylanase et ont identifiés les conditions de production d'extraits xylanolytiques à haute activité avec des substrats synthétiques (Joana, 2015 et Nutan *et al.*, 2019).

6.2 Levures productrices de cellulases

La production de la cellulase à partir de la *Candida easanensis* JK – 8 a été effectuée en fermentation solide, par l'utilisation des déchets agricoles (paille de riz, cosse de maïs, bagasse de canne) comme substrats. Les substrats fut séchées à 70 ° C et fut tamisés (200 mesh), la préculture est préparée dans un milieu de bouillon YM stérile (Extrait de levure, extrait de malt, peptone et glucose), pendant 16 h à 35 ° C , la source de carbone préférable c'est le cellobiose dans d'extrait de levure et de peptone le ph initiale de la production est 4, la meilleure production a été observée avec la cosse de maïs (Thongekkaew *et al.*, 2014).

Dans une autre étude, la production de la cellulase en fermentation solide à partir de deux souches de levures (*Saccharomyces cerevisiae* MK-157 : pour l'endoglucanase et *Candida tropicalis* MK-118 : pour la β -glucosidase) avec l'utilistion de la bagasse de canne à sucre comme substrat , il y a une compatibilité entre les deux souches à croître en Co-culture, l'études des caractiristiques de cette enzyme produit par ces deux souches a conduit à observer les résultats suivants : incubation pendant 4 jours à 30 et 40 ° C. l'inoculum a été préparé en inoculant séparément une colonie isolée de MK-157 et MK-118 dans SDB (bouillon dextrose de Sabouraud) et en incubant les cultures à leur température appropriée (30° pour MK-157 et 40 ° C pour MK- 118) pendant 48 h avec agitation de 150 tr / min , Pour la monoculture, à condition de l'utilisation d'une seule souche alors que, pour la Co-culture les inoculums des deux souches ont été mélangés en quantités égales. La bagasse de canne à sucre (SB) est coupé en morceaux et séchée à 60 ° C pendant une nuit et ainsi broyé Le prétraitement a été effectué dans un acide ou dans une base, la Co-culture et a été humidifié à 50 ou 80% en utilisant de peptone ou de milieu d'extrait de levure comme source d'azote. Les avantages de la fermentation en Co-culture se sont clairement manifestés, car la production endoglucanase à 30 ° C a augmenté de 10 à 80% lorsque le (SB) a été fermenté avec une Co-culture par rapport aux monocultures. Une production accrue de β -glucosidase a été observée à 40 ° C par la Co-culture indiquant une voie de régulation différente pour cette enzyme (Qadir *et al.*, 2018).

7 Facteurs affectant la production de xylanases et de cellulases par des souches de levure

7.1 Température et pH

Généralement, les enzymes qui sont actives à des températures et pH ambiantes, perdent leurs activités à des températures comprises entre 50 et 70°C obtenues à partir des micro-

organismes. La levure *pseudozyma hubeiensis* NCIM3574 augmenté de manière significative à basses températures (25°C - 30°C) et a produit des niveaux élevés de β -xylosidase (5,36 UI / ml) à 27°C à PH = 5.5 (Nutan *et al.*, 2019).

7.2 Sources de carbone

Les sources naturelles de xylane comme la paille de riz, le son de riz, la paille de blé, le son de blé, tourteau d'arachide, sont les matières premières potentielles utilisées comme source de carbone pour la production de xylanase, le son de blé s'est révélé être le meilleur substrat pour la production de xylanase (2050 UI /g) par *pseudozyma hubeiensis* NCIM3574 (tableau 16)(Nutan *et al.*, 2019 et Feniskova *et al.*, 1960).

7.3 Sources d'azote

Des formes organiques d'azote telles que l'extrait de levure, la tryptone, la peptone, la farine de soja et les solides escarpés de maïs (tableau 16), et des formes inorganiques telles que NaNO₃, NH₄NO₃ ont été largement utilisées pour la production de xylanases par les levures (Joana, 2015).

Tableau 16 : Source d'azote et de carbone utilisées pour la production de xylanase chez certains microorganismes (Joana, 2015)

Microorganismes	Source de carbone / azote	Activité volumétrique de la xylanase (U / ml)	Référence
<i>Pseudomonas sp. XPB- 6</i>	Extrait de xylane et de levure	28	Sharma <i>et al.</i> , (2012)
<i>Pseudomonas sp. XPB- 6</i>	Xylane et nitrate de potassium	25	
<i>Pseudozyma Hubeiensis NCIM3574</i>	Son de ble \ tryptone x 100\ NaCl (1%)	2480	Nutan <i>et al.</i> , (2019)
<i>Pseudozyma Hubeiensis NCIM3574</i>	Tourteau d'arachide \ tryptone x 100 \ NaCl (1%)	146	

7.4 Humidité

Des niveaux d'humidité élevés diminuent la porosité, réduisent le transfert d'oxygène et modifient la structure des particules des substrats tels que le son de blé. Des niveaux d'humidité inférieurs à l'optimum réduisent la solubilité des substrats solides et produisent une tension d'eau plus élevée.

Selon Nutan *et al.*, (2019), Le rapport substrat solide / milieu de fermentation de 1: 2 était le plus approprié pour la production maximale d'activités de xylanase par les levures (1960 UI / g) et de β -xylosidase (56 UI / g) par la souche *Pseudozyma Hubeiensis* NCIM3574, à partir de 3 ml d'inoculum ont donné des activités à haute xylanase (2080 UI/ g) et xylosidase (67UI /g).

7.5 Différente solution saline sur la production d'enzymes

Selon une étude réalisée par Borges *et al.*, (2014) sur *Pseudozyma brasiliensis*, L'activité de la xylanase a été fortement stimulée par Zn^{2+} , Mg^{2+} et Ca^{2+} , et a été augmentée de près de 200%, 300% et 400%, respectivement. Un autre avantage est l'augmentation de l'efficacité de l'hydrolyse pendant un processus lorsque des ions sont ajoutés.

8 Biotechnologie et levures

Selon Phale *et al.*, (2018), les levures sont utilisées dans les différents domaines :

1. Dans l'industrie de brassage, de boulangerie, et de la fermentation, telles que l'industrie de biocarburants, pour produire de l'éthanol.
2. Réduction la totalité de «mauvais cholestérol», c'est-à-dire les lipoprotéines de basse densité (LDL).
3. Dans le génie génétique et la biologie cellulaire.
4. Dans le domaine de la biorestauration. Par exemple, *Yarrowia lipolytica* dégrade l'huile de palme et d'autres hydrocarbures.

CONCLUSION

L'hydrolyse enzymatique de la biomasse lignocellulosique est une voie prometteuse pour la bioconversion des matières végétales telle que le son de blé et les fibres de halfa, En général, des cocktails enzymatiques contenant différentes xylanases et cellulases, sont caractérisées par des modes d'action différents, et sont plus utilisés industriellement après leur fermentation solide, Cette dernière présente de grandes avantages pour produire ces enzymes en abondance.

Les enzymes lignocellulosiques, notamment la xylanase et la cellulase ayants une activité hydrolytique sur le xylane et la cellulose, des matériaux lignocellulosiques présents dans les parois cellulaires des plantes, ont été identifiées depuis longtemps et l'applicabilité de ces enzymes est en constante augmentation. Toutes ces applications, en particulier les industries des pâtes et papiers, nécessitent de nouvelles enzymes.

Les xylanases sont principalement responsables de l'hydrolyse des liaisons β -1,4 dans le xylane végétal, principal composant de l'hémicellulose. L'hémicellulose constitue environ 30% des parois cellulaires végétales, et comme le xylane est un composant important des hémicelluloses, la concentration de xylane dans le milieu s'est révélée être la meilleure source de carbone, entraînant d'activité élevée de xylanase. La combinaison d'extrait de levure et de peptone sélectionnée parmi plusieurs sources d'azote a donné la production d'enzymes la plus élevée avec des conditions optimales. La Cellulase est une famille d'enzymes hydrolysant des liaisons glycosidiques β -(1 \rightarrow 4) de cellulose d'autres dérivés oligosaccharidiques. La cellulose est un homopolymère linéaire formé d'unités D-glucopyranose liées entre elles par des liaisons de type glycosidique β -(1 \rightarrow 4) qui donne une bonne activité cellulosique après sa dégradation par la cellulase.

Il y a eu beaucoup de documentation sur les xylanases et les cellulases microbiennes (fongiques, bactériennes), alors que les informations sur la production de ces enzymes à partir de levures par la fermentation solide sont très limitées, Cependant, l'exploitation des levures pour la production d'enzymes dégradant le son de blé et les fibres de halfa peut offrir plusieurs avantages, notamment le taux de croissance rapide, une fermentation à haute densité cellulaire. La levure *Pseudozyma hubeiensis* PYCC 5535T est un producteur efficace d'enzymes lignocellulosiques par fermentation solide en présence des conditions optimales telle que le pH et la température, la présence des sources d'azote et de carbone...).

Et comme perspectives, nous pensons à :

- Réaliser des expériences sur la coproduction de la cellulase et la xylanase par fermentation solide.
- Utiliser des levures locales.
- Utiliser le son de blé et l'halfa comme substrat pour la fermentation et comparer les deux productions.
- Purifier et caractériser les deux enzymes pour une utilisation ultérieure en industrie.

REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES

Achyuthan, K. E., Achyuthan, A. M., Adams, P. D., Dirk, S. M., Harper, J.C., Simmons, B. A., et Singh, A. K. (2010). Chaos supramoléculaire auto-assemblé: barrière de la lignine polyphénolique aux biocarburants lignocellulosiques rentables. *Molecules*, 15 (12), 8641–8688. DOI: 10.3390 / molecules15118641.

Adiguzel, G., Faiz, O., Sisecioglu, M., Sari, B., Baltaci, O., Akbulut, S. Adiguzel (2019). Une nouvelle endo- β -1,4-xylanase de *Pediococcus acidilactici* GC25; purification, caractérisation et application à la clarification des jus de fruits. *Journal international des macromolécules biologiques*, 129 (8), pages 571-578. DOI: 10.1016 / j.ijbiomac.02.054.

Ahmed A., Bibi A.(2018). Cellulase fongique; Production et applications: Minireview. *LIFE: Journal international des sciences de la santé et de la vie*, 4 (1), 19-36. DOI: 10.20319 / lijhls.2018.41.1936.

Akchiche O., Messaoud Boureghda K., Esparto Grass. (2007). Matière première de la fabrication du papier, première partie, 4, 25-30.

Alokika., Singh B. (2019). Production, caractéristiques et applications biotechnologiques des xylanases microbiennes. *Appl Microbiol Biotechnol* 103, 8763–8784. DOI: org / 10.1007 / s00253-019-10108-6.

Álvarez-Cervantes, J., Díaz-Godínez, G., Mercado-Flores, Y. (2016). . Analyse phylogénétique de la β -xylanase SRXL1 de *Sporisorium reilianum* et sa relation avec les familles (GH10 et GH11) des ascomycètes et des basidiomycètes, 6 (24010), 1-9, DOI: org / 10.1038 / srep24010.

Andrade SV, Polizeli, Terenzi, Jorge JA. (2004). Effet de la source de carbone sur les propriétés biochimiques de la β xylosidase produite par *Aspergillus versicolor*. *Process Biochem* 39 (12), 1931–1938. DOI : org/10.1016/j.procbio.2003.09.024.

Assamoi AA, Destain J, Delvigne F. (2008). Fermentation à l'état solide de la xylanase de *Penicillium canescens* 10-10c dans un réacteur à lit multicouche. *Biochimie appliquée et biotechnologie*.145 (3): 87– de 98.

Assamoi Allah Antoine, Jacqueline Destain, Philippe Thonart. (2009). Aspects microbiens de la production d'endo- β -1,4-xylanase en fermentation à l'état solide par *Penicillia*: le cas de *Penicillium canescens*, *journal de Biotechnologie, Société et Environnement*, 13 (2), 281-294.

- Bakri Y. (2003).** Production de xylanase par *Penicillium canescens* 10-10c en fermentation à l'état solide, Appl Biochem Biotechnol, 105 (48), 737-748. DOI: 10.1385 / abab: 108: 1-3: 737.
- Bala A, Singh B. (2017).** Production concomitante de cellulase et de xylanase par des moisissures thermophiles *Sporotrichum thermophile* en fermentation à l'état solide et leur applicabilité en panification. World J Microbiol Biotechnol 33 (6): 109. DOI : org/10.1007/s11274-, 017-2278-6.
- Basit, A., Liu, J., Rahim, K., Jiang, W., et Lou, H. (2018).** Xylanases thermophiles: du banc au flacon. Revues critiques en biotechnologie, 1–14. DOI: 10.1080 / 07388551.2018.1425662.
- Bédrani, S. (2001).** Les contraintes au développement des zones steppiques et la mise en valeur par les concessions. Ministère de l'agriculture, Alger, 3-16.
- Begum, M. F., & Absar, N. (2009).** Purification et caractérisation de la cellulase intracellulaire d'*Aspergillus oryzae* ITCC-4857.01. Mycobiology, 37, 121-127.
- Behera SS, Ray RC. (2016).** Fermentation à l'état solide pour la production de cellulases microbiennes: progrès de la dette et stratégies améliorées. Int J Biol Macromol. 86, 656–669.
- Bellon-Maurel V., Orliac O., Christen P. (2003).** Capteurs et mesures en fermentation à l'état solide: un examen, Process Biochemistry, 38 (6), 881-896. DOI : org/10.1016/S0032-9592(02)00093-6.
- Biely, P., Mastihubová, M., la Grange, D.C., van Zyl, W.H., et Prior, B. A. (2004).** Dosage couplé aux enzymes des estérases d'acétylxylane sur les 4-nitrophényl β -d- xylopyranosides monoacétylés. Biochimie analytique, 332 (1), 109–115. DOI: 10.1016 / j.ab.04.022. biomasse végétale.CRS ; pp 1-164.
- Boony apakron, K., Jaruwat, A., Liwnaree, B. (2017).** Ingénierie des protéines basée sur la structure pour l'amélioration thermostable et alcaliphile de l'endo-b-1,4-xylanase pour des applications dans le blanchiment de la pulpe. J Biotech. 259, 95-102.

Boudet, A. M., Kajita, S., Grima-Pettenati, J., et Goffner, D. (2003). Lignines et lignocellulosiques: un meilleur contrôle de la synthèse pour des utilisations nouvelles et améliorées. *Trends in Plant Science*, 8 (12), 576–581. DOI: 10.1016 / j.tplants.10.001.

Bourgeois CM, Mescle J-F, Zucca J. (1996). Aspects microbiologiques de la sécurité et de la qualité des aliments, *Microbiologie alimentaire*, 1, 672 p.

Boyce A, Walsh G. (2015). Caractérisation d'une nouvelle endoglucanase thermostable d'*Alicyclobacillus vulcanalis* pouvant être utilisée dans la production de bioéthanol. *Appl Microbiol Biotechnol* 99, 7515–7525. DOI: 10.1007 / s00253-015-6474-8.

Brouns, F., Hemery, Y., Price, R. Anson, N.M. (2012) .Aleurone de blé: séparation, composition, aspects sanitaires et utilisation potentielle des aliments. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 52, 553 568.

Brunecky R., Alahuhta M., Bomble YJ. (2012). Structure et fonction de la *Clostridium thermocellum cellobiohydrolase* a répétition du module X1: amélioration par stabilisation du complexe CbhA, documents de recherche, 68,292-299. DOI: 10.1107 / S0907444912001680.

Burlacu A, Cornea CP, Roming FI. (2016). Xylanase microbienne: une revue, *Appl Microbiol Biotechnol*, 921(9), 1-9.

Burlacu A, Israel-Roming F, Cornea CP. (2017). Amélioration des souches fongiques pour la xylanase par rapport à la production par mutagénèse physique et chimique. *AgroLife Sci J* 6, 40–47.

Carrasco, M., Villarreal, P., Barahona, S., Alcaíno, J., Cifuentes, V., Baeza, M. (2016). Criblage et caractérisation des activités amylase et cellulase chez les levures *psychrotolérantes*. *BMC Microbiology*, 16 (1), 1-9. DOI: 10.1186 / s12866-016-0640-8.

Cavicchioli R., Charlton T., Ertan H., Omar SM., Siddiqui KS., Williams TJ. (2011). Utilisations biotechnologiques des enzymes des psychrophiles, *Microb Biotechnol*, 4(4), 449–460. DOI: 10.1111/j.1751-7915.2011.00258.x.

Chadha, B.S., Kaur, B., Basotra, N., Tsang, A., et Pandey, A. (2019). Xylanases thermostables de champignons et bactéries thermophiles: perspective actuelle. *Bioresource Technology*, 277,195-203, DOI: 10.1016 / j.biortech.2019.01.044.

Chakdar H, Kumar M, Pandiyan K, Singh A, Nanjappan K, Kashyap PL, Srivastava AK. (2016). Xylanases bactériennes: de la biologie à la biotechnologie. 3 Biotech 6 (2): 150. DOI : org/10.1007/s13205-016-0457-z.

Chalamacharla Raghu Babu, Harsha Ketanapalli, Sheik Khasim Beebi et Viswanatha Chaitanya Kolluru. (2018). Composition du son de blé et qualité nutritionnelle: examen, progrès de la biotechnologie et de la microbiologie, 9 (1), 21-27. DOI: 10.19080 / AIBM.2018.09.555754.

Chandra, M.R.G.S, et Madakka, M. (2019). Microorganismes solubilisant les phosphates et leur rôle émergent dans l'agriculture durable, Développements récents en microbiologie et biochimie appliquées, 223-233. DOI: 10.1016 / b978-0-12-816328-3.00011-8.

Cheng YS., Chen CC., Huang CH. (2014). Analyse structurale d'un glycoside hydrolase famille 11 xylanase de *Neocallimastix patriciarum*: un aperçu de la base moléculaire d'une enzyme thermophile, J Biol Chem, 289, 11020–11028.

Ciolacu D., Kovac J., Kokol V. (2010). L'effet du domaine de liaison à la cellulose de *Clostridium cellulovorans* sur la structure supramoléculaire des fibres de cellulose, Carbohydr Res, 345, 621–630. DOI: 10.1016 / j.carres.2009.12.023.

Cohen-Letessier A. (2009). Actualités cosmétiques dans le vieillissement cutané, Annales de Dermatologie et de Vénérologie, 136,367-371.

Contesinia FJ, Liberato MV, Rubio MV, Calzado F, Zubieta MP, Riaño Pachón DM, Squina FM, Bracht F, Skaf MS, Damásio AR. (2017). Caractérisation structurelle et fonctionnelle d'une Larabinofuranosidase α hautement sécrétée d'*Aspergillus nidulans* cultivée sur la bagasse de canne à sucre. Biochim Biophys Acta Proteins Proteom 1865 (12),1758–1769. DOI :org/10.1016/j.bbapap.09. 001.

Crafack M, Hanna Keul, Eskildsen CE. (2014). Impact des cultures de démarrage et des techniques de fermentation sur l'arôme volatil et le profil sensoriel du chocolat. Food Research International. 63 ,306–316.

De Vries RP., Kester HCM., Poulcen CH, Benan JAE., Visser J. (2000). Synergie entre les enzymes d'*Aspergillus* impliquées dans la dégradation des polysaccharides de la paroi cellulaire végétale, *Carbohydrate Research*, 327 (4), 401-410. DOI : org/10.1016/S0008- 6215 (00) 00066-5.

Den Haan R, van Rensburg E, Rose SH, Gorgens JF, van Zyl WH. (2015). Progrès et défis dans l'ingénierie des micro-organismes non cellulolytiques pour le biotraitement consolidé. *Curr Opin Biotechnol*, 33, 32–38. DOI : org/10.1016/j.copbio.2014.10.003.

Devabaktuni Lavanya, P.K.Kulkarni, Mudit Dixit, Prudhvi Kanth Raavi, L.Naga Vamsi Krishna. (2011). Sources de cellulose et leurs applications - une revue, revue internationale de formulation et de recherche de médicaments, 2 (6), 19-38.

Durand A.2003. Conceptions de bioréacteurs pour la fermentation à l'état solide. *Biochem. Eng. J.*, 13, 113-125.

Ebringerová, A. (2005). Diversité structurelle et potentiel d'application des hémicelluloses. *Symposiums macromoléculaires*, 232,1–12.

Eriksson, KE L., Bermek H. (2009). Lignine, lignocellulose, ligninase. *Encyclopédie de microbiologie*, 373–384. DOI: 10.1016 / b978-012373944-5.00152-8.

Ezeilo, U. R., Wahab, R. A., et Mahat, N. A. (2019). Études d'optimisation de la production de cellulase et de xylanase par *Rhizopus oryzae* UC2 en utilisant des feuilles de palmier à huile brutes comme substrat sous fermentation à l'état solide, 156, 1301-1312. DOI :org/10.1016/j.renene.2019.11.149.

Feniskova, R.V., Tikhomrova, A.S. et Rakhleeva, B.E. (1960). Conditions de formation de l'amylase et de la protéinase en culture de surface de *Bacillus subtilis*. *Mikrobiologica*, une revue. *Process Biochem*, 29 (38), 881-896.

Ferreira Fennesy I. (1997). importance dans le développement des sociétés humaines. Rôle dans l'industrie agro-alimentaire et en thérapeutique, Pharmacie, Paris, université de paris, 119 p.

Ferreira JA., Mahboubi A., Lennartsson P R., Taherzadeh MJ. (2016). Bioraffineries de déchets utilisant des champignons ascomycètes filamenteux: état actuel et perspectives d'avenir, *Bioresour. Technol.* 215, 334-345. DOI :org/10.1016/j.biortech.2016.03.018.

Finkler ATJ, Biz A, Pitol LO. (2017). L'agitation intermittente contribue à l'uniformité à travers le lit pendant la production de pectine par *Aspergillus niger* cultivé en fermentation à l'état solide dans un bioréacteur à lit compact à échelle pilote. *Journal de génie biochimique.* 121,1–12.

Fonty G. et Chaucheyras-Durand F.(2007). Les écosystèmes digestifs. Edition : France, Tec et Doc Lavoisier 312 pages.

Francis Duchiron, estelle legin-copin. (2019). Production et caractérisation des activités cellulolytiques produites par *Trichoderma longibrachiatum* (GHL), *African journal of biotechnology*, 12 (5), 465-475.

Fujita Y., Takashashi S., Ueda M., Tanaka A., Okada H., Morikawa Y., Kawaguchi T., Arai M., Fukuda H., Kondo A. (2002). Production directe et efficace d'éthanol à partir de matière cellulosique avec une souche de levure présentant des enzymes cellulolytiques. *Appl. Environ. Microbiol.*68(10),5136-5141.

Ganaie MA, Oliveira Hsganlts, Rawat HK. (2017). Criblage de déchets agricoles à faible coût pour maximiser la production de fructosyl transférase et son applicabilité dans la génération de fructo-oligosaccharides par fermentation à l'état solide. *Biodétérioration et biodégradation internationales*, 118,19-26.

Gasiorek E.(2008). Effet des conditions d'exploitation sur la croissance de la biomasse pendant la production d'acide citrique par fermentation à l'état solide. *Papiers chimiques.*62 (2): 141–146.

Gírio F M., Fonseca C., Carvalheiro F., Duarte L C., Marques S., Bogel-Lukasik R. (2010). Hémicelluloses pour l'éthanol-carburant: une revue. *Bioresource Technology*, 101 (13), 4775–4800.

Gounot AM., Guevara-Gonzalez R., Torres-Pacheco I. (1986). Micro-organismes psychrophiles et psychrotrophes. *Micro-organismes psychrophiles et psychrotrophes.* *Experientia* 42, 1192–1197. DOI : org/10.1007/BF01946390.

- Guinet R, Godon B. (1994).** La panification Française. Cachan : Lavoisier, 521 p.
- Gupta V, Garg S, Capalash N. (2015).** Production de laccase thermo-alkaline stable et de xylanase par co-culture de *Bacillus sp* et *B. haloduranes* pour le blanchiment biologique de la pâte kraft et le désencrage des vieux papiers. *Bioprocess Biosyst Eng* 38, 947–956.
- Gusakov A V., Sinitsyn A P., Markov A V., Skomarovsky A A., Sinitsyna O A., Berlin A G., Ankudimova N V. (2000).** Domaines de liaison à l'indigo dans les molécules de cellulase, *biocatalyse-2000: fondamentaux et applications*, 41 (6), 77-80.
- Haan den R, van Rensburg E, Rose SH, Gorgens JF, van Zyl WH. (2015).** Progrès et défis dans l'ingénierie des micro-organismes non cellulolytiques pour les bioprocédés consolidés, *Curr Opin Biotechnol*, 33,32–38. DOI : org/10.1016/j.copbio.2014.10.003.
- Haki G. (2003).** Développements dans les enzymes thermostables importantes sur le plan industriel: une revue. *Bioresour Technol*, 89, 17–34. DOI: 10.1016 / S0960-8524 (03) 00033-6.
- Himmel ME, Xu Q, Luo Y. (2010).** Systèmes enzymatiques microbiens pour la conversion de la biomasse: paradigmes émergents. *Biocarburants*, 1 ,323–341. DOI: 10.4155 / bfs.09.25.
- Hofer, F. (1987).** Quantification EELS des Medges à l'aide d'étalons oxydiques. *Ultramicroscopie*, 21 (1), 63–68. DOI: 10.1016 / 0304-3991 (87) 90007-6.
- Islam R, Özmihçi S, Cicek N. (2013).** Amélioration de la fermentation de la cellulose et de la synthèse du produit final par *Clostridium thermocellum* avec des compositions nutritives variées dans des conditions d'excès de carbone. *Biomass Bioenergy* 48: 213–223. DOI: 10.1016 / j.biombioe.2012.11.010.
- Jacquet.N, C.Vanderghem, C.Blecker and M.Paquot. (2010).** La steam explosion: Application en tant que prétraitement de la matière lignocellulosique, *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 14(2), 561-566.
- Joana Reta Carreira cerejo. (2015).** Effet des composants du milieu sur la production de xylanase par *pseudoryma spp*, *Revue internationale de recherche en sciences biologiques*, 1 (5), 31-41.

Joana Rita Carreira Cerjo. (2015). Effet des composants du milieu sur la production de xylanases par *Pseudozyma spp*, Instituto Superior Técnico da Universidade de Lisboa,1-10.

Jordan DB, Wagschal K (2010) .Propriétés et applications des β -D-xylosidases microbiennes contenant l'enzyme catalytiquement efficace de *Selenomonas ruminantium*. Appl Microbiol Biotechnol 86 (6): 1647–1658.DOI :org/10.1007/s00253-010-2538-y.

Joshi, A., Harris, D., Khan, P. A., Gothkar, P., & Sodhi, P. S. (1999). Amorçage des semences à la ferme en agriculture semi-aride: développement et évaluation du maïs, du riz et du pois chiche en Inde en utilisant des méthodes participatives. L'agriculture expérimentale, 35 (1), 15–29. DOI: 10.1017 / s0014479799001027.

Joyce Gueiros Wanderley Siqueira, Cristine Rodrigues, Luciana Porto de Souza Vandenberghe, Adenise Lorenci Woiciechowski, Carlos Ricardo Soccol. (2020). Avancées actuelles dans la production et l'application de cellulase sur site sur la conversion de la biomasse lignocellulosique en biocarburants: une revue. DOI :org / 10.1016 / j.biombioe.2019.105419 Biomasse et bioénergie 132 \ 105419.

Juturu V, Wu JC. (2014). Cellulases microbiennes: ingénierie, production et applications. Renewel Sustain Energy Rev 33: 188-203. DOI: 10.1016 / j. rser.2014.01.077.

Khaldoun, A. (1995). Les mutations récentes de la région steppique d'El Aricha. Réseau Parcours, 59(54).

Khusro A, Kaliyan BK, Al-Dhabi NA, Arasu MV, Agastian P. (2016). Optimisation statistique de la production de xylanase stable thermo-alcaline à partir de la souche de *Bacillus tequilensis*. Armati Electron J Biotechn, 22, 16 25. DOI :org/ 10.1016/j. ejbt. 04.002.

Kiiskinen, L.-L., Ratto, M. et Kruus, K. (2004). Recherche de nouveaux microbes producteurs de laccase. Journal of Applied Microbiology, 97 (3), 640–646. DOI: 10.1111 / j.1365-2672.2004.02348.x.

Koeck DE, Wibberg D, Koellmeier T. (2013). Projet de séquence génomique de la souche BC1 cellulolytique de *Clostridium thermocellum* sauvage jouant un rôle dans la dégradation de la biomasse cellulosique. J Biotechnol 168: 62–63. DOI: 10.1016 / j.jbiotec. 08.011.

Krishna, C. (2005). Systèmes de fermentation à l'état solide — un aperçu. *Revue critique en biotechnologie*, 25 (1-2), 1–30. Doi: 10.1080 / 07388550590925383.

Kubicek, C. P., Messner, R., Gruber, F., Mach, R. L., Kubicek-Pranz, (1993). Le cassette de régulation de la cellulase de *Trichoderma*: De la vie intérieure d'un champignon sécrétoire. *Technologie enzymatique et microbienne*, 15 (2), 90–99. DOI: 10.1016 / 0141-0229 (93) 90030- 6.

Kulkarni Neeta., Abhay Shendye., Mala Rao. (1999). Aspects moléculaires et biotechnologiques des xylanases, *FEMS Microbiology Reviews*, 23 (4), 411–456, DOI :org/10.1111/j.1574-6976.1999.tb00407.x.

Kumar SRS, Kumar BA, Raj KC, Gunasekaran P. (2005). Optimisation de la composition du milieu pour la production de xylanase alcaline stable par *Aspergillus fischeri* Fxn 1 en fermentation à l'état solide en utilisant une conception rotative composite centrale. *Bioresour Technol* 96 (12): 1380–1386. DOI : org/10.1016/j.biortech.2004.11.005

Kumar S, Haq I, Prakash J, Singh SK, Mishra S, Raj A. (2017). Purification, caractérisation et amélioration de la thermostabilité de la xylanase de *Bacillus amyloliquefaciens* et son application dans le pré-blanchiment de la pâte kraft. *Biotech* 7 (1), 1–20. DOI :org/ 10.1007 / s13205-017-0615-y.

Kunamneni A., Kugen P., and Suren S. (2005), Production d'amylase en fermentation à l'état solide par le champignon thermophile *Thermomyces lanuginosus*, *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 100 (2), 168-171. DOI :org/10.1263/jbb.100.168.

Lambertz C, Garvey M, Klinger J, Heesel D, Klose H, Fischer R, Commandeur U. (2014). Défis et progrès de l'expression hétérologue des enzymes cellulolytiques: revue, *biotechnologie pour les biocarburants*, 7 (135), 1-15. DOI: org / 10.1186 / s13068-014-0135-5.

Lange, L. (2017). Enzymes et levures fongiques pour la conversion de la biomasse végétale en bioénergie et produits de haute valeur. *Le royaume fongique*, 5 (1), 1027–1048. DOI: 10.1128 / 9781555819583.ch51.

Larpent I-P. (1991). Les ferments microbiens dans les industries agro-alimentaires (produits laitiers et carnés) Ed, France, Ialine, 242 p.

Larroche C. (1996). Croissance microbienne et comportement de sporulation en fermentation à l'état solide. *J. Sci. Ind. Res.* 55, 408–423.

Lee CY, Yu KO, Kim SW, Han SO. (2010). Amélioration de la thermostabilité et de l'activité de *Clostridium cellulovorans* mésophile EngD par recombinaison d'ADN in vitro avec *Clostridium thermocellum* CeLE. *J Biosci Bioeng* 109: 331–336. DOI: 10.1016 / j.jbiosc.2009.10.014.

Lee H-L, Chang C-K, Teng K-H, Liang P-H. (2011). Construction et caractérisation de différentes protéines de fusion entre les cellulases et la β -glucosidase pour améliorer la production de glucose et la thermostabilité. *Bioresour Technol* 102, 3973–3976. DOI: 10.1016 / j.biortech.2010.11.114.

Lee JH. (2010). Revêtement de β -glucosidase sur des nanofibres de polymère pour une production améliorée d'éthanol cellulosique. *Bioprocess Biosyst Eng.*, 33, 141–147.

Lekounougou S. (2008). Evaluation et Compréhension des Mécanismes fongique. Sciences du Vivant, rue d'Amance 54280 Champenoux, Université de Lorraine, 04-04-2008, 186 p.

Leveau I.V., Bouix M. (1993). Microbiologie industrielle: les micro-organismes d'intérêt industriel, Ed, paris (France), Lavoisier, 612 p.

Li, W.J., Narsing Rao, M. P., Xiao, M. (2017). Pigments fongiques et bactériens: Métabolites secondaires avec de larges applications. *Frontiers in Microbiology*, 8,1-13. DOI :org/10.3389/fmicb.2017.01113.

Linares-Pasten, J. A., Aronsson, A., et Karlsson, E. N. (2017). Considérations structurelles sur l'utilisation des endo-xylanases pour la production de xylooligosaccharides prébiotiques à partir de la biomasse. *Current Protein et Peptide Science*, 19 (1), 48-67. DOI: 10.2174 / 1389203717666160923155209.

Lucile Burillard, Vincent Daumas, Margot Glaz, Lolita Kouyoumdjian, Simon Lobrot, Diane Logier, Noémie Mallot, Clémence Marchand. (2016). Fermentations alimentaires, *Bioresource Technology*, 9 (2), 1-10.

Margesin R, Miteva V. (2011).Diversité et écologie des microorganismes psychrophiles, *Res Microbiol.* ; 162 346–61. DOI : org/10.1016/j.resmic.2010.12.004.

Maturano, Y. P., Assaf Rodríguez, L. A., Toro, M. E., Nally, M. C., Vallejo, M., Castellanos de Figueroa, L. Vazquez, F. (2012). Production multi-enzymatique par cultures pures et mixtes de levures *Saccharomyces* et non *Saccharomyces* pendant la fermentation du vin. *Journal international de microbiologie alimentaire*, 155 (1-2), 43–50. DOI: 10.1016 / j.ijfoodmicro.2012.01.015.

Mazza,M.,Catana,D.,Vaca-Garcia.(2009). Influence de l'eau sur la dissolution de la cellulose dans certains liquides ioniques, *cellulose* 16,207-215.DOI :org/10.1007/s10570- 008-9257-X.

Mhetras Nutan., Mapare Vidhyashri., Gokhale Digambar. (2019). Production d'enzymes xylanase et β -xylosidase par *Pseudozyma hubeiensis* en fermentation à l'état solide, *progress de la microbiologie*, 9 (5), 467-478.DOI :org/10.4236/aim.2019.95028.

Michel Berger, Paul Ducr. (2004). Communications scientifiques et technologiques arabinoxylnes et arabinoxylnases,*Food science technology*,(140),3-14.

Mitchell DA, Berovic M, Krieger N. (2002).Aperçu du biotraitement à l'état solide. *Biotechnol Annu Rev.*8, 183-225.

Mitchell DA, Von Meien OF, Luz LFL. (2010). Le défi de la mise à l'échelle pour les bioréacteurs SSF. Dans: Mitchell DA, éditeurs. *Bioréacteurs de fermentation à l'état solide: principes de base de la conception et du fonctionnement*. Allemagne: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 57–64.

Montelh B. (2012). Les secrets de la levure de bière, *Curr Opin Biotechnol*,6(1), 88-96.

Motta FL, Andrade CCP, Santana MHA. (2013). Une revue de la production de xylanase par la fermentation du xylane: classification, caractérisation et applications. *Dégradation durable des techniques, des applications et de la commercialisation de la biomasse lignocellulosique*. InTechOpen, New York, 251–275.

Musaalbakri Abdu Manan MA, Webb C. (2017). Aspects de la conception de la fermentation à l'état solide appliqués au biotraitement microbien. *J Appl Biotechnol Bioeng*. 4 (1): 511–532. DOI: 10.15406 / jabb.2017.04.00094.

- Musoni M, Destain J, Thonart P. (2015).** Conception de bioréacteurs et stratégies de mise en œuvre pour la culture de champignons filamenteux et la production de métabolites fongiques: des méthodes traditionnelles aux systèmes d'ingénierie. *Biotechnologie, agronomie, société et environnement*. 19 (4), 430–442.
- Naidu, D. S., Hlangothi, S. P., et John, M. J. (2018).** Produits biosourcés de xylane: un examen. *Polymères glucidiques*, 179, 28–41. DOI: 10.1016 / j.carbpol.2017.09.064.
- Nakashima K, Endo K, Shibasaki-kitakawa N, Yonemoto T. (2014).** Une enzyme de fusion constituée d'expansine bactérienne et d'endoglucanase pour la dégradation de la cellulose hautement cristalline. *RSC Adv* 4, 43815–43820. Doi: 10.1039 / c4ra05891g.
- Nava I, Favela-Torres E, Saucedo-Castaneda G. (2011).** Effet du mélange sur fermentation à l'état solide de la pulpe de café avec *Aspergillus tamarii*. *Technologie alimentaire et biotechnologie*. 49 (3), 391–395.
- Nigam P, Singh D. (1994).** Systèmes de fermentation à l'état solide (substrat) et leurs applications en biotechnologie. *J Basic Microbiol*. 34 (6), 405–423.
- Nigam Singh nee' P., Pandey A. (2009).** Technologie de fermentation à l'état solide pour la bioconversion de la biomasse et des résidus agricoles. *Biotechnology for Agro-Industrial Residues Utilization*. Springer, Dordrecht. DOI : org/10.1007/978-1-4020-9942-7_10.
- Nisha Bhardwaj, Bikash Kumar and Pradeep Verma. (2019).** Un aperçu détaillé des xylanases: une biomolécule émergente pour les perspectives actuelles et futures. *Bioresour. Bioprocess*. DOI :org/10.1186/s40643-019-0276-2.
- Nisha Sharma¹ et Nivedita Sharma. (2019).** les Xylanases microbiennes et leurs applications industrielles ainsi que les perspectives d'avenir: une revue. *G.J.B.A.H.S.*, Vol.6(3):5-12. DOI:10.24105/gjbahs.6.3.1702.
- O'donohue M.J. et P. Debeire. (2006).** Fractionnement de la biomasse lignocellulosique en synthon, la chimie vert, Lavoisier.

O'dwyer.J P. (2005). Développer une compréhension fondamentale des caractéristiques structurales de la biomasse responsable de la digestibilité enzymatique. Docteur en philosophie. Texas A e et M University, 313 p.

Obeng, E. M., Adam, S.N.N., Budiman, C., Ongkudon, C.M., Maas, R., et Jose, J. (2017).Lignocellulases: un examen des enzymes, des systèmes et des pratiques émergents et en développement. Bioressources et biotraitement, 4 (1). DOI: 10.1186 / s40643-017-0146-8

Olanbiwoninu, A.A. et Odunfa, S.A. (2016). Production de cellulase et de xylanase par *Aspergillus terreus* KJ829487 en utilisant des écorces de manioc comme substrats. Progrès en microbiologie, 6, 502-511. DOI :org/10.4236/aim.2016.67050.

Onipe, O. O., Jideani, Afam. I. O., & Beswa, D. (2015). Composition et fonctionnalité du son de blé et son application dans certains produits alimentaires à base de céréales. Journal international des sciences et technologies alimentaires, 50 (12), 2509–2518. DOI: 10.1111 / ijfs.12935.

Pandey A, Carlos R Soccol, David Mitchell. (2000). Nouveaux développements en fermentation à l'état solide. I: processus et produits. Biochimie des processus. 35 (10): 1153–1169.

Pandey A, Soccol CR, juge Rodriguez-Leon. (2001). Aspects de la conception du fermenteur en fermentation à l'état solide. Fermentation à l'état solide en biotechnologie: principes fondamentaux et application. 1er éd. New Delhi, Inde: Asistech Publishers. P.73–77.

Petkowicz, C.D.O., Reicher, F., Chanzy, H., Taravel, F., Vuong, R. (2001). Mannane linéaire dans l'endosperme de *Schizolobium amazonicum*. Polymères glucidiques, 44 (2), 107–112.

Polizeli MLTM, Rizzatti ACS, Monti R, Terenzi HF, Jorge JA, Amorim DS. (2005). Xylanases de champignons: propriétés et applications industrielles. ApplMicrobiol Biotechnol 67 (5): 577–591. Doi :org/10. 1007 / s00253-005-1904-7.

Pollet, A., Delcour, J.A., Courtin, C.M. (2010). Déterminants structurels des spécificités de substrat des xylanases de différentes familles de glycosides hydrolases. Crit. Rev. Biotechnol. 30, 176–191.

- Poutanen.k., Sundberg.M. , Korte. H. Puls. (1990).** Désacétylation de la xylanase par l'acétylstaérase de *Trichoderma reesei*. *appl microbol biotechnol*: 33.506.5010.
- Prevot.V. (2013).** Comparaison de la production de complexes enzymatiques par fermentation en milieu solide et par fermentation en milieu liquide. Thèse de doctorat .Université de Reims Champagne-Ardenne. France.159.
- Principi, P., König, R., & Cuomo, M. (2019).** Digestion anaérobie des substrats lignocellulosiques: avantages des pré-traitements. *Rapports actuels sur l'énergie durable / renouvelable*, 9 (5), 1-10. DOI: 10.1007 / s40518-019-00131-6.
- Qadir, F., Shariq, M., Ahmed, A., et Sohail, M. (2018).** Évaluation d'une co-culture de levure pour la production de cellulase et de xylanase sous fermentation à l'état solide de bagasse de canne à sucre en utilisant une approche multivariée. *Cultures et produits industriels*, 123, 407–415. DOI: 10.1016 / j.indcrop.07.021.
- Rader, A. J., Yennamalli, R. M., Kenny, A. J., Wolt, J. D., & Sen, T. Z. (2013).** Endoglucanases: insights into thermostability for biofuel applications. *Biotechnology for Biofuels*, 6(1),1-9. DOI:10.1186/1754-6834-6-136.
- Raghuwanshi S., Deswal D., Karp M. (2014).** Biotraitement de la production améliorée de cellulase à partir d'un mutant de *Trichoderma asperellum* RCK 2011 et son application dans l'hydrolyse de la cellulose. *Carburant* ; 124, 183–189.
- Rahardjo YS, Tramper J, Rinzema A. (2006).** Modélisation des phénomènes de conversion et de transport en fermentation à l'état solide: revue et perspectives. *Biotechnol Adv.* 24 (2),161–179.
- Rahardjo YSP, Jolink F, Haemers S, Tramper J. (2005).** Importance de la porosité du lit, du son et de la surface spécifique dans la culture à l'état solide d'*Aspergillus oryzae*. *Génie biomoléculaire*. 22 (4), 133–139.
- Receveur V., Czjek M., Schulein M., Panine P., Henrissat B. (2002).** : Dimension, forme et flexibilité conformationnelle de deux cellulases fongiques du domaine en solution sondées par diffusion de rayons X aux petits angles. *Le journal de Biological Chemistry*. 277 (43),pp: 40887-40892.

Reed PT, Izquierdo JA, Lynd LR. (2014). Fermentation de la cellulose par *Clostridium thermocellum* et un *consortium mixte* dans un réacteur batch répétitif automatisé. *Bioresour Technol* 155: 50–56. DOI: 10.1016 / j. biortech.2013.12.051.

Reguant J, et Rinaudo M. (1999). Etude bibliographique sur les matériaux issus de la biomasse végétale.

Reis VR, Bassi AP, Silva JC, Ceccato-Antonini SR. (2013). Caractéristiques des levures *Saccharomyces cerevisiae* présentant des colonies rugueuses et une morphologie pseudohyphale par rapport à la fermentation alcoolique. *Brésilien J Microbio* 44: 1121-1131.

Res D, Vian B. et Bajon C. (2006). Le monde des fibres. (Eds), Belin, Paris, pp. 17-26.

Révy R. Levures Biologiques Alimentaires et Poudres Levantes. (2005). Disponible sur : <http://www.techniques-ingenieur.fr>.

Riccio P., Rossano R., Vinella M., Domizio P., Zito F., Sansevrino F., D'elis A., Rosi I. (1999). Extraction et immobilisation en une étape de deux β -glucosidases libérées d'une souche de levure de *Debaryomyces hanseni*. *Technologie des enzymes et du microbiol.* No 24, pp: 123-129.

Richard, F., Millot, S., Gardes, M., Selosse, M.-A. (2005). Diversité et spécificité des champignons *ectomycorhiziens* extraits d'une forêt méditerranéenne ancienne dominée par *Quercus ilex*. *Nouveau phytologue*, 166 (3), 1011–1023. DOI: 10.1111 / j.1469-8137.2005.01382.x.

Robinson CH. (2001). Adaptation au froid chez les champignons arctiques et antarctiques. *Nouveau Phytol.* 151: 341–53.

Robledo, A., Aguilar, C. N., Belmares-Cerda, R. E., Flores-Gallegos, A. C., Contreras-Esquivel, J.C., Montañez, J. C., et Mussatto. (2015). Production de xylanase thermostable par des souches fongiques thermophiles isolées de l'ensilage de maïs. *CyTA - Journal de la nourriture*, 14 (2), 302–308. DOI: 10.1080 / 19476337.2015.1105298.

Robson, L. M., Chambliss, G. H. (1989). Cellulases d'origine bactérienne. *Technologie enzymatique et microbienne*, 11 (10), 626–644. DOI: 10.1016 / 0141-0229 (89) 90001-x.

Romero-Gomez, S.J. (2014). Gestion intégrale de la biomasse lignocellulosique par bioraffinage.

Rosales E, Rodríguez Coutob S. (2007). Augmentation de la production de laccase par *Trametes hirsuta* cultivée sur des pelures d'orange moulues. Technologie enzymatique et microbienne. 40 (5): 1286–1290.

Rose, J.K. (2003). La paroi cellulaire végétale. Le peuplier comme matière première pour les biocarburants: un examen des caractéristiques de composition. Biocarburants, bioproduits et bioraffinage, 4 (2), 209-226.

Rubin. (2008) .Génomique des biocarburants celluloseux. Nature, 454 (7206), 841–845.

DOI: 10.1038 / nature07190.

Sadhu, S., Maiti, T. (2013). Production de cellulase par les bactéries: une revue. Microbiology Research Journal International, 3 (3), 235-258. DOI : org/10.9734/BMRJ/2013/2367.

Sajith S, P Priji, Sreedevi S e, Benjamin S. (2016). Un aperçu sur les celluloses fongiques dans une perspective industrielle 6(1), 1-13.

Schiraldi C, De Rosa M. (2002). La production de biocatalyseurs et de biomolécules à partir d'extrémophiles. 20,515–521. DOI: 10.1016 / S0167-7799 (02) 02073-5.

Scriban R. (1999). Biotechnologie. 5eme édition. Technique et Documentation. Lavoisier. Paris. P. 149-159.

Shallom, Dalia, Shoham, Yuval. (2003). Hémicellulases microbiennes. Current Opinion in Microbiology, vol. 6, n ° 3, p. 219-228. Disponible à l'adresse. DOI :org/10.1016/S1369-5274(03)00056-0.

Silar P, Malagnac F. (2013). Les champignons redécouverts. Paris : Belin, 232 p.

Singh P, Singh SM. (2012). Caractérisation de levures et de champignons filamenteux isolés des trous de cryoconite du Svalbard. Arctic Polar Biol.; 35: 575–83.

Sonali Phale. (2018). Levure: caractéristiques et importance économique. Journal de biotraitement et de biotechnologies. DOI: 10.4172/2155-9821.1000337.

Stern J, Kahn A, Vazana Y. (2015). Importance de la position relative des cellulases dans les cellulosomes de conception pour une cellulolyse optimisée. PLoS ONE 10: e0127326. DOI: 10.1371 / journal.pone.0127326.

Subramaniyan S, Sandhia GS, Prema P. (2001) .Contrôle de la production de xylanase sans activité protéase chez *Bacillus sp.* par sélection de la source d'azote. Biotechnol Lett 23 (5): 369–371. DOI :org/10. 1023 / A: 1005663704321.

Sun, S., Sun, S., Cao, X., & Sun, R. (2016). Le rôle du prétraitement dans l'amélioration de l'hydrolyse enzymatique des matériaux lignocellulosiques. Bioresource Technology, 199, 49.

Surget, A. & Barron, C. (2005). Histologie du grain de blé. Industrie des Céréales. 145, 3-7.

Tachaapaikoon C, Kosugi A, Pason P. (2012). Isolement et caractérisation d'une nouvelle souche de *Clostridium thermocellum* productrice de cellulosome. Biodégradation 23, 57–68. DOI: 10.1007 / s10532-011-9486-9.

Tenkanen, M., Puls, J., et Poutanen, K. (1992). Deux xylanases majeures de *Trichoderma reesei*. Technologie enzymatique et microbienne, 14 (7), 566–574. DOI: 10.1016 / 0141-0229 (92) 90128-b.

Thongekkaew Jantaporn, Kongsanthia Jarupan. (2016). : Criblage et identification de levures productrices de cellulases de la forêt de Rongkho, Université Ubon Ratchathani. Bioingénierie et bioscience 4 (3): 29-33, DOI: 10.13189/bb.2016.040301.

Touijer, H., Benchemsi, N., Ettayebi, M., Janati Idrissi, A., Chaouni, B., Bekkari, H. (2019). Cellulases thermostables de la levure *Trichosporon sp.* Recherche enzymatique, 2019, 1–6. DOI: 10.1155 / 2019/2790414.

Tyler,P .A.,Marchalla,KC.(1967).forme et fonction chez les bactéries oxydant le manganése ,Archive,Microbiol.56,344-353.DOI :org/10.1007/BF00425209.

Uday, U.S.S.P, Choudhury, P., Bandyopadhyay, T.K., et Bhunia, B. (2016).Classification, mode d'action et stratégie de production de la xylanase et son application pour la production de biocarburants à partir de jacinthe d'eau. Journal international des macromolécules biologiques, 82, 1041–1054. DOI: 10.1016 / j.ijbiomac.2015.10.086.

- Ulrich A, Klimke G, Wirth S. (2008).** Diversité et activité des bactéries à composition cellulosique, isolées d'un sol sableux et limoneux après une application à long terme de fumier. *Microb Ecol* 55, 512–522. DOI: 10.1007 / s00248-007-9296-0.
- Vieille, C., Zeikus, G. J. (2001).** Enzymes hyperthermophiles: sources, utilisations et mécanismes moléculaires pour la thermostabilité. *Revue de microbiologie et de biologie moléculaire*, 65 (1), 1–43. DOI: 10.1128 / mibr.65.1.1-43.2001.
- Viniegra-González G. (1997).** Fermentation solide: définition, caractéristiques, limites et surveillance. Roussos S, Éditeurs. *Progrès de la fermentation à l'état solide*. Dordrecht, Pays-Bas: Kluwer Academic Publishers; p. 5–22.
- Visintin, S., Ramos, L., Batista, N., Dolci, P., Schwan, F., Cocolin, L. (2017).** Impact des cultures de démarrage de *Saccharomyces cerevisiae* et *Torulaspora delbrueckii* sur la fermentation des fèves de cacao, *International Journal of Food Microbiology*, 257, 31– 40. DOI :org/10.1016/j.ijfoodmicro.2017.06.004.
- Von Meien OF, Luz LFL, Mitchell DA. (2004).** Stratégies de contrôle pour les bioréacteurs de fermentation à l'état solide mélangés par intermittence et aérés avec force, basés sur l'analyse d'un modèle de paramètre distribué. *Science du génie chimique*. 59 (21), 4493-4504.
- Wahlström R, Rahikainen J, Kruus K, Suurnäkki A. (2014).** Hydrolyse de la cellulose et liaison avec *Trichoderma reesei* Cel5A et Cel7A et leurs domaines principaux dans des solutions liquides ioniques. *Biotechnol Bioeng* 111, 726–733. DOI: 10.1002 / bit.25144.
- Walia, A., Guleria, S., Mehta, P., Chauhan, A., et Parkash, J. (2017).** Les xylanases microbiennes et leur application industrielle dans le blanchiment des pâtes et papiers: une revue. *3 Biotech*, 7 (1). DOI: 10.1007 / s13205-016-0584-6.
- Walker, G. M. (2009).** Yeasts, Dans: *Encyclopedia of microbiology*, 9780080548487, M. Schaechter (Ed.), Londres: Elsevier / Academic Press, 2009, 939-954.
- Walker, G.M. and White, N.A. (2017).** Introduction à la physiologie fongique. Dans: K. Kavangh, éd. *Fungi: biology and applications*, John Wiley et Sons, 2017, 1–35. DOI :org/10.1002/9781119374312.ch1.

Wang, D., & Hong, J. (2018). Expression des enzymes cellulolytiques dans la levure. *Enzymes cellulolytiques fongiques*, 201–221. DOI: 10.1007 / 978-981-13-0749-2_11.

Williamson G., Kroon P.A., Faulds C.B. (1998). Polysaccharides végétaux velus: un rasage de près avec des estérases microbiennes. *Microbiologie* 144, 2011-2023.

Xu X, Yu Y, Shi Y. (2011). Évaluation des supports inertes et organiques pour la production de spores de *Verticillium lecanii* en fermentation à l'état solide. *Biotechnol Lett.* 33 (4), 763–768.

Yagüe E, Béguin P, Aubert JP. (1990). Analyse de la séquence nucléotidique et de la délétion du gène codant pour la cellulase celH de *Clostridium thermocellum*. *Gène* 89, 61–67.

Ye X, Rollin J, Zhang YP. (2010). A-glucane phosphorylase thermophile de *Clostridium thermocellum*: clonage, caractérisation et thermostabilité améliorée. *J Mol Catal B Enzym* 65,110–116. DOI: 10.1016 / j. molcatb.2010.01.015.

Yildiz, S. et Oner, E. (2014). Mannan comme matériau bioactif prometteur pour les systèmes de nanoporteurs de médicaments. Application de la nanotechnologie à l'administration des médicaments, 9, 311– 342.

Yin, S., Mehrotra, A. K., Tan, Z. (2011). Conversion hydrothermale alcaline de la cellulose en bio-huile: influence de l'alcalinité sur le changement de voie de réaction. *Bioresource Technology*, 102 (11), 6605–6610. DOI: 10.1016 / j.biortech.2011.03.069.

Zhang X, Mo H, Zhang J. (2003), Un bioréacteur à semi-conducteurs couplé à une aération forcée et une oscillation de pression. *Biotechnol Lett.* 25 (5), 417-420.

Zhou, X., Li, W., Mabon, R. et Broadbelt, L. J. (2016). Une revue critique de la pyrolyse de l'hémicellulose. *Energy Technology*, 5 (1), 52–79.

Zverlov VV, Velikodvorskaya GA, Schwarz WH. (2003). Deux nouveaux composants cellulosomes codés en aval de celI dans le génome de *Clostridium thermocellum*: l'endoglucanase non-processive CelN et la protéine structurale CseP éventuellement. *Microbiologie-149*,515–524.DOI:10.1099/mic.0.25959-0.

Résumés

Résumé

La lignocellulose est le biopolymère le plus abondant disponible sur terre, son hydrolyse est la condition préalable à son exploitation réussie en tant que substrats pour la production à grande échelle de produits à valeur ajoutée industriels importants, l'hydrolyse enzymatique des lignocelluloses telles que le son de blé et les fibres de halfa est réalisée par un groupe d'enzymes à savoir, les cellulases, les hémicellulases qui sont des biocatalyseurs importants vue leur nature complexe et leur large applications industrielles.

Bien qu'une collection remarquable de micro-organismes lignocellulolytiques ait été mise en lumière, seules quelques levures ont été étudiées de manière approfondie malgré leur grande importance, par exemple : les levures peuvent être utilisées pour la coproduction de protéines unicellulaires, d'éthanol et des enzymes.

Dans notre étude, les enzymes lignocellulolytiques ont principalement axées sur la cellulase et la xylanase produites par les levures, nous avons abordé la production de ces enzymes par la stratégie de fermentation à l'état solide ; Cet dernière présente de nombreux avantages, et correspond parfaitement aux substrats lignocellulotiques utilisés comme source nutritif pour la levure. Nous avons décrit ces enzymes et leurs substrats (xylane et cellulose) ainsi que les facteurs influençant leur production à savoir le pH, la température, la source d'azote utilisée....ect.

Mots clés : Xylanase, cellulase, xylane, cellulose, fermentation solide et levure.

Abstract

Lignocellulose is the most abundant biopolymer available on earth. Its hydrolysis is the prerequisite for its successful exploitation as substrates for the large-scale production of important industrial value-added products. The enzymatic hydrolysis of lignocelluloses such as wheat bran and halfa fibers is carried out by a group of enzymes namely, cellulases, hemicellulases which are important biocatalysts given their complex nature and their wide industrial applications. Although a remarkable collection of lignocellulolytic microorganisms has been brought to light, only a few yeasts have been studied. In depth despite their great importance, for example: yeasts can be used for the co-production of unicellular proteins, ethanol and enzymes.

In our study, the lignocellulolytic enzymes mainly focused on the cellulase and xylanase produced by yeasts. We approached the production of these enzymes by the solid-state fermentation strategy; this last one has many advantages, and corresponds perfectly to the Lignocellulotic substrates used as a nutritional source for yeast. We have described these enzymes and their substrates (xylan and cellulose) as well as the factors influencing their production, namely: pH, temperature, nitrogen source used, ... etc.

Keywords: Xylanase, cellulase, xylan, cellulose, solid fermentation and yeast.

المخلص

اللينبوسليولوز هو البوليمر الحيوي الأكثر وفرة على وجه الأرض. التحلل المائي هو الشرط المسبق لاستغلالها الناجح كركائز للإنتاج على نطاق واسع لمنتجات صناعية ذات قيمة مضافة كبيرة ، يتم التحلل المائي للينبوسليولوز مثل نخالة القمح وألياف الحلفة بواسطة مجموعة إنزيمات ، وهي السليولاز و الإيميسليولاز التي تعتبر محفزات حيوية مهمة نظراً لطبيعتها المعقدة وتطبيقاتها الصناعية الواسعة. على الرغم من أنه تم الكشف عن مجموعة رائعة من الكائنات الحية الدقيقة اللينبوسليولوتيكية ، إلا أنه تمت دراسة عدد قليل من الخمائر. في العمق على الرغم من أهميتها الكبيرة ، على سبيل المثال: يمكن استخدام الخمائر في الإنتاج المشترك للبروتينات أحادية الخلية والإيثانول والإنزيمات.

في دراستنا ركزت إنزيمات اللينبوسليولوتيكية بشكل أساسي على السليولاز و زيلاناز الناتج عن الخمائر. لقد تطرقنا إلى إنتاج هذه الإنزيمات من خلال استراتيجية التخمير الصلبة. هذا الأخير له العديد من المزايا، ويتوافق تماماً مع الركائز اللينبوسليولوتيكية المستخدمة كمصدر غذائي للخميرة. لقد وصفنا هذه الإنزيمات وركائزها (الزيلان و السليولوز) بالإضافة إلى العوامل التي تؤثر على إنتاجها ، وهي: الأس الهيدروجيني ، درجة الحرارة ، مصدر النيتروجين المستخدم.... إلخ.

الكلمات المفتاحية: زيلاناز ، سلولاز ، زيلان ، سليولوز ، تخمر صلب و خميرة.

Soutenu par : TEBBANI Ahmed NEMER Oussaid	Date de soutenance : 07/07/2020
Thème : Production de cellulases et de xylanases levuriennes par fermentation solide à base de son de blé et des fibres de halfa	
Diplôme : Master en Biochimie de la Nutrition	
<p>Résumé :</p> <p>La lignocellulose est le biopolymère le plus abondant disponible sur terre, son hydrolyse est la condition préalable à son exploitation réussie en tant que substrats pour la production à grande échelle de produits à valeur ajoutée industriels importants, l'hydrolyse enzymatique des lignocellulosestelles que le son de blé et les fibres de halfa est réalisée par un groupe d'enzymes à savoir, les cellulases, les hémicellulases qui sont des biocatalyseurs importants vue leur nature complexe et leur large applications industrielles.</p> <p>Bien qu'une collection remarquable de micro-organismes lignocellulolytiques ait été mise en lumière, seules quelques levures ont été étudiées de manière approfondie malgré leur grande importance, par exemple : les levures peuvent être utilisées pour la coproduction de protéines unicellulaires, d'éthanol et des enzymes.</p> <p>Dans notre étude, les enzymes lignocellulolytiques ont principalement axées sur la cellulase et la xylanase produites par les levures,nous avons abordé la production de ces enzymes par la stratégie de fermentation à l'état solide ; Cet dernière présente de nombreux avantages, et correspond parfaitement aux substrats lignocellulotiques utilisés comme source nutritif pour la levure.Nous avons décrit ces enzymes et leurs substrats (xylane et cellulose) ainsi que les facteurs influençant leur production à savoir le pH, la température, la source d'azote utilisée....ect.</p>	
Mots clés : Xylanase, cellulase, xylane, cellulose, fermentation solide et levure.	
<p>Jury d'évaluation :</p> <p>Président : M^R NOUADRI T. MCA UMC.Constantine 1</p> <p>Encadreur : M^{me} DAKHMOUCHE S. M.C.A. ENS Assia Djebar. Constantine</p> <p>Examineur : M^{me} BENNAMOUN L.MCB.UMC.Constantine 1</p>	