

**Volatils fongiques :
chimie, rôles écologiques, applications.**

Jean-Jacques Sanglier, S.M.H.R.
jjsanglier.esperanza@gmail.com

**bulletin 24 n° spécial
Fédération mycologique de l'Est
2025**

1 - Introduction

Chaque mycophage ou mycologue se souvient de débats sur l'odeur d'un champignon ("Mais sens, c'est bien une odeur de pomme ! "*Russula fellea* - Russule de fiel, et d'autres russules") et de sa surprise en humant, pour la première fois, l'odeur de noix de coco de *Lactarius glyciosmus* - Lactaire à odeur de noix de coco. D'autres se rappellent des arômes fameux de la truffe d'hiver, *Tuber melanosporum*. Ce ne sont toutefois pas seulement ascomycètes et basidiomycètes qui émettent des substances volatiles, odorantes mais l'ensemble des champignons, et probablement des êtres vivants. Cette revue va prendre en considération tous les groupes de champignons pour lesquels on possède des données, ascomycètes, basidiomycètes, hyphomycètes (formes asexuées des ascomycètes et basidiomycètes), gloméromycètes.

Certes, ces volatils ont une certaine importance taxonomique et gastronomique - malgré la difficulté de les nommer -, mais cet aspect apparaît anecdotique. Leur rôle principal se situe dans la communication entre individus de la même espèce ou d'espèces différentes, d'autres microorganismes, avec les plantes, avec les animaux. Le langage humain, et plus généralement animal, est en partie basé sur le transfert d'ondes sonores ou lumineuses, mais le transfert chimique d'informations joue un rôle essentiel. Les phénomènes de communication au sein des mondes microbiens, fongiques et végétaux, sont purement chimiques. Il y a transfert d'informations par contact (éliciteurs, mini-ADN...) et par des composés organiques volatils (la plupart odorifères). Ces derniers ont l'avantage de diffuser dans l'air, l'eau et le sol et permettent une action à distance au-dessus du sol et dans le sol, et sont vecteurs d'interactions chimiques rapides. Outre les substances volatiles émises de manière constitutive, les micro-organismes, champignons inclus, peuvent émettre des substances volatiles induites, déclenchées par des interactions biologiques ou des indices environnementaux. Les champignons ont développé la faculté de produire une vaste diversité de molécules comme moyens d'interactions, de défense, ou encore d'attaque. Ces composés constituent l'arsenal de la communication chimique des champignons. S'ajoutent, les métabolites secondaires dont beaucoup possèdent une activité antibiotique et sont des signaux pouvant agir à une certaine distance. Pour certains chercheurs, des informations sont transmises au sein d'un mycélium par des pulsions électriques, transformation d'un processus chimique. Bien entendu, l'odorat joue un rôle primordial dans le monde animal.

Tout cela influence la structure et l'activité d'une communauté multiple dans un écosystème. La communication chimique joue un rôle clé dans divers aspects de la vie des organismes, tels que la reproduction (attraction des partenaires, synchronisation des cycles sexuels), la défense contre les prédateurs ou les parasites (alarme, répulsion, immunité), la coordination des comportements sociaux (reconnaissance des individus, hiérarchie, coopération) et la régulation du métabolisme (croissance, différenciation, sénescence). Et les champignons sont aussi influencés par des substances émises par les plantes et d'autres micro-organismes.

Les composés organiques volatils (COVs) sont des composés contenant du carbone, de faible masse moléculaire qui s'évaporent facilement à des températures et des pressions normales. Ils sont solubles dans les lipides et donc relativement peu dans l'eau. La plupart de ces composés dégagent une odeur. Plus de 340 composés organiques volatils de micromycètes, de macromycètes et de levures ont été décrits et seulement une infime partie du monde fongique a été examinée. Tous les champignons émettent des mélanges de composés organiques volatils, souvent par douzaines ; la composition qualitative et quantitative de ces mélanges volatils varie en fonction de l'espèce de champignon, de la souche, de l'âge, et de la situation environnementale dans laquelle le champignon s'est développé dont les interactions avec d'autres espèces. Cette composition se modifie continuellement. L'objectif du présent document est de présenter des exemples de la diversité chimique des COVs fongiques, les méthodes de détection, leurs rôles écologiques divers, leur distribution, les applications actuelles et un regard sur le futur. Ce n'est qu'un survol de résultats de recherches multiples qui s'amplifient depuis quelques années.

2. Chimie des composés organiques volatils

La diversité chimique des COVs fongiques se révèle grande (figure 1); ce sont des alcools, des aldéhydes, des cétones, des esters, de petits alcènes, des phénols, des thiols, des monoterpènes et des sesquiterpènes. Peu de ces substances sont limitées au domaine fongique (voir site mVOC 2.0) Pour décrire ce mélange métabolique dynamique et complexe, des chercheurs utilisent le terme volatome ou volatilome, défini comme l'ensemble des composés volatils produits par un organisme donné à un moment déterminé.

Ces métabolites possèdent généralement un poids moléculaire faible (en moyenne inférieur à 300), un point d'ébullition bas et une pression de vaporisation élevée (se vaporisant à 0,01 kPa à une température d'environ 20°C), leur permettant de se diffuser dans l'atmosphère, les sols et les liquides, et d'agir sur de courtes ou longues distances. Dans de l'eau, ils se vaporisent aisément. Grâce à leurs propriétés physiques, ces molécules, peuvent traverser les membranes cellulaires, jouant ainsi un rôle très important dans l'interaction des champignons avec leur environnement biotique, plantes, champignons, bactéries, animaux.

Les COVs sont synthétisés à partir de molécules et de précurseurs générés tout au long des voies métaboliques du carbone, par exemple : acétyl coA, érythrose 4-phosphate, phosphoénolpyruvate et pyruvate. Leur synthèse nécessite également des éléments fondamentaux tels que le soufre et l'azote. Chez les champignons, les voies biochimiques potentiellement impliquées dans la biosynthèse des COVs sont la voie du mévalonate, la voie du shikimate, celle de biosynthèse des polykétides et celle des acides gras. Par exemple, la voie du mévalonate est étroitement liée à la production de COVs fongiques en participant directement aux réactions enzymatiques impliquées dans la synthèse des terpènes et des terpénoïdes.

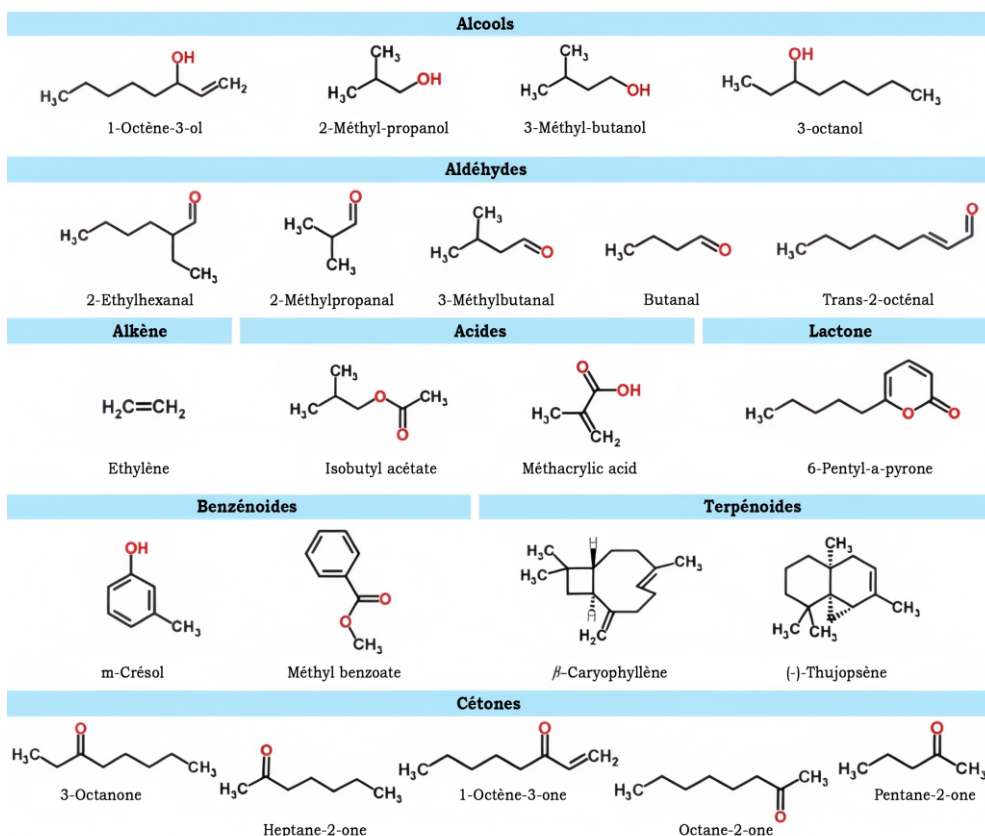


Figure 1 : exemples de composés volatils fongiques ; ceux-ci ont une activité sur les plantes (d'après Li & al.)

De nombreux composés sont des produits de dégradation de la source de nutriments sur laquelle le champignon se développe, par l'action d'enzymes fongiques extracellulaires non spécifiques. Cela signifie que la détection d'un composé volatil particulier dans un profil prélevé dans l'espace de tête d'une source fongique n'implique pas nécessairement que le composé est produit de manière endogène par le champignon. Les substrats sont un déterminant extrêmement important du profil volatil total qui est détecté à partir d'une espèce donnée.

De plus, de nombreux COVs fongiques produits de manière endogène sont des sous-produits du métabolisme primaire générés au cours du catabolisme des acides aminés ou des acides gras. Par exemple, la transamination respective de la valine, de l'isoleucine et de la leucine conduit à la production de 2- méthylpropanal, 2-méthylbutanal et 3-méthylbutanal, tous membres communs des profils de COVs fongiques.

Beaucoup sont soit des produits de transformation métabolique des lipides, des protéines, des métabolites hétérocycliques et d'autres composants des tissus vivants, soit des produits finaux de dégradation des voies cataboliques fongiques. Pour beaucoup de spécialistes, ils ne peuvent pas être considérés comme métabolites secondaires (substances pas indispensables à la vie de base mais pouvant offrir un avantage écologique), tels la pénicilline, les ergotoxines, la cyclosporine, ceux-ci ont une distribution limitée et sont synthétisés sur des complexes multi-enzymatiques spécifiques.

Par exemple, la synthèse du métabolite secondaire aflatoxine est limitée à quelques espèces du genre *Aspergillus*, alors que la production du composé volatil 1-octène-3-ol est répandue parmi de nombreuses espèces.

Plusieurs systèmes sont utilisés pour classer les COVs en groupes structurellement similaires. En général, un nombre relativement faible de motifs de base se multiplie en une large gamme de dérivés, d'isomères de position et de variantes stéréochimiques, comme montré dans la figure 2. Dans certains systèmes, les composés sont organisés en fonction de la taille de leur squelette carboné en composés C-6., composés C-8, etc. Dans d'autres, les composés sont classés en hydrocarbures simples, composés hétérocycliques, thiols, alcools, phénols, acides, isoprénoides et leurs dérivés respectifs. La chiralité est importante, et les stéréoisomères peuvent avoir des odeurs nettement différentes. La forme R du 1-octène-3-ol a une odeur dite de champignon ; la forme S apparaît plus grasse et plus douce.

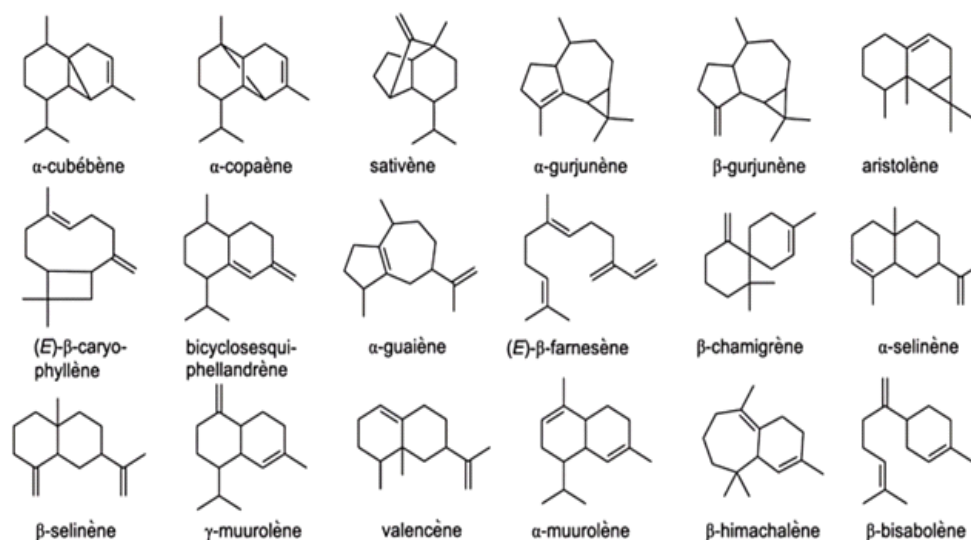


Figure 2 : Sesquiterpènes émis par des champignons endophytes des feuilles du peuplier noir. (Walther & al.)

Les terpènes sont le moyen de communication chimique le plus populaire sur notre planète, des bactéries, aux champignons, aux plantes, aux animaux. Les champignons ont une énorme capacité de biosynthèse de produits naturels terpénoïdes. Le terme "terpène" est appliqué à l'ensemble des hydrocarbures dont la formule brute est un multiple de celle de l'isoprène (C₅H₈). Les terpénoïdes sont des dérivés des terpènes qui contiennent des groupes fonctionnels supplémentaires, améliorant leur diversité et leurs activités biologiques. Ils sont principalement retrouvés sous la forme d'alcools, d'éthers, d'aldéhydes, de cétones, d'acides carboxyliques, d'esters et de glycosides. Il s'agit d'une famille très diversifiée au niveau structurel et stéréochimique. Ces molécules sont dérivées de longs diphosphates polyisoprénoides qui peuvent être cyclisés pour générer des molécules à cycle unique ou multiple. Les réactions de cyclisation sont effectuées par des enzymes terpènes cyclases à haute spécificité, qui génèrent un seul produit, ou par des enzymes qui peuvent générer jusqu'à 52 produits différents.

Les terpénoïdes (dénomination désormais généralisée à l'ensemble des composés terpéniques, hydrocarbures et dérivés) font partie des composés bioactifs les plus puissants des champignons avec au moins 5 monoterpènes, 70 sesquiterpènes, 44 diterpènes et 166 triterpènes ayant été découverts et analysés pour leurs propriétés. En ce qui concerne les sesquiterpènes volatils, beaucoup d'entre eux sont des composés lipophiles. Leur structure de base en C15 est synthétisée à partir de farnésyl pyrophosphate sous la catalyse de sesquiterpènes synthases. Après diverses cyclisations et réactions, on aboutit à une multitude de composés. Ce sont, en particulier, de bons pourvoyeurs d'informations et vu leur grande variété chimique, les messages peuvent être très précis. Les terpènes semblent servir de "langage" universel sur Terre. La figure 2 illustre cette diversité chimique, donnant la structure de sesquiterpènes isolés de champignons endophytes du peuplier noir.

Parmi les autres substances importantes, il faut mettre en évidence les oxylipines. Le terme oxylipine désigne une grande famille de métabolites issus de l'oxydation des acides gras polyinsaturés et/ou monoinsaturés. Elle comprend une gamme complexe de produits : alcools, aldéhydes, cétones, acides et hydrocarbures, cétones, acides et hydrocarbures gazeux, générés par des processus enzymatiques et non enzymatiques. Les oxylipines sont ubiquitaires et présentent des similitudes structurelles et fonctionnelles entre mammifères, plantes, champignons et bactéries. Les oxylipines sont synthétisées à partir d'acides gras polyinsaturés (AGPI) par trois voies principales : la voie CP450 impliquant les enzymes du cytochrome P450, la voie de la dioxigénase (DOX) et la voie de la lipoxygénase (LOX). Chez les plantes et les champignons, ils proviennent principalement de l'acide linoléique (C18:2) et de l'acide linolénique (C18:3). L'alcool de champignon, également connu sous le nom d'alcool de matsutake, est l'alcool à huit carbones, 1-octène-3-ol, identifié pour la première fois, il y a plusieurs décennies, à partir de *Tricholoma matsutake*. Il s'agit du composé volatil fongique le plus fréquent chez les espèces filamenteuses ; il est produit par l'oxydation enzymatique et le clivage de l'acide linoléique. D'autres produits de dégradation d'acides gras apparentés sont le 3-octanone, le 3-octanol, l'octanol. La chiralité du 1-octène-3-ol influence son odeur comme c'est le cas pour d'autres COVs. Sa configuration S présente des caractéristiques plus grasses et plus molles que la forme R. L'énantiomère R, parfois appelé « rocténol », est la forme la plus courante du composé dans la nature. Souvent, le rôle d'un volatile en tant que molécule de signalisation dépend du contexte. Nous verrons, au long de ce document, les fonctions diverses du 1-octène-3-ol.

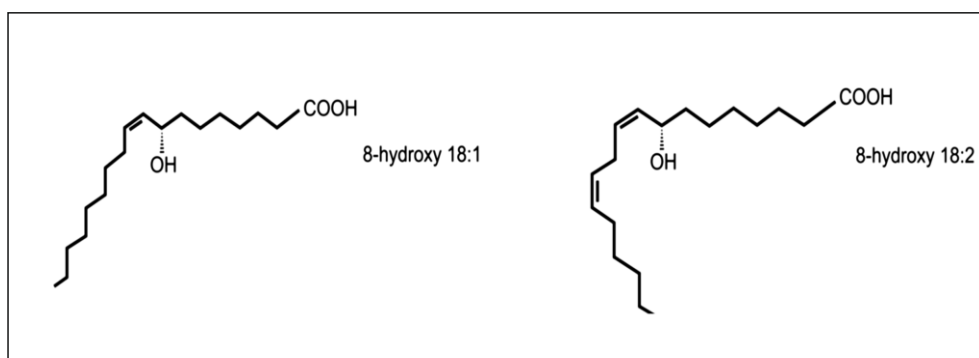


Figure 3 : oxylipines fongiques impliquées dans la communication avec les plantes ; acide 8-hydroxyoctadecénoïque et acide 8-hydroxyoctadécadiénoïque (Pohl and Kock)

Pour de nombreuses classes de composés, on peut prédire, avec une précision fort relative, l'odeur qu'aura une molécule volatile par analogie de structure. Par exemple, les esters ont une odeur fruitée et florale, les lactones ont un caractère de noix de coco ou d'abricot, les amines ont une odeur animale ou grillée, les thiols ont une odeur de pourriture ou d'ail, les acides gras volatils ont une odeur aigre à rance et les aldéhydes sont associés aux odeurs vertes comme celle d'herbe fraîchement coupée. Ce ne sont que des tendances.

Chaque espèce fabrique toute une série de substances volatiles ; une grande diversité corroborée par l'analyse des profils de COVs de quarante-trois espèces fongiques, qui a permis d'identifier au total 256 COVs. Une odeur est souvent le résultat d'une combinaison de substances. Une substance mineure en quantité peut être dominante et déterminante. D'autres composés tels que le disulfure de diméthyle, l'acide acétique, la 2-nonanone, le trisulfure de diméthyle, la 2-undécanone, l'acide isovalérique, la 2-tridécanone, l'acide propanoïque, sont généralement produits par des bactéries et, lorsqu'ils sont détectés dans un volatome fongique, ils sont probablement dus à la présence d'un microbiome bactérien qui se développe sur ou dans le champignon.

Ce large éventail de structures chimiques permet aux COVs fongiques de posséder plusieurs activités biologiques, telles que les activités antimicrobiennes, antifongiques, insecticides et de stimulation de la croissance des plantes, en particulier les racines, d'augmentation de l'immunité végétale.

Si les chercheurs suivent généralement les règles de la nomenclature chimique dans les publications scientifiques, il peut y avoir confusion avec des noms communs, des synonymes surtout si le composé est commercialisé. Par exemple, le 2-butène-1-ol est un solvant commercial qui est également produit par des champignons filamenteux. Il modifie la production d'aflatoxine et la conidiation chez *Aspergillus parasiticus*. Les synonymes sont 2-buténol, alcool 2- butényle, alcool 3-méthylallyle, alcool crotonyle, alcool crotylique, (2E)-but-2-en 1-ol et alcool trans-crotonylique. Korpi et al. ont compilé un tableau de synonymie utile pour les COVs de champignons. Le groupe de Lemfack a développé une base de données sur les COVs microbiens (mVOCs), y compris fongiques, qui est disponible gratuitement sur le site web <http://bioinformztics.charite.de/mvoc>. La base de données fournit des informations sur les structures chimiques, les spectres de masse, les organismes producteurs et le rôle des COVs individuels dans des voies métaboliques ou de signalisations spécifiques.

En résumé, la biosynthèse des COVs fongiques est un phénomène holistique impliquant de multiples voies biochimiques.

3. Echantillonnage, détection, identification et dosage

La quantification et l'identification des COVs posent de nombreux défis techniques. Par définition, ces composés sont très volatils et des pertes de COVs peuvent se produire facilement lors de la récolte des échantillons, leurs manipulations et leur analyse. En outre, les substances volatiles sont, dans la plupart des cas, produites en faibles concentrations dans des mélanges complexes.

Aucune méthode de collecte, de séparation, d'identification et de quantification des COVs n'est optimale, et la meilleure méthode dépendra des composés d'intérêt, de l'application prévue, de la sensibilité requise, du coût et de l'efficacité de la méthode.

3.1. Prise d'échantillon

Toute une série de techniques ont été développées pour récolter les substances volatiles, et seulement une partie sera présentée dans ce document. Les techniques de prélèvements en espace de tête sont privilégiées en écologie chimique pour éviter de détruire et de perturber le ou les organismes cibles. L'espace de tête correspond à la phase gazeuse présente au voisinage du champignon ou de l'autre partenaire. Les méthodes faisant intervenir l'espace de tête « headspace » concernent le prélèvement ponctuel de l'espace gazeux autour de l'échantillon et ne sont pas destructrices. La technique « headspace » permet de séparer et donc d'identifier préférentiellement les composés les plus légers (comportant de 4 à 8 atomes de carbone). Pour collecter un volume d'air respectivement de l'ordre du millilitre ou du litre, des seringues à gaz ou des sacs en matières inertes telles que le Tedlar® (polyfluorure de vinyle), Nalophan (polyéthylène téréphtalate) ou PTFE (polytétrafluoroéthylène) sont employés dans lesquels les COVs émis par le mycète, la plante, ou un sol, diffusent.

Pour des prises d'échantillons sur le terrain, la microextraction en phase solide (SPME) est idéale car portable ; les COVs sont concentrés sur une fibre et transportés jusqu'au détecteur ; la désorption a lieu dans l'injecteur GC lui-même. Il existe différents types de phases stationnaires, de polarités variées, composées de polymères tels que le polydiméthylsiloxane (PDMS), le polyacrylate (PA) ou le polyéthylène glycol (CW : carbowax) et de polymères poreux tels que le divinylbenzène (DVB) ou le carboxen (CAR) fixés à la fibre à l'aide de PDMS. La durée d'échantillonnage peut varier de quelques minutes à plus d'une heure.

Pour des expériences en enceinte fermée, une méthode de choix est l'adsorption des composés volatils avec circulation d'air continue dans l'enceinte (CLSA), ce qui augmente les quantités de COVs fixés. Les adsorbants typiques pour la collecte des COVs sont le Tenax, le butyral de polyvinyle (PVB) et d'autres. La CLSA est largement utilisée pour pré-concentrer les COVs des échantillons microbiens. Après échantillonnage, les COVs sont désorbés à l'aide d'un solvant (dichlorométhane, acétone ou éther diéthylique) ou thermodésorbés. La thermodésorption est préférentiellement utilisée car elle évite la présence de pics de solvant et crée moins d'artéfacts.

Les adsorbants sont placés dans un tube en verre ou en métal. Un tube peut contenir différents types de matériaux d'adsorption, ce qui augmente la gamme de COVs piégés. Un avantage de la désorption thermique est que les échantillons peuvent être conservés dans des tubes fermés et mis au froid. La sensibilité est généralement très élevée, ce qui permet d'analyser des composés présents à l'état de traces.

3.2. Séparation et identification

L'obtention du mélange odorant est suivie de la séparation et de l'identification des constituants de l'arôme. La séparation est effectuée par chromatographie en phase gazeuse ; le couplage avec la spectrométrie de masse (CG-SM) permet d'analyser des petites quantités d'échantillons, en raison de leur puissante capacité de séparation et de sensibilité de détection. Les substances moins volatiles et les composés réactifs tels que les amines, les phénols, aldéhydes et les hydrocarbures insaturés ne sont pas récupérés efficacement à cause de leur forte adsorption sur la colonne. On obtient les spectres de masse des composés séparés. Le couplage GC-MS est le plus utilisé car il permet d'apporter des informations structurales et potentiellement l'identification des molécules. Le processus débute avec l'introduction de l'échantillon dans l'injecteur, où il est vaporisé avant d'être entraîné par un gaz porteur (souvent de l'hélium ou de l'azote) à travers une colonne chromatographique. Cette colonne, qui contient une phase stationnaire (un matériau solide ou liquide qui interagit avec les composés), permet de différencier les molécules en fonction de leur affinité avec la phase stationnaire et de leur volatilité. Les composés qui interagissent faiblement avec la phase stationnaire traversent la colonne plus rapidement, tandis que ceux qui ont une plus grande affinité prennent plus de temps à la traverser. Ce temps de parcours, appelé temps de rétention, varie d'un composé à l'autre, permettant ainsi leur séparation. Le spectromètre de masse est constitué d'une source d'ionisation qui génère des ions, d'un ou plusieurs analyseurs permettant de séparer les ions produits selon leur rapport m/z , ainsi que d'un détecteur qui détecte les ions et amplifie le signal. Le mode d'ionisation le plus courant est l'ionisation électronique (Ei: Electron ionization) et consiste à bombarder chaque composé par un faisceau d'électrons. Les ions issus de chaque molécule sont séparés selon leurs rapports masse/charge (m/z) au sein d'un analyseur généralement de type quadripolaire. Le détecteur conduit au spectre de fragmentation de chaque composé. Le chromatogramme contenant les composés est obtenu à partir d'un courant ionique total (TIC). En chromatographie en phase gazeuse, l'élévation de température pendant l'analyse permet d'optimiser les séparations des constituants légers et lourds. On commence à basse température, puis au fur et à mesure de l'analyse, la température augmente. Chaque molécule possède son propre spectre de masse contenant les rapports m/z des ions détectés. Le spectre est alors comparé à des bibliothèques de spectres pour identifier la molécule.

Pour quantifier les molécules, un détecteur à ionisation de flamme est souvent utilisé en complément du détecteur MS. Il repose sur l'utilisation d'une flamme, alimentée par un mélange H₂/air dans laquelle les molécules se dégradent pour former des radicaux qui s'oxydent et produisent des ions, particules chargées. C'est le signal électrique provoqué par les ions qui est mesuré, ce qui permet une quantification absolue. Parmi les autres technologies, on peut citer la spectrométrie de masse à réaction par transfert de protons (PTR-MS), la spectrométrie de masse à tube à flux d'ions sélectionnés (SIFT-MS) et la spectrométrie de masse TOF (GC-TOFMS).

4. Sens olfactif chez l'Homme

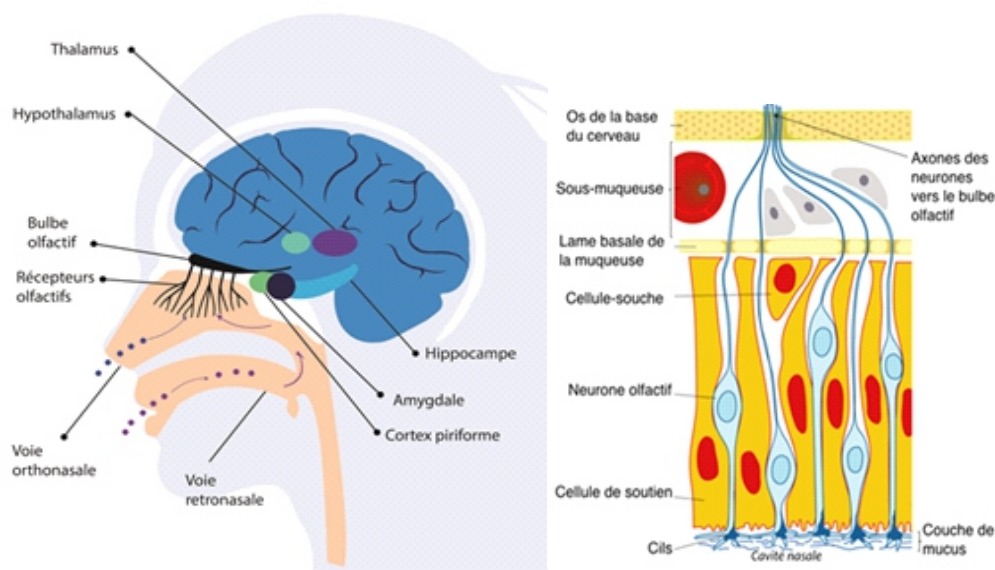


Figure 4 : mécanismes de l'odorat (Phodé el Genva, M. & al.)

En 1991, Linda Buck et Richard Axel ont découvert les gènes codant pour les récepteurs olfactifs (RO), qui appartiennent à la superfamille des récepteurs couplés à une protéine G (RCPG). Les RCPG jouent un rôle essentiel dans l'interaction des cellules avec leurs environnements.

Le système olfactif humain possède environ 400 récepteurs olfactifs fonctionnels pour 1.000 gènes de récepteurs olfactifs, beaucoup étant devenus non-fonctionnels. Comparativement, le chien a environ 800 R.O.s et le rat 1.200.

Chez l'humain, l'épithélium olfactif est une petite zone de 5 cm² (200 pour le chien) située en haut de chaque cavité nasale, contenant environ cinq millions de neurones olfactifs.

Les molécules odorantes sont captées par les récepteurs olfactifs situés sur les cils des neurones olfactifs, générant un influx nerveux qui est transmis au bulbe olfactif puis au cortex olfactif et au cortex orbitofrontal. Comme un récepteur olfactif (RO) peut reconnaître plusieurs types de molécules odorantes et une molécule odorante peut être reconnue par plusieurs RO, la combinatoire d'associations de ces deux partenaires (récepteurs et odorants) est virtuellement infinie. En fonction de ses caractéristiques physico-chimiques, la molécule organique activera de manière différentielle chacun des RO exprimé dans les neurones, et c'est ce code combinatoire (comme un QR-code) d'activation de neurones olfactifs qui sera interprété comme une odeur spécifique par notre cerveau. La muqueuse olfactive se renouvelle toutes les trois semaines grâce aux cellules souches.

Les protéines de liaison des odorants transportent les molécules odorantes jusqu'aux récepteurs olfactifs et les enzymes de dégradation détoxifient le mucus olfactif.

Les odeurs peuvent atteindre l'épithélium olfactif non seulement par les narines mais également par les choanes. Lorsqu'on mange ou avale, des molécules et donc des odeurs sont propulsées de la cavité buccale dans la cavité nasale par voie rétronasale.

L'information sensorielle ne passe pas par le thalamus avant d'atteindre le cortex olfactif primaire. Seuls deux ou trois neurones séparent les neurorécepteurs des régions cérébrales fortement impliquées dans les émotions (amygdale) et la mémoire (cortex entorhinal, hippocampe). Il existe un lien anatomique privilégié entre olfaction, émotion et mémoire. Le système limbique, étroitement lié à notre humeur, notre mémoire ou notre libido est directement et fortement mobilisé par notre système olfactif. Le système olfactif est directement connecté aux régions cérébrales impliquées dans les émotions et la mémoire, ce qui explique la forte capacité des odeurs à évoquer des souvenirs émotionnels.

Les seuils de détection des composés odorants varient, certains étant extrêmement bas, comme pour la géosmine (de 150 à 200 ng/ m³) (équivalent à une cuillère à café dans 200 piscines olympiques), tandis que d'autres sont plus élevés (des mg/m³).

Bien que l'Homme puisse discriminer un très grand nombre d'odorants, identifier et nommer les odeurs reste une tâche difficile.

5. Nez électronique

Un nez électronique, conçu pour reproduire l'olfaction humaine, capture des « empreintes » distinctives à partir de mélanges de gaz ou d'odeurs. Il y a trois étapes dans le processus de conversion des informations chimiques codées dans les molécules volatiles en paramètres mesurables décrivant la qualité et la concentration des odeurs :

- Ensemble de capteurs de gaz, capables d'interagir avec des molécules volatiles et de produire un signal quelconque (électrique, optique, etc.) pouvant être amplifié et traité.
- Un amplificateur pour faire face aux très faibles concentrations associées aux odeurs.
- Un logiciel de reconnaissance des motifs pour reconnaître les profils de réponse spécifiques associés à différentes odeurs.

Les progrès de la technologie du nez électronique sont dus à des améliorations concomitantes des propriétés des capteurs, de l'amplification des signaux et de la reconnaissance des motifs. La diversité des odeurs détectées peut être améliorée en augmentant le nombre d'éléments de détection spécifiques.

Bien qu'il faille encore concevoir un instrument capable de distinguer les odeurs avec des performances semblables à celles d'un humain, les domaines d'application augmentent avec les améliorations technologiques dans le domaine militaire, la surveillance environnementale, les diagnostics médicaux, et le contrôle de la qualité des aliments et des boissons.

6. Effets sur les microorganismes et les plantes : rôle des endophytes

Les endophytes sont des micro-organismes qui colonisent les espaces intercellulaires et intracellulaires de divers tissus végétaux sans causer de dommages ou de maladies, sans indication manifeste de leur présence. Ils vivent dans les plantes hôtes en tant qu'endosymbiontes tout au long de la vie de la plante hôte ou au moins une partie de son cycle de vie. Divers champignons sont d'importants endophytes. Ils protègent la plante contre les stress biotiques et abiotiques et stimulent leur développement. Les endophytes ont coévolué avec leur hôte depuis des centaines de millions d'années. La sélection naturelle a pu favoriser les endophytes qui synthétisent des molécules semblables à celles qui favorisent la croissance et la survie de leur hôte.

Les composés organiques volatils fongiques jouent un rôle crucial dans les interactions interspécifiques en raison de leur diversité chimique et de leur activité biologique. Voici quelques avantages des COVs fongiques dans ces interactions :

- Communication : Les COVs fongiques servent de signaux chimiques pour la communication entre différentes espèces, facilitant les interactions symbiotiques et compétitives dans les écosystèmes.
- Défense et compétition : Ils aident les champignons à se défendre contre les pathogènes et les compétiteurs en inhibant la croissance d'autres microorganismes.
- Attraction et répulsion d'insectes : Certains COVs fongiques attirent ou repoussent les insectes, jouant un rôle dans la dispersion des spores et la protection contre les herbivores.
- Promotion de la croissance des plantes : Les COVs émis par certains champignons peuvent stimuler la croissance des plantes et induire des résistances systémiques contre les maladies.

C'est un ensemble d'actions et de réactions très complexes qui régit les interactions entre des champignons producteurs de COVs avec les autres microbes et les plantes dans des environnements variés. Nous nous limiterons aux effets des COV' s et ne présenterons que deux genres de champignons, de plus en plus étudiés et utilisés en agriculture, *Trichoderma* et *Muscodor*, ainsi que les mycorhizes. Ce n'est donc qu'une partie d'un ensemble encore plus composite qui est schématiquement présenté dans ce document. Ces champignons produisent d'autres substances et tant les autres microbes que les plantes réagissent de diverses manières.

6.1. *Trichoderma*

Trichoderma (téléomorphe *Hypocrea*, Ascomycota, Dikarya) est un genre fongique qui compte actuellement plus de 375 espèces validées.

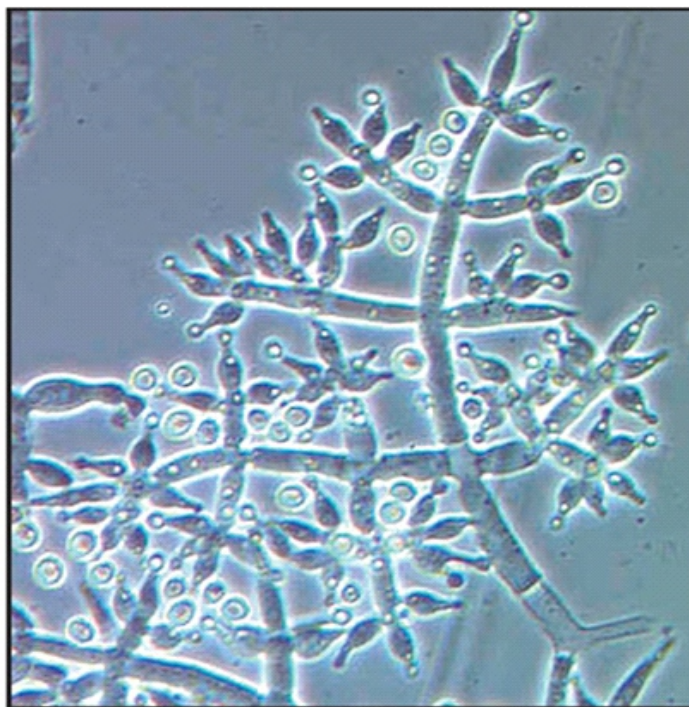


Figure 5 : sporulation de *Trichoderma* sp. avec ses phialides (tecnicoagricola.es)

Le genre *Trichoderma* partage un ancêtre commun avec des champignons entomoparasitiques de l'ordre des Hypocréales, tels que *Cordyceps* et *Beauveria*.

6.1.1. Ecologie

Les espèces de *Trichoderma* sont considérées comme des composants cosmopolites de différents écosystèmes dans une large gamme de zones climatiques. L'une des principales caractéristiques écologiques de la plupart des espèces de *Trichoderma* est leur extraordinaire capacité à concurrencer les autres microorganismes du sol pour l'espace et les nutriments. Les membres de ce genre vivent en tant que parasites d'autres champignons, sur le bois mort, dans le sol et la rhizosphère, dans les éponges marines, associés à des plantes ligneuses et herbacées et comme endophytes. Le mode de vie polyvalent des *Trichoderma* repose sur trois types de nutrition : la saprotrophie, la mycotrophie et la vie dans la rhizosphère, jusqu'à une symbiose. La grande majorité des souches de *Trichoderma* se révèlent des compétiteurs écologiques redoutables par leur vitesse de croissance, leur forte sporulation, leur arsenal enzymatique (cellulases, xylanases...), en composés volatils et en antibiotiques, leur capacité à parasiter des mycètes, leur aptitude à chélater le fer, nutriment critique, le rendant indisponible à d'autres microorganismes qui ne peuvent plus se développer. Une niche de prédilection occupée par les espèces de *Trichoderma* est la rhizosphère, qui les attire en raison de la présence de sucre et d'exsudats des racines. Ces souches sont qualifiées "compétentes pour la rhizosphère" et sont particulièrement adaptées à une utilisation en tant qu'inoculants en raison de leurs propriétés bénéfiques et de leur vie prolongée dans cet environnement.

Certaines souches de *Trichoderma* colonisent les racines de dicotylédones et de monocotylédones. Les hyphes s'enroulent autour des racines, forment des structures de type appressoria, et finissent par pénétrer dans le cortex de la racine. *Trichoderma* peut, dans certains cas, se développer intercellulairement dans l'épiderme et le cortex de la racine.

6.1.2. Composés organiques volatils

Près de 200 composés volatils ont été identifiés à partir de souches de *Trichoderma*, hydrocarbures, alcools, cétones, aldéhydes, alcanes, alcènes, esters, composés aromatiques, composés hétérocycliques et divers terpènes. Comme noté précédemment, l'éventail de COV's dépend de la souche, des conditions de croissance et de l'environnement biologique. La synthèse de certains composés est induite par la présence d'autres microbes.

Le 6-pentyl-2H-pyran-2-one (6PP), un composé avec une odeur de noix de coco, est connu pour réguler la morphogenèse des racines de plantes dont *Arabidopsis thaliana* via la signalisation de l'auxine et de l'éthylène. Le 2-heptanone favorise la croissance des plantes et réduit la sensibilité des plantes aux maladies. Le 2-pentyl furane (2-PF) est impliqué dans la promotion de la croissance des plantes et la lutte contre des pathogènes. Le 3-méthyl-1-butanol contribue à la croissance des plantes et à la défense contre les pathogènes. Le 2-méthyl-1-propanol participe à la promotion de la croissance des plantes. Le 1-hexanol aide aussi à la croissance des plantes et à la défense contre les pathogènes, le β caryophyllène, un sesquiterpène volatil, attire les nématodes qui s'attaquent aux larves d'insectes herbivores, le β -famesène, un sesquiterpène, fonctionne comme une phéromone pour les pucerons. Notons en plus : limonène, 3-méthylbutanal, octanal, nonanal, décanal, 2-butanone, acide hexanoïque, acide butanoïque, pentane-1-ol, heptanal, styrène. Enfin, il y a des oxypilines dont 3-octanol, 1-octène-3-ol, et 2-octanone qui régulent la conidiation de *Trichoderma*, le 1-octène-3-ol module aussi la défense de la plante.

Au total, ces COVs jouent des rôles cruciaux dans la promotion de la croissance des plantes, l'induction de la résistance systémique, et l'inhibition des pathogènes, ce qui en fait des outils précieux pour l'agriculture durable.

Chaque espèce produira un bouquet de COVs qualitativement et quantitativement particulier. Chaque espèce de plantes, d'animaux et ou de micro-organismes réagira différemment.

6.1.3. Interactions avec les microorganismes

Les *Trichoderma* habitent naturellement les sols et interagissent avec des myriades de micro-organismes. Ils peuvent induire des changements importants, limités ou insignifiants dans les communautés microbiennes avec lesquelles ils cohabitent, mais cet effet dépend du génotype de la plante, des caractéristiques du sol et de l'espèce et même de la souche de *Trichoderma*.

Dans son interaction avec la plante, *Trichoderma* se comporte principalement comme un endophyte racinaire, colonisant uniquement les couches les plus externes de la racine, en raison d'une réponse de défense de la plante médiée par l'acide salicylique, qui empêche le champignon d'atteindre les faisceaux vasculaires et de se comporter comme un pathogène systémique. *Trichoderma* peut cohabiter avec d'autres micro organismes favorisant la croissance des plantes, tels que les champignons mycorhiziens arbusculaires et les bactéries. En particulier, lorsque *Trichoderma aureoviride* et *Rhizophagus irregularis* cohabitent dans la rhizosphère de *Citrus reshni*, *T. aureoviride* n'affecte pas le processus de colonisation des racines par le champignon mycorhizien, au contraire, les deux champignons ont un effet synergique sur la croissance de la plante hôte.

6.1.4. Effets antifongiques et résistance acquise

Des COVs de *Trichoderma* ont un effet fongistatique sur de nombreux champignons et oomycètes phytopathogènes. Notons l'acétophénone et le 6-pentyl-a-pyrone, des composés volatils à action fongistatique, en plus des enzymes et antibiotiques. Six composés volatils à action antifongique ont été identifiés dans le volatilome de *T. koningiopsis* T2, les principaux étant le 3-octanone, le 3-méthyl-1-butanol, l'ester éthylique de l'acide butanoïque et le 2-hexyl-furane. Ces COVs provoquent des dommages aux membranes cellulaires, entraînant la mort cellulaire. Les COVs peuvent perturber la communication cellulaire des pathogènes, ce qui peut inhiber leur capacité à former des structures infectieuses. Les COVs de certains *Trichoderma* peuvent réduire l'expression de gènes de la mélanine chez des phytopathogènes, les rendant plus sensibles et diminuant leur pathogénicité. En plus de leurs effets directs sur les pathogènes, les COVs peuvent également induire des réponses de défense chez les plantes, renforçant ainsi leur résistance aux infections.

Le quorum sensing (QS) est généralement défini comme un mécanisme de communication qui peut réguler les comportements microbiens en fonction de la densité de la population. La densité de populations de mycètes peut être régulée par des COVs qui inhibent la croissance mycélienne.

Les volatils, principalement la 6PP, activent l'accumulation de molécules de défense typiques telles que les ROS, la camalexine, les anthocyanines et les voies hormonales végétales dépendant de l'immunité acquise. Les COVs peuvent activer la production d'acide salicylique (SA) dans les plantes, ce qui déclenche la résistance systémique acquise. La SAR renforce les défenses des plantes contre les pathogènes biotrophes en augmentant la production de protéines liées à la pathogénèse (PR). Les COVs peuvent induire la production de ROS, qui agissent comme des molécules de signalisation pour activer les réponses de défense des plantes et peuvent également avoir des effets toxiques directs sur les pathogènes. De nombreuses souches de *Trichoderma* sont capables de déclencher la synthèse de JA (acide jasmonique) et d'ET (éthylène) qui sont impliqués dans la résistance systémique induite (ISR). Les plantes activées deviennent plus résistantes aux attaques des pathogènes, dont *Botrytis*, *Fusarium*, *Verticillium*, *Phytophthora*...

Les COVs peuvent induire la production de composés antimicrobiens dans les plantes, tels que les phytoalexines, qui inhibent la croissance des pathogènes. Les COVs peuvent stimuler le dépôt de callose et la lignification des parois cellulaires, renforçant ainsi les barrières physiques des plantes contre les infections. Les composés organiques volatils émis par *Trichoderma asperelloides* PSU-PI induisent plusieurs mécanismes de défense chez *Arabidopsis thaliana*. Les COVs augmentent l'expression des gènes liés à la défense, notamment la chitinase, la β -1,3-glucanase et la peroxydase, enzymes jouant un rôle crucial dans la dégradation des parois cellulaires des pathogènes fongiques et dans la défense globale de la plante contre les infections.

6.1.5. Effets sur les plantes

L'effet des COVs produits par 25 souches différentes de *Trichoderma* sur les plantes a été analysé en utilisant *A. thaliana* comme hôte. Une des souches produit des COVs ayant un impact négatif sur la croissance des plantes, 10 souches n'ont pas d'effet évident sur les plantes et 14 d'entre elles ont un effet positif sur la biomasse totale et sur la teneur en chlorophylle. L'analyse des COVs produits par chaque souche a déterminé la présence d'une grande diversité de composés, suggérant la participation de plusieurs mécanismes pour générer l'effet final sur la plante. La complexité des mélanges de COVs rend difficile la détermination des métabolites responsables des effets observés sur les plantes.

Les interactions des *Trichoderma* avec les plantes se déroulent en deux phases :

- Une phase de pré-colonisation qui se produit sans contact physique entre les mycéliums fongiques et les cellules de la racine, impliquant des métabolites diffusibles dans le sol et des composés organiques volatils qui coordonnent les interactions plante-champignon.
- L'étape de colonisation des tissus par les hyphes fongiques comprend la participation d'enzymes hydrolytiques fongiques qui facilitent la colonisation par *Trichoderma*.

Les volatils de *Trichoderma* sont perçus comme des substances de stress et, en conséquence, déclenchent des adaptations à plusieurs niveaux (morphologique, physiologique et génétique} et activent une cascade de signaux pour résister à cette influence environnementale. La résistance et la promotion de la croissance conférées par les champignons sont héritées par la descendance des plantes et peuvent être considérées comme une "mémoire" d'un renforcement immunitaire antérieur, qui peut ensuite être activée à nouveau.

C'est d'abord et principalement le système racinaire qui est impacté, avant même qu'il y ait contact direct entre le champignon et la plante. Les composés organiques volatils produits par *Trichoderma* ont plusieurs effets bénéfiques sur les racines des plantes.

- Les COVs peuvent stimuler la croissance des racines en favorisant l'élongation des racines principales et la formation de racines latérales et adventives. Cela améliore l'absorption des nutriments et de l'eau par les plantes. Les composés organiques volatils produits par *Trichoderma* spp. influencent les niveaux d'auxine dans les plantes. Par exemple, le 6-pentyl-2H-pyran-2-one (6PP) régule l'architecture des racines en inhibant la croissance des racines primaires et en induisant la formation de racines latérales, favorisant l'élongation des poils racinaires, ce qui augmente la surface d'absorption des nutriments. Le poids des racines peut être augmenté de plus de 60%. Cette régulation est médiée par la signalisation de l'auxine, une hormone végétale essentielle pour la division, l'élongation et la différenciation des cellules. En augmentant les niveaux d'auxine, des COVs de *Trichoderma* stimulent la croissance des racines et améliorent la tolérance des plantes aux stress abiotiques. En réponse, la plante envoie d'autres COVs induisant une forte ramification des hyphes du mycète.
- Les COVs peuvent renforcer la santé des racines en induisant des réponses de défense chez les plantes, ce qui les rend plus résistantes aux infections par des pathogènes.
- Les COVs peuvent modifier l'environnement de la rhizosphère, rendant les conditions plus favorables à la croissance des plantes et moins favorables à la prolifération des pathogènes. Ils peuvent favoriser les interactions bénéfiques entre les racines des plantes et d'autres microorganismes bénéfiques présents dans le sol, comme les mycorhizes et les bactéries promotrices de croissance.

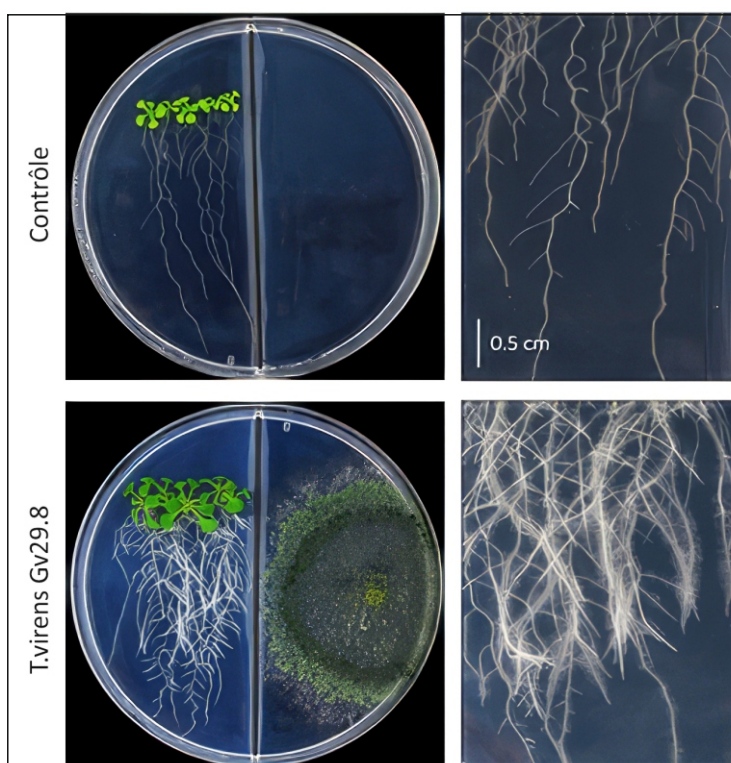


Figure 6 : effets des COVs de *Trichoderma virens* sur *Arabidopsis thaliana*, 12 jours (Lopez-Bucio & al.)

Trichoderma améliore la croissance et le développement des plantes dans les systèmes axéniques, en serre ou en plein champ, par exemple la laitue, le concombre, la tomate, le melon, les plantules d'arbres, des plantes de grandes cultures et sur la plante de référence pour diverses expériences, *Arabidopsis thaliana*. Des plants d'*Arabidopsis thaliana* exposés à des COVs de *Trichoderma* voient leur taille, poids frais, taux en chlorophylle, croissance de ses racines et nombre de fleurs augmenter, même en l'absence de menace pathogène. On observe une augmentation de la surface foliaire, améliorant l'efficacité de la photosynthèse.

L'exposition à ces COVs entraîne une augmentation de la biomasse des plantes (plus de 35 %) et du contenu en chlorophylle (plus de 80 %). La stimulation de la croissance des plantes par les substances volatiles dépend de l'espèce de *Trichoderma*, et même de la souche, chacune ayant un bouquet complexe de COVs différant qualitativement et quantitativement. L'effet individuel de 26 composés a été testé à des concentrations physiologiques (10 ng/l) parmi lesquels le 1-décène, le 2-heptylfurane, le 2-méthyl-1-propanol, le 2-méthyl-1-butanol, le 3-méthyl-1-butanol, le 2-heptanone et le 1-octène-3-ol. Le 1-décène a induit la plus grande augmentation du poids frais des pousses (38,9 %) et de la teneur en chlorophylle (67,8 %) des pousses d'*Arabidopsis thaliana* et deux autres, le 3-méthyl-1-butanol et le 2-heptylfurane, ont favorisé une augmentation significative du poids frais et de la teneur en chlorophylle.

Ces COVs ont montré des effets significatifs et positifs sur la croissance des plantes lorsqu'ils ont été testés à des concentrations physiologiques (10 ng/l).

L'exposition au 1-décène affecte l'expression de 123 gènes chez *Arabidopsis thaliana*. Parmi ces gènes, 119 sont régulés à la baisse et 17 sont régulés à la hausse. Les gènes fortement affectés incluent ceux impliqués dans la réponse aux stimuli, la réponse au stress, et les réponses de défense contre les pathogènes.

Quelques exemples de gènes spécifiques affectés sont :

PP2-A5, WRK18, At5G8120 : impliqués dans la défense et l'immunité.
HEC1 : impliqué dans le développement des tissus.
ATWRKY40 : impliqué dans la réponse aux substances chimiques.
ERF109 : impliqué dans la réponse aux substances organiques.
ATMYB24 : impliqué dans la réponse à l'acide jasmonique.

De plus, des gènes liés à la modification de la paroi cellulaire et à l'induction de l'auxine sont également affectés.

Il est intéressant de noter que les souches biostimulantes ont tendance à produire un plus grand nombre de terpénoïdes complexes tels que le β acoradiène, le β -cubébène, le β -cedrène, le β -bisabolène, le β -himachalène et le γ -himachalène dont on n'a pas encore étudié les effets.

Trichoderma a plusieurs effets positifs sur la disponibilité des nutriments pour les plantes :

- Solubilisation du phosphate.
- Chélation du fer.
- Amélioration de l'absorption des nutriments tel l'azote.

- Production de vitamines.
- Amélioration de la structure du sol.
- Relations symbiotiques.

Ceci dépasse le cadre de ce document.

6.1.6. Effets contre les insectes et arthropodes

Trichoderma émet des COVs, tels que le 1-octène-3-ol et le 6-pentyl-2H-pyran-2-one (6-PP), qui attirent les parasitoïdes et les prédateurs des insectes nuisibles, augmentant ainsi la pression de prédation sur ces ravageurs. *Trichoderma* stimule les plantes à produire des composés répulsifs, antinutritifs et toxiques pour les insectes, renforçant ainsi les défenses naturelles des plantes. *Trichoderma* peut altérer le microbiome intestinal de larves d'insectes, affectant leur nutrition et leur survie.

6.2 . Mycorhizes

Les champignons mycorhiziens sont des champignons du sol formant des réseaux qui s'associent symbiotiquement avec les plantes. Presque toutes les plantes forment des associations symbiotiques avec des champignons. Ces associations ont façonné la vie sur terre depuis plus de 475 millions d'années.

Les champignons mycorhiziens appartiennent essentiellement à deux groupes, endocellulaires, à arbuscules (AMF) du phylum des Glomeromycotina, et exocellulaires, à réseaux autour des cellules racinaires, des Ascomycètes et des Basidiomycètes. Les AMF établissent des associations symbiotiques avec environ 80 % des plantes vasculaires et environ 90 % des plantes agricoles (hélas les méthodes d'agriculture intensives les tuent). Dans l'association mutualiste, le partenaire fongique reçoit jusqu'à 20 % du total des photosynthétats et des lipides de l'hôte, tandis que la plante augmente son absorption des nutriments minéraux et de l'eau grâce aux réseaux d'hyphes mycorhiziennes. Ces champignons représentent 5 % à 36 % de la biomasse totale du sol et 1 gramme de sol contient 10 à 100 m d'hyphes mycorhiziennes. Les symbiotes fongiques mycorhiziens sont importants pour l'écologie environnementale et les écosystèmes agricoles, encore faudrait-il les respecter. Une grande partie de la biodiversité est sous-terre et devrait être prise en considération.

Fondamentalement, les processus sont similaires à ceux décrits pour *Trichoderma*, si ce n'est le type de colonisation racinaire et la nature de diverses molécules. L'établissement de mycorhizes à arbuscules implique une séquence de phases génétiquement contrôlées qui commence par un échange moléculaire pré-symbiotique aboutissant à une perception réciproque, suivie par des modifications fonctionnelles et structurelles considérables des racines pour accueillir les champignons. Les spores germant de *Gigaspora margarita*, champignon endomycorhizien, émettent des volatils non identifiés, qui augmentent la densité et le nombre de racines latérales chez *A. thaliana* (plante non hôte de l'A.M.F) et *Lotus japonicus*. Ce champignon abrite une endobactérie qui joue probablement aussi un rôle. Les COVs mycorhiziens augmentent la biosynthèse de strigolactone et la prolifération des racines, et la sécrétion de ces COVs dans la rhizosphère facilite l'identification des racines par les hyphes A.M. et augmente la colonisation des racines.

Les hormones végétales, les composés volatils et les exsudats racinaires modulent les interactions entre les plantes hôtes et les AMF. Des espèces fongiques endomycorrhiziennes induisent la synthèse de composés volatils de la plante. Dans cet ensemble complexe d'interactions, il est à noter que les plantes peuvent distinguer entre les interactions symbiotiques et pathogènes dès les premiers stades de la colonisation et réagir en libérant des COVs racinaires différents selon que la colonisation est bénéfique ou pathogène (expérience conduite sur *Medicago truncatula*).

Les composés organiques volatils jouent un rôle crucial également dans les symbioses ectomycorhiziennes (EM). Ces symbioses sont des associations mutualistes entre des champignons basidiomycètes et ascomycètes et des plantes gymnospermes et angiospermes. Le champignon développe un réseau d'hyphes intercellulaires autour des racines courtes de la plante hôte, augmentant ainsi la surface de contact pour l'échange de nutriments. Un exemple notable est l'interaction entre le champignon ascomycète *Tuber borchii* et les racines de *Tilia americana*. Lors de la phase pré-symbiotique, au moins 29 molécules volatiles, dont des aldéhydes, des cétones et des alcools, sont synthétisées. Ces COVs peuvent être produits par le champignon, la plante ou les deux. Par exemple, des composés comme le 2-undécénal, le 2-éthyl-1-dodécanol, le 2,4-hexadiène-1-ol, le 2-éthylcrotonaldéhyde, le 2-propylheptanol et le germacrène D peuvent améliorer la croissance de *T. borchii*. Des terpènes comme le déhydroaromadendrène le β -cubébène et le longicyclène sont impliqués dans le chimiotropisme des hyphes de *T. borchii* vers les racines de *T. americana*. Ces interactions sont essentielles pour la formation et le maintien des symbioses ectomycorhiziennes, influençant la croissance des hyphes et la formation des racines latérales de la plante hôte.

Les composés organiques volatils jouent également un rôle important dans les interactions entre *Laccaria bicolor*, basidiomycète ectomycorhizien, et les plantes hôtes comme *Populus*. *Laccaria bicolor* produit des sesquiterpènes, tels que le thujopsène, qui ont plusieurs effets bénéfiques sur la plante hôte. Ces COVs favorisent la formation des racines latérales et augmentent la longueur des poils racinaires, ce qui améliore la surface d'absorption des nutriments par la plante. De plus, le thujopsène stimule la formation de radicaux superoxydes dans la zone méristématique des extrémités des racines, ce qui peut jouer un rôle dans la défense et la croissance des racines. Ces interactions sont cruciales pour établir et maintenir la symbiose ectomycorhizienne, facilitant ainsi l'échange de nutriments entre le champignon et la plante hôte.

Les hyphes des champignons mycorhiziens forment un réseau étendu dans le sol, connectant différentes plantes entre elles. Ce réseau mycélien permet le transfert de nutriments, d'eau et d'informations chimiques entre les plantes, améliorant ainsi leur résilience et leur croissance, et transmettant nourriture et informations aux champignons. C'est le mycoweb. Ce réseau travaille efficacement ; ces champignons font des choix étonnamment bien adaptés, même en l'absence de cerveau ou de système nerveux central. Les scientifiques les décrivent comme des "algorithmes vivants". Ces champignons sont essentiels à la biodiversité et à la fertilité des sols.

6.3. *Muscodor*

Muscodor est un genre, de champignons endophytes. Certaines espèces ont été reclassées dans *Induratia*. La première souche fut isolée à partir d'un plant de cannelle et décrite comme *M. albus*. Depuis, une vingtaine d'espèces de *Muscodor* ont été identifiées, toutes endophytes, toutes de régions tropicales. Elles sont intensivement étudiées en raison de leurs COVs actifs et de leurs potentialités d'application.

Les COVs les plus courants dans ce genre sont l'acide isobutyrique, le méthyl acétate, l'éthyl-2-méthylbutyrate. Chez *M. albus*, les COVs quantitativement les plus importants sont l'isobutyl alcool, le 2-méthyl-1-butanol et l'acide isobutyrique. Le cocktail de COVs présente des activités antifongiques et antibactériennes importantes. Certaines espèces produisent des COVs uniques comme le cyclohex-3-en-1-ol et le β -bisabolol chez *M. kashayum*.

L'activité des souches provient de la synergie entre les différents COVs et n'est généralement pas associée à un COV particulier. Cependant, le 3-méthyl-acétate émis par *Muscodor albus* inhibe complètement certains champignons pathogènes tels que *Pythium ultimum*, *Rhizoctonia solani*, *Tapesia yallundae* et *Xylaria sp.*

Les COVs de *Muscodor albus* montrent une activité antibiotique puissante contre les bactéries et les champignons pathogènes, menaces biologiques pour les cultures au niveau de l'exploitation agricole ainsi qu'après la récolte, pendant le stockage et le transport.

7. Odeurs des Agaricomycètes

7.1. Qualifier des odeurs

Les études menées en linguistique cognitive sur la dénomination des odeurs montrent que, contrairement aux couleurs, les mots manquent pour nommer les odeurs. Alors qu'une couleur particulière peut être identifiée comme étant du bleu, du rouge ou encore du bleu azur, ou de Prusse, ou outremer, une odeur particulière ne saurait être identifiée au moyen d'un nom. La réponse généralement apportée est que l'on recourt à la source de l'odeur avec des constructions binominales, telles une odeur de jasmin, une odeur de hareng. On a donc une multitude de molécules odorantes mais que des comparaisons, essentiellement, pour tenter de nommer une odeur (de rave, de farine...). On remarque qu'on dit odeur de jasmin et pas odeur du jasmin.

Une odeur peut se définir et se décrire selon un certain nombre de paramètres qui sont la tonalité, la complexité, la dominance, l'intensité, l'expansibilité, la ténacité, la variabilité, la localisation dans les différentes parties du champignon et enfin la constitution chimique des substances responsables de l'odeur.

- Dans la majorité des cas, l'odeur d'un champignon est plus nette dans les lames ou les tubes.
- Il peut arriver qu'une odeur particulière se dégage de la chair, à la coupe, ou seulement de la base du pied (dans ce cas, c'est le mycélium qui est odoriférant).
- Pour une même espèce, l'odeur peut être assez nettement différente selon l'âge du carpophore, selon le degré d'humidité de sa chair et selon la température ambiante.

7.2. Composés organiques volatils des Agaricomycètes

Ce n'est pas l'objectif de ce document de recenser toutes les odeurs détectées, les espèces concernées et parfois la molécule responsable, en n'oubliant pas qu'il s'agit la plupart du temps de mélanges complexes de composés. La figure 8 donne des exemples de composés odorifères synthétisés par des Agaricomycètes.

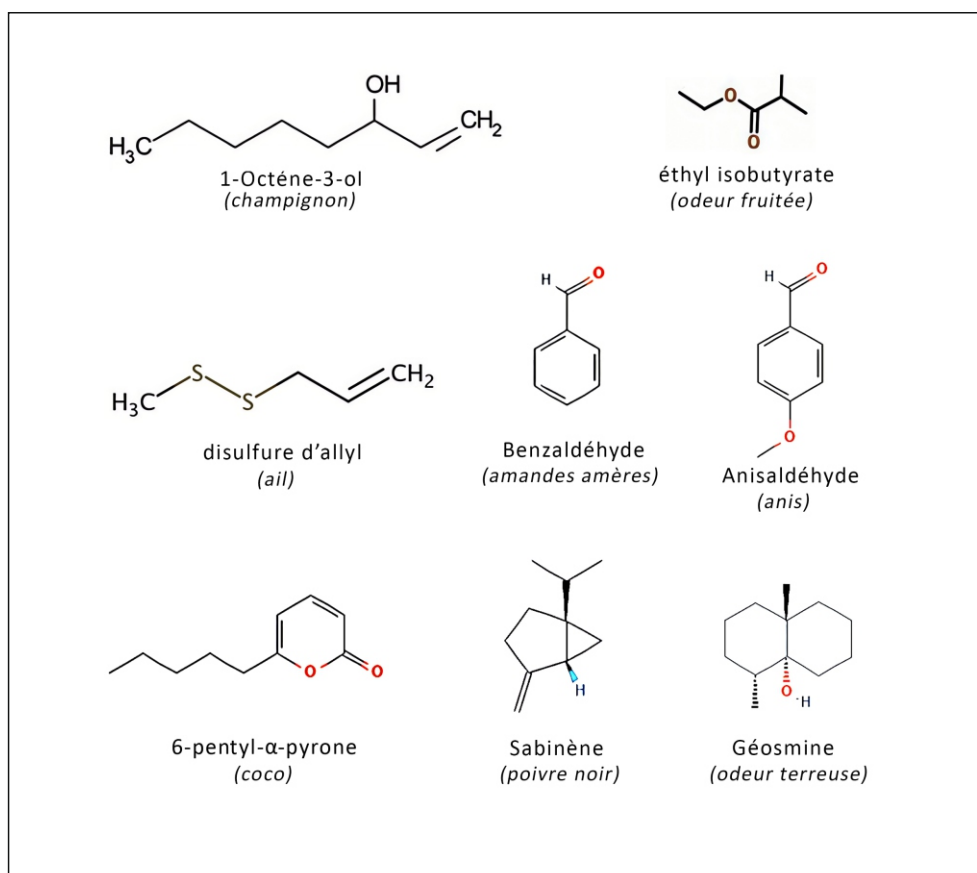


Figure 7 : structure de COVs d'Agaricomycètes

Des odeurs de fond se retrouvent dans beaucoup d'espèces, dont :

- odeur de "champignon" Oct-1-octène-3-ol
- odeur fruitée : l' isobutyrate éthyl (et autres substances), mais plus de 400 espèces auraient cette odeur !
- odeur terreuse : géosmine

Les types d'odeur les plus fréquemment indiqués sont :

- Farine : environ 320 espèces, beaucoup de Tricholomes et d'Entolomes
- Miel : environ 70 espèces, de nombreux Cortinaires et Russules
- Amande amère : environ 55 espèces, de nombreux Agarics
- Anis : environ 40 espèces, de nombreux Agarics, Clitocybes
- Rave : environ 220 espèces, de nombreux Cortinaires, Hébélomes, Mycènes
- Sperme : environ 110 espèces, de nombreux Inocybes
- Crustacés : environ 40 espèces, avec une grande majorité de Russules.

Environ 40 espèces de champignons ont un nom avec le suffixe -olens, participe présent du verbe latin olere : exhale une odeur. Quelque 10 espèces de champignons ont un nom avec le suffixe --osmus, même signification qu'-olens.

Voici, à titre d'exemples, quelques espèces à odeur marquée :

Ail, odeur alliagée - *Marasmius alliaceus* (disulfure d'allyl)
Amandes amères - *Hygrophorus agathosmus* (benzyl aldéhyde)
Anis, odeur anisée - *Clitocybe odora* (anisaldéhyde)
Eau de Javel- *Entoloma rhodopolium* f. *nidorosum*
Coco - *Lactarius glyciosmus* (6-pentyl-a-pyrone)
Concombre - *Tricholoma aurantium*
Crustacés - *Russula xerampetina*, *Russula graveolens*
(Synonymes : odeur d'écrevisse, de poisson, de hareng, de marée, de triméthylamine)
Cyanique - *Clitocybe gibba*, *Marasmius oreades* ou *Clitocybe geotropa*.
Coumarine - *Lactarius helvus*
Eau de javel - *Disciotis venosa*
Encre - *Agaricus xanthodermus*
Farine - *Clitopilus prunulus*
Gaz d'éclairage - *Tricholoma sulphureum*
Miel - *Russula melliolens*
Pélagonium - *Volvaria murinella*
Poivre - *Tricholoma atroscamosum* (sabinène)
Pomme fraîche - *Lactarius evosmus*
Savon - *Tricholoma saponaceum*
Il y a même une mycène à deux odeurs, *Mycena diosma* - rave, tabac



Figure 8: exemples d'Agaricomycètes à odeur caractéristique (Defranoux & Doll)

L'intensité de l'odeur est un caractère important, qui peut permettre de faire la distinction entre deux espèces. Ainsi *Hygrocybe ovina* dégage une odeur nitreuse faible alors que *H.nitiosa* et *H.murinacea* s'en distinguent par une odeur nitreuse forte.

7.3. Rôles écologiques de COVs d'Agaricomycètes

Nous avons vu précédemment le rôle de COVs dans la mycorhization. Les Agaricomycètes produisent une variété de composés organiques volatils qui jouent d'autres rôles importants dans leur écologie et leur interaction avec l'environnement, défense contre les pathogènes fongiques (3-octanone), comme antibactériens (p-crésol), dans des mécanismes de défense (10-0DA, géosmine, sesquiterpènes comme la silinène, la dadinène) ainsi que dans des processus d'auto-régulation et d'attraction d'insectes.

7.3.1. COVs fongiques, auto-régulation et défense

Les COVs jouent un rôle crucial dans l'auto-régulation des champignons en modulant le développement des corps fructifères, en les défendant contre les pathogènes et en interagissant avec des bactéries bénéfiques. Ces composés permettent aux champignons de synchroniser leur croissance et d'optimiser leur survie et leur reproduction.

Voici quelques aspects de leurs rôles :

1-Octène-3-ol : Ce composé volatil est un régulateur efficace de l'initiation du développement des corps fructifères chez *Agaricus bisporus*. Il influence la formation des primordia (structures initiales des corps fructifères) et peut inhiber leur développement à des concentrations élevées. Par exemple, une concentration de 350 ppm de 1-octène-3-ol peut supprimer le développement des primordia, régulant la population dans un espace donné.

1-Octène-3-ol et 3-Octanone : Ces COV ont des propriétés antifongiques et peuvent inhiber la germination des spores de mycopathogènes tels que *Lecanicillium fungicola*, qui cause la maladie des bulles sèches chez *Agaricus bisporus*. Ils agissent comme une barrière chimique pour protéger le mycélium et les corps fructifères contre les infections.

Acide 10-Oxo-trans-8-décénoïque : Ce composé, produit en même temps que l'octène-3-ol, a également des activités antifongiques et stimule la croissance mycélienne et l'élongation des stipes.

Des COVs comme le 1-octène -3-ol peuvent stimuler la croissance de bactéries bénéfiques telles que *Pseudomonas*, qui dégradent les COVs inhibiteurs et favorisent l'initiation des corps fructifères.

7.3.2. COVs et invertébrés

Le 1-octène -3-ol et d'autres oxypilines à huit carbones sont très puissants pour attirer les insectes, les acariens et d'autres invertébrés vers les mycéliums et les fructifications fongiques, qu'ils soient fongivores ou prédateurs de fongivores.

Avec ou sans l'aspect alimentaire, la reproduction sexuelle est une autre raison d'être attiré par les odeurs fongiques. Les corps fructifères ou les substrats infestés de champignons peuvent être des endroits idéaux pour l'oviposition (la ponte) des invertébrés. Ils fournissent une consistance matérielle idéale pour l'oviposition, la protection des œufs et du couvain grâce à une bonne isolation permettant de maintenir une température idéale, fournir une bonne aération et protéger contre des excès d'eau, et, bien sûr, ils peuvent également servir de sources de nourriture pour le couvain.

Des coléoptères (*Cis boleti* et autres *Cis*, *Sulcacis affinis*, *Tritoma bipustulata*,...), des mouches, (*Mycodrosophila gratiosa*...) et acariens (*Tyrophagus putrescentiae*, *Carabodes* sp.) mycophages jouent un rôle important dans la décomposition des champignons et la dispersion des spores, attirés - à nouveau- principalement par le 1-octène-3-ol.

Le bois en décomposition, envahi de mycélium, dégage de nombreux COVs végétaux et fongiques et principalement ces derniers, dont de nombreux terpénoïdes, vont attirer des insectes. Le bouquet de COVs varie selon l'espèce fongique. Certains insectes peuvent faire la distinction entre les fructifications, le bois et le bois avec mycélium et rechercher le mycélium dans le bois. Le scolyte, *Dryocoetes autographus*, est ainsi attiré par le bois de *Picea abies* attaqué par la pourriture brune *Fomitopsis rosea*, tandis que le bois infesté par la pourriture blanche, *Phellinus chrysoloma*, est largement ignoré.

8. Les truffes, l'expression génétique et le microbiome

Les truffes vraies désignent des ascocarpes hypogés produits par des espèces du genre *Tuber*. Ce genre comprend 11 grands clades phylogénétiques et environ 200 espèces, et joue un rôle écologique important en tant que partenaire ectomycorhizique de plusieurs familles végétales, telles que les Fagaceae et les Pinaceae.

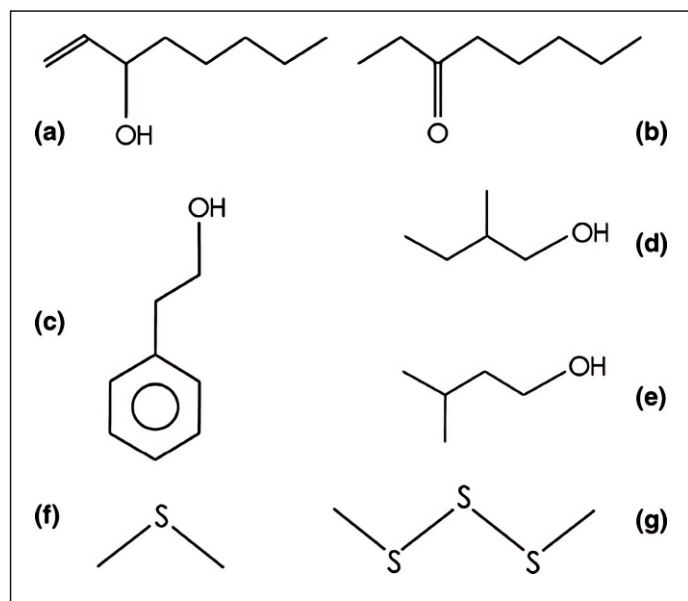


Figure 9 : quelques COVs de truffes :

(a) 1-octène-3-ol, (b) 3-octanone, (c) 2-phénylethanol, (d) 2-méthyl-1-butanol, (e) 3- méthyl-1-butanol, (f) diméthylsulfide, (g) diméthyl disulfide (Splivallo).

Les principaux composés volatils des truffes incluent : diméthyl sulfide (DMS), diméthyl disulfide (DMDS), 1-octène-3-ol, 2-méthyl-1-propanol, 3-méthylbutanal, 2-méthylbutanal, 3-octanone, octanal, 1-octène-3-one. Ces composés sont responsables de l'arôme distinctif des truffes et varient en concentration selon les espèces de truffes, la maturation, les facteurs abiotiques. Chaque espèce a un bouquet spécifique. Au total, plus de 200 COVs ont été caractérisés pour l'ensemble des truffes et chaque espèce en synthétise de 30 à 60. Ils jouent un rôle écologique multiple : compétition avec d'autres microorganismes, dispersion des spores.

Certains composés sont communs à de nombreuses espèces, tandis que d'autres sont spécifiques à certaines espèces ou limités à quelques espèces. Par exemple, les volatils contenant du soufre tels que le sulfure de diméthyle et le disulfure de diméthyle, le 2-méthylbutanal, le 3-méthylbutanal, le 2-méthylbutane-1-ol, 3-méthylbutanol et le oct-1-en-3-ol avec sa saveur fongique typique sont communs à la plupart des espèces tandis que les composés aromatiques les plus abondants dans la plupart des espèces sont le sulfure de diméthyle, le 1-méthoxy-3-méthylbenzène, le 1-octen-3-ol, le 3-octanone et le 3-méthylbutanal. Le volatil soufré le plus courant est le sulfure de diméthyle, qui a été détecté dans 85 % des truffes.

Le 2-méthylbutane-1-ol et le 2-méthylbutanal sont typiques de *T melanosporum*, responsables de l'odeur sulfurée et animale. Le 2,4-dithiapentane n'a été détecté que dans le *T magnatum*, et c'est lui qui contribue le plus à l'arôme, avec le bis(méthylthio)méthane. Le disulfure de diméthyle est principalement présent dans l'arôme de *T magnatum* et de *T melanosporum*, tandis que le 2-méthylbutanenitrile, le 2-nitropentane et le 2-bromo-2-méthylbutane sont propres à *T rufum* qui a une odeur étherée et fruitée distinctive. Le 2-butanone et le 2-butanol ont été détectés principalement dans les échantillons de *T aestivum*. L'un des principaux composants volatils de la truffe blanche, *T borchii*, est le 3-méthyl-4,5-dihydrothiophène. La forte composante sulfureuse de l'arôme des truffes disparaît rapidement lorsque les échantillons sont laissés à l'air libre.

Ces champignons hypogés émettent des COVs qui peuvent inhiber la croissance des plantes (les zones brûlées). De faibles concentrations de 1-hexanol, un volatil de la truffe, ont un effet positif sur la croissance de plantes, lorsqu'il est testé à une plus forte concentration, il inhibe la croissance de plantes, ce qui illustre l'importance de la concentration en substances volatiles. Les mycéliums de truffe produisent aussi de l'éthylène et de l'acide indole-3-acétique (IAA), qui, en grandes quantités, pourraient agir comme de puissants herbicides.

Avec 192 mégabases, *T magnatum* (125 pour *T melanosporum*) possède l'un des plus grands génomes fongiques séquencés à ce jour, alors que la moyenne est de 42 Mb pour les Pezizomycota et de 13 pour les Saccharomycotina (levures). Les éléments transposables, qui représentent 58 % du génome, sont responsables de cette expansion. Les espèces de *Tuber* semblent assez similaires génétiquement (toutes les espèces de truffes ont plus de 90% de gènes en commun.) avec une abondance frappante de transposons, 7.500 gènes codant pour des protéines, et parmi eux plusieurs centaines de gènes qui sont uniques à la truffe, des ensembles restreints de gènes codant des enzymes dégradant les parois cellulaires des plantes, des gènes fortement exprimés impliqués dans la synthèse des COVs, des gènes conservés sans fonction connue, préférentiellement exprimés dans les corps fructifères, et probablement associés à leur formation, de rares duplications de gènes.

Le cocktail complexe de COVs des *Tuber* n'est pas le résultat d'innovations génétiques spécifiques, mais repose principalement sur l'expression différentielle du répertoire de gènes existants. En effet, les gènes impliqués dans la biosynthèse des composés aromatiques volatils, les parfums, sont présents chez toutes les truffes. Toutefois, leur niveau d'expression et de ce fait, l'activité des enzymes responsables de ces synthèses varient très fortement d'une espèce à l'autre. La variation du contenu génétique et/ou du nombre de copies génétiques semble jouer un rôle mineur dans la formation du bouquet d'arômes des truffes.

Les gènes impliqués dans la biosynthèse des arômes des truffes incluent ceux des voies métaboliques de réduction des sulfates, du cycle homocystéine méthionine et de la synthèse des composés organiques volatils à partir de la méthionine. Ces gènes sont particulièrement exprimés dans les espèces de *Tuber*, contribuant à la production de composés volatils soufrés (S-COVs) spécifiques qui jouent un rôle crucial dans la reproduction sexuelle des truffes en attirant les animaux pour la dispersion des spores. Les niveaux d'expression plus élevés des gènes codant pour les transférases d'acides aminés à chaîne ramifiée et d'acides aminés aromatiques expliquent probablement l'occurrence préférentielle de certains COVs (par exemple le vératrole, l'anisole, le 3-méthyl-1-butanol) chez *T. melanosporum* par rapport aux autres truffes. Les animaux attirés par certains COVs assurent la dispersion des spores de truffes. Les cochons sont appâtés par le diméthylsulfite, présent dans de nombreuses espèces de truffes, et sans doute par d'autres COVs, et non par l'5 α -androsténol comme on l'a cru.

Les truffes sont colonisées par une communauté microbienne diversifiée composée de bactéries, de levures et de champignons filamenteux. Les communautés bactériennes complexes sont composées principalement de protéobactéries, de bactéroïdètes, de firmicutes et d'actinobactéries. Des études ont montré que certains thiols sont synthétisés par les bactéries résidant dans les truffes plutôt que par les truffes elles-mêmes. Par exemple, la 2,4-dithiapentane par *T. magnatum*, n'est pas biosynthétisée par la truffe seule, en effet les bactéries constituant le microbiome de la truffe sont essentielles pour transformer un précurseur non volatil produit par la truffe en dérivé thiophène. Et n'oublions pas les levures qui participent au cocktail.

9. Pollinisation et champignons

Environ 90 % de toutes les espèces végétales bénéficient d'une pollinisation assurée par des animaux, essentiellement des insectes. Ce n'est que récemment qu'un troisième acteur a été reconnu à sa juste valeur. Les fleurs hébergent souvent des communautés abondantes et spécialisées de bactéries et de champignons qui influencent les phénotypes floraux et les interactions avec les pollinisateurs. Les micro-organismes qui vivent dans le nectar floral, parmi lesquels les levures jouent un rôle important, peuvent fermenter le glucose, le fructose, le saccharose et/ou d'autres sources de carbone dans cet habitat. Grâce à leur métabolisme, les levures du nectar produisent divers composés organiques volatils et d'autres métabolites utiles. Certains COVs de levures peuvent influencer le comportement de recherche de nourriture des insectes, par exemple en les attirant vers les fleurs (bien que des effets répulsifs aient également été rapportés).

En outre, lorsque les insectes se nourrissent de nectar, ils ingèrent des cellules de levure, qui leur fournissent des nutriments et les protègent contre les micro-organismes pathogènes. En retour, les insectes servent aux levures de moyen de transport et d'habitat plus sûr pendant l'hiver, lorsque le nectar floral est absent. Du point de vue de la plante, il en résulte une pollinisation des fleurs. La levure dominante du nectar est *Metschnikowia reukaufii*. Parmi les autres genres de levures que l'on trouve couramment dans le nectar et sur les surfaces florales figurent *Aureobasidium*, *Candida*, *Clavispora*, *Cryptococcus*, *Debaryomyces*, *Hanseniaspora*, *Kodamaea*, *Papiliotrema*, *Rhodotorula*, *Starmerella*, *Sporobolomyces* et *Wickerhamiella*, mais ces autres levures sont généralement moins abondantes que les *Metschnikowia* spp.

Le bouquet de COVs de la levure spécialiste du nectar, *M. reukaufii*, se caractérise par la présence d'esters, dont l'acétate d'éthyle, le butyrate d'éthyle, l'acétate de 2-méthylpropyle et l'acétate de 3-méthylbutyle, d'alcools dont le 2-butanol auquel les abeilles sont particulièrement sensibles, 3-éthoxy-1-propanol, 3-méthyl-1-butanol, 2-méthyl-1-butanol, 3-méthyl-3-butène-1-ol, éthanol et 2-phényléthanol, l'alcool isoamylique avec un pouvoir attractif majeur. Certains présentent une activité antimicrobienne ou antifongique. D'autres espèces appartenant à d'autres genres synthétisent des COVs sans effet sur les insectes.

Les orchidées du genre *Dracula* (Amérique du Sud) imitent les champignons, tant sur le plan visuel (forme inversée) que sur le plan olfactif (moyennant notamment le 1-octène-3-ol), pour attirer des mouches, habituellement mycophiles, du genre *Zygothrica*, pour la pollinisation.

Les arbres de l'espèce *Duguetia cadaverica* imitent également les champignons en émettant des composés volatils similaires pour attirer les coléoptères pollinisateurs. Les concentrations de ces composés influencent le comportement des insectes, agissant comme attractifs à des concentrations faibles et comme répulsifs à des concentrations élevées.

10. Toxicité

Les concentrations habituelles de composés organiques fongiques dans l'air intérieur sont généralement assez faibles, entre 100 ng/m³ et moins de 1 mg/m³. Ces faibles concentrations ne devraient pas avoir d'effets significatifs sur la santé, mais elles peuvent néanmoins contribuer aux problèmes de qualité de l'air intérieur et causer des problèmes de santé chez les personnes sensibles ou lorsque des concentrations plus élevées sont atteintes. Parmi les COVs fongiques: 1-octène-3-ol, 3-octanol, 3-octanone, 1-decanol, 3-méthylfuran, 2-octanone, 2-octanol, n-octanal, nonanal, 2-éthyl-1-hexanol, ont montré certains effets toxiques dans différents tests. Notre limite de détection olfactive est très basse, souvent inférieure à une part par million, ce qui nous permet de percevoir la présence de moisissures dans les environnements intérieurs. L'analyse chimique d'échantillons d'air par GC-MS ou par un nez électronique permet une identification. *Aspergillus*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Mucor* et *Ulocladium* sont quelques-uns des genres fongiques les plus courants dans les environnements intérieurs humides.

L'inhalation à des doses de l'ordre de 10 mg/m³ de certains COVs fongiques, dont le 1-octène-3-ol, provoque une irritation du nez, de la gorge et des yeux ainsi que des maux de tête et une augmentation des biomarqueurs inflammatoires. Ceci est une situation extrême qui ne peut s'observer que dans des bâtiments insalubres. De tels désagréments peuvent cependant également s'observer dans des centres de compostage. Pas de panique : ce n'est pas en humant quelques champignons que vous risquez d'être malade !

11. Applications

Cette partie ne sera qu'un énoncé et ne sera pas développée dans ce document.

11.1. Nourriture

Les volatils fongiques contribuent aux propriétés aromatiques désirables de certains fromages, saucisses, boissons, produits alimentaires asiatiques, etc. Des analyses d'odeurs sont utilisées pour contrôler la qualité de ces aliments fermentés.

De nombreux aliments asiatiques fermentés tirent leurs saveurs et leurs arômes particuliers de champignons. Par exemple, le tempeh, un plat végétalien, est fermenté avec *Rhizopus oligosporus*.

11.2. Détection de contaminants

Des études indiquent que la surveillance de l'apparition de substances volatiles d'origine fongique pourrait être un bon indicateur précoce de la perte de qualité et de la formation de mycotoxines dans les produits céréaliers et plus généralement agricoles. Les principaux volatils sont le 3-méthyl-1-butanol, la 3-octanone, le 1-octanol et le 1-octène-3-ol.

Des champignons microscopiques peuvent provoquer la corrosion biologique des matériaux de construction, en particulier ceux d'origine végétale. Certains produits métaboliques fongiques peuvent nuire à la santé humaine en raison de leur toxicité (1-octène-3ol, 3-octanol, 2-octène-3ol, pentanol, hexanol,...) et la présence de moisissures peut avoir toute une série d'effets. Certains chercheurs soupçonnent les COVs fongiques de jouer un rôle dans le syndrome des bâtiments malsains, défini comme un ensemble de symptômes divers et aspécifiques (rhinite, nez bouché sécheresse de la gorge, larmoiement, irritation ou sécheresse oculaire, prurit, érythème, somnolence, céphalée,...). Il est donc nécessaire de détecter ces contaminants aussi rapidement que possible. La détection de COVs fongiques, par exemple avec un "nez électronique", pourrait constituer une méthode rapide de détection.. Certains COVs peuvent, à certaines doses, induire des irritations et de déclencher des inflammations sans que des valeurs limites de concentration, concernant leur inhalation, aient pu être établies. Techniquement, cela n'est pas facile car la plupart des moisissures émettent des taux très faibles de COVs (=0,1 µg/m³, mais parfois jusqu'à 100 µg m⁻³) et les émissions de COVs non fongiques (100 à 1000 fois supérieures) provenant du milieu intérieur viennent fausser les analyses.

Ces études n'en restent pas moins importantes, en particulier dans les premiers stades de développement des champignons, lorsque leur présence n'est pas encore visible, que la concentration de spores est faible et que le développement des mycéliums n'est pas encore évident, afin d'empêcher tout développement fongique à l'intérieur de bâtiments. Généralement, ce sont les COVs de bas poids moléculaire (alcools, cétones) qui sont proposés comme marqueurs.

11.3. Détection d'infections

Les infections fongiques constituent un grave problème de santé publique, entraînant plus de 1,5 million de décès par an dans le monde. La plupart des infections fongiques surviennent chez des personnes immunodéprimées et sont causées par des champignons opportunistes tels qu'*Aspergillus*, *Candida* ou *Cryptococcus*, au total 19 espèces.

Les diagnostics basés sur l'analyse des composés organiques volatils présents dans l'haleine, constituent une approche prometteuse pour diagnostiquer les infections respiratoires et autres infections systémiques de manière non invasive. Une infection modifie le métabolisme de l'hôte et de l'agent pathogène, affectant la présence et/ou la quantité de COVs dans l'haleine, qui peuvent être utilisés comme biomarqueurs pour déterminer l'identité de l'agent infectieux d'une manière non invasive et ne nécessitant pas de culture. Ces analyses en ligne des COVs de l'air expiré sont le plus souvent réalisées à l'aide de techniques de spectrométrie de masse à injection directe. Par exemple, le composé 2-pentylfurane a été détecté dans l'haleine des patients atteints d'infections à *Aspergillus fumigatus*, très dangereuses. Hélas, tous les volatilomes de champignons pathogènes de l'homme et d'animaux n'ont pas été caractérisés.

11.4. Production d'arômes et parfums

Les arômes sont extrêmement importants pour les industries alimentaire, cosmétique, pharmaceutique et chimique. Ils peuvent être produits par trois méthodes principales, la synthèse chimique, l'extraction à partir de sources naturelles et la voie biotechnologique. La plupart des arômes sont actuellement produits par synthèse chimique ou isolés à partir de sources naturelles. Les arômes obtenus par voie biotechnologique peuvent bénéficier de ce label "naturel" selon les législations européenne et américaine. Le marché global est estimé à plus de 25 milliards d'euros.

Des composés organiques volatils sont produits par des Hyphomycètes appartenant essentiellement à diverses souches d'espèces des genres *Aspergillus* et *Penicillium* ou dans divers cas par des levures et utilisés comme arômes, dont voici toute une série d'exemples. L'objectif est de produire à meilleur coût des produits naturels, ce dernier qualificatif étant capital pour de nombreux utilisateurs.

1-butanol - arôme de banane huileuse; 2-méthyl-1-butanol - Arôme de truffe noire; 1-heptanol - arôme agréable et cosmétique; 1-hexanol - arôme d'herbe fraîchement coupée ; 1-octène-3-ol - arôme de champignon; 6-méthyl-2-heptanone - arôme camphré; 2-pentanone - arôme fruité; 3-octanone - arôme de lavande; méthyl oct-4-énoate - arôme d'ananas frais; méthyl acétate - arôme éthéré, sucré, fruité; α -cubébène - arôme herbacé ; amyl isovalérate -

arôme fruité; anisole - arôme d'anis, ; benzaldéhyde - arôme de cerise, amande; 1,2-diméthoxybenzène - attractif pour insectes ; 1,4-diméthoxybenzène - arôme intense, sucré, floral; β - pinène - arôme de pin; β -myrcène - arôme de clou de girofle.

Les basidiomycètes produisent plusieurs composés organiques volatils utilisés comme arômes. Voici quelques exemples :

1-Octène-3-ol - connu sous le nom d'alcool de champignon, il est produit par de nombreux basidiomycètes et donne un arôme caractéristique de champignon frais.

Vanilline - produit par des basidiomycètes comme *Pycnoporus cinnabarinus* et *Phanerochaete chrysosporium* (biotransformation), la vanilline est un arôme de vanille très prisé.

Furanones - Ces composés, tels que le 2,5-diméthyl-4-hydroxy-3(2H) - furanone (DMHF), sont produits par certains basidiomycètes et ont des arômes de fraise ou de caramel, selon les concentrations.

Ces composés sont utilisés pour leurs propriétés aromatiques dans divers produits alimentaires et boissons.

Les composés organiques volatils produits par les champignons, utilisés comme parfums incluent :

- Limonène : produit par des champignons comme *Ceratocystis* sp., il est couramment utilisé pour ses propriétés aromatiques d'agrumes.
- Geraniol : un monoterpène produit par des champignons, utilisé pour son parfum floral.
- Citronellol : utilisé pour ses notes de rose et de citronnelle.
- Nootkatone : produit par la transformation fongique du valencène, il a une odeur de pamplemousse.
- Menthol : utilisé pour ses propriétés rafraîchissantes, mentholées.

Ces composés sont souvent utilisés dans l'industrie des parfums pour créer des fragrances naturelles et agréables.

La production peut se faire en milieu liquide agité ou sur des substrats solides. En utilisant des cellules de levure, ou dans certains cas un Hyphomycète, les lactones peuvent être produites relativement facilement à partir d'acides gras hydroxylés comme substrat carboné. Le 6-phényl- α -pyrone (6-PP), un lactone insaturé, peut être généré par des souches de *Trichoderma*, préférentiellement sur substrats solides enrichis en milieu de croissance et précurseur (acide linoléique). Avec *Yarrowia lipolytica*, d'autres lactones (γ -décylactone, d ϵ -2-en-4-olide, d ϵ -3-en-4-olide) peuvent être produites. Parmi les esters, l'acétate d'isoamyle, l'acétate d'éthyle et l'hexanoate d'éthyle sont très appréciés pour leurs profils aromatiques. D'autres esters, comme l'acétate de butyle, apportent une forte saveur fruitée.

Les champignons du genre *Ceratocystis* produisent une large gamme de composés aromatiques fruités ou floraux, dont des terpènes comme le citronellol et le géraniol. D'autres esters sont synthétisés par des souches de certains *Candida*. Parmi les terpènes, notons la production de pinène, peu significative puisque c'est le terpène le plus courant. La 2-heptanone, cétone aux notes fromagères a été produite à l'aide du champignon *Tricholoma viride*. Parmi les autres groupes chimiques, notons la production de composés aromatiques tels que le benzaldéhyde (arôme d'amande amère), l'alcool benzylique et l'acide benzoïque, réalisée à partir de la culture de *Bjerkandera adusta*.

Ces arômes d'origine fongique peuvent être incorporés dans les aliments transformés tels que le pain, les fromages, la charcuterie, les produits à base de soja et les boissons, en plus ils inhibent les pathogènes et les microorganismes de détérioration.

La production de saveurs ou de parfums par fermentation microbienne présente plusieurs défis. Les rendements en composés aromatiques sont souvent faibles, ce qui rend le processus économiquement peu viable. La récupération des composés aromatiques volatils à partir du milieu de fermentation est souvent difficile et coûteuse en raison de la complexité des mélanges, de leur faible solubilité dans l'eau et de leur volatilité. Les arômes produits par biotechnologie doivent être conformes aux réglementations en vigueur pour être considérés comme naturels, ce qui peut être un processus long et coûteux. Ces défis nécessitent des recherches en biochimie, en génie génétique, et en technologies de fermentation et d'extraction pour améliorer les rendements et la viabilité économique de la production de saveurs et de parfums par fermentation.

11.5. Agarwood

L'agarwood, est une résine sombre et parfumée produite par les arbres du genre *Aquilaria* et *Gyrinops*, appartenant à la famille des *Thymelaeaceae*. Cette résine se forme lorsque le bois tendre de l'arbre est infecté par des champignons, ce qui déclenche une réaction de défense de l'arbre, produisant ainsi la résine précieuse contenant de nombreux composés organiques volatils et un durcissement du bois. L'agarwood (aussi dénommé oud, jin-koh, chen-hyang ...) est très prisé pour ses utilisations variées, encens, parfumerie (haut de gamme, exemple : "Oud Khôl" de Guerlain), médecine traditionnelle. En raison de sa rareté et de la lenteur de sa formation naturelle, l'agarwood est l'un des produits naturels les plus chers au monde. Divers champignons endophytes ont été isolés, dont des *Fusarium*. Pour s'assurer une production, les arbres sont inoculés avec diverses espèces fongiques induisant la formation d'agarwood, dont *Fusarium solani*, *Laxioidiplodia theobromae*, *Melanotus flavolivens*, *Nemania aquilariae*. Une partie des COVs produits proviennent de la réaction de l'arbre, une autre est synthétisée par les champignons. Par exemple, *Nemania aquilariae* produit, notamment, des dérivés de la naphthalène, l'alloaromadendrène, la valencène, le α -sélinène. Il existe toute une série de qualités d'agarwood.

11.6. Biodiesels

Des champignons endophytes, dont *Gliocladium roseum*, produisent une série d'hydrocarbures volatils connus sous le nom de myco-diesel. Des champignons xylariacés produisant des concentrations élevées d'esters méthyliques (91 %) sont considérés comme une source prometteuse de biocarburant. Ceci exige toutefois encore des améliorations technologiques considérables.

11.7. Mycofumigation

La fumigation consiste à utiliser le volatome ou un composé volatil sélectionné pour tuer les organismes et microorganismes nuisibles. Les applications les plus connues sont la lutte contre les arthropodes et les microorganismes phytopathogènes.

La recherche sur la fumigation avec des composés aromatiques fongiques peut être divisée en deux catégories principales. La première catégorie utilise les COVs émis par les champignons vivants d'une espèce pour inhiber la croissance d'autres espèces indésirables. Lorsque l'on utilise les COVs de certains champignons pour inhiber la croissance d'autres espèces indésirables, cette approche a été baptisée "mycofumigation" et le processus a été breveté tout d'abord pour *Muscodor*. La deuxième stratégie consiste à utiliser une dose prédéterminée d'un COV unique, chimiquement défini, tel que le 1-octène-3-ol ou le trans-2-hexénal. Dans les deux cas, seules de faibles concentrations de composés vaporisés sont nécessaires pour être efficaces. Cependant, il est nécessaire que le traitement ait lieu dans un espace clos (stockage) afin de limiter la perte des composés volatils. *M. albus* produit un mélange complexe de COVs qui sont inhibiteurs ou létaux pour une large gamme de champignons pathogènes (*Rhizoctonia solani*, *Pythium ultimum*, *Verticillium dahliae*, *Phytophthora capsici*, *Botrytis cinerea*, *Penicillium expansum*, *Fusarium spp.*, *Alternaria spp.*,...) de bactéries (*Pseudomonas fluorescens*, *Listeria innocua*, *Erwinia carotovora*, *Staphylococcus aureus*, *Enterococcus faecalis*, ...) et de nématodes (*Meloidogyne chitwoodi*, *Meloidogyne hapla*, *Paratrichodorus allius*, *Pratylenchus penetrans*).

Les partisans de la mycofumigation considèrent que cette méthode aura diverses applications dans l'élimination des moisissures dans les bâtiments, l'assainissement des semences et des grains, la lutte contre les agents pathogènes fongiques et bactériens dans les maladies post-récolte, avec un objectif particulier l'utilisation de la mycofumigation pour la stérilisation des sols au lieu du bromure de méthyle.

11.8. Effets sur les arthropodes

Ces COVs peuvent attirer ou repousser les insectes, servir de phéromones d'agrégation, stimuler la ponte des œufs, et aider à la localisation des hôtes et des ressources alimentaires. Par exemple, le 1-octène-3-ol, un COV abondant, attire les moustiques et peut être utilisé comme appât dans les pièges pour les espèces d'importance médicale et vétérinaire. Des applications comme insecticides se développent. Par exemple, le 1,3-diméthoxybenzène produit par les champignons entomopathogènes *Beauveria bassiana* et *Metarhizium robertsii* est appliqué dans des cultures commerciales de bananes contre les larves du charançon du bananier *Cosmopolites sordidus*.

11.9. Stimulation de la croissance des plantes et biocontrôle

C'est un point capital.

On sait que de nombreuses espèces bactériennes, en particulier les rhizobactéries, favorisent la croissance des plantes, libèrent des mélanges de composés volatils qui peuvent améliorer la vigueur des plantes.

On en sait beaucoup moins sur la capacité des volatils fongiques à promouvoir la croissance des plantes ou à supprimer les symptômes de la maladie. La plupart des connaissances proviennent de travaux sur un seul genre fongique, à savoir le champignon commun des sols, *Trichoderma*. En utilisant une variété de mécanismes, certaines espèces de *Trichoderma* augmentent la surface racinaire, protègent de maladies des plantes et stimulent leur croissance. Les mécanismes élucidés comprennent l'amélioration de l'efficacité de l'utilisation des nutriments, l'augmentation des taux de germination des graines, l'inhibition des pathogènes des plantes et une résistance accrue au stress abiotique. Certains de ces aspects ont été présentés dans ce document. Des inoculums de *Trichoderma* spp. sont couramment vendus à la fois pour le jardinier amateur et l'agriculteur. En 2014, il y avait 21 enregistrements d'agents de contrôle biologique à base de *Trichoderma* dans le monde. Ce nombre a considérablement augmenté pour atteindre 144 enregistrements mondiaux dans 40 pays, couvrant 11 espèces de *Trichoderma* et 44 souches, disponibles dans une large gamme de 10 formulations de produits.

12. Recherche en France

La recherche sur les COVs fongiques en France repose sur une dynamique de collaboration entre plusieurs laboratoires et équipes multidisciplinaires. Plusieurs groupes s'occupent des composés organiques volatils en rapport avec l'écologie des champignons et leurs communications avec d'autres êtres vivants. De nombreux projets sont l'objet de collaborations internationales.

Les laboratoires affiliés à l'INRAE à Bordeaux, Avignon, Nancy et d'autres régions ont pour thèmes principaux les interactions dans la rhizosphère et le rôle des COVs fongiques dans la défense des plantes. Ceux du CNRS travaillant souvent en collaboration avec des universités (Montpellier, Paris-Sarclay, Bordeaux...) développent des projets concernant les bases moléculaires des interactions entre plantes, champignons et microorganismes et sur la caractérisation des produits actifs dont les COVs. Des laboratoires purement universitaires poursuivent aussi ce genre d'études. Enfin, il y a des projets collaboratifs soutenus par exemple par l'ANR (influence des COVs fongiques sur l'immunité et la croissance végétale ; modulation des communautés microbiennes par les COVs fongiques). L'un des objectifs majeurs de recherche en mycologie et microbiologie des sols au Museum National d'Histoire Naturelle de Paris est de comprendre comment les COVs fongiques participent aux interactions entre champignons, plantes et autres micro-organismes et influencent la défense des plantes ou la structuration des communautés microbiennes dans le sol. La grande majorité des publications sont écrites en Anglais.

En ce qui concerne l'Est de la France, il nous faut citer un scientifique de renommée mondiale, le professeur Francis M. Martin, directeur de recherche émérite INRAE, UMR Interactions Arbres/Micro-organismes. Retraité mais toujours actif : Il est, depuis 2018, directeur scientifique à l'Université forestière de Pékin et professeur associé à l'Institut de recherche forestière subtropicale de Hangzhou, Chine, et continue de publier.

13. Conclusion

La présente revue démontre combien les différents acteurs d'un écosystème participent à des échanges nombreux et variés et vivent sous le régime des interactions. Elle se limite aux composés organiques volatils, alors que d'autres voies existent, effecteurs, métabolites secondaires... La communication fongique représente un domaine de recherche riche en questions et défis pour la mycologie, l'écologie et la biologie des systèmes, tels que l'étude de la diversité et de l'évolution des mécanismes de communication, l'impact des changements globaux sur les réseaux mycorhiziens et les écosystèmes forestiers, ainsi que le développement d'innovations technologiques.

La recherche en mycologie est essentielle pour la compréhension et la protection des écosystèmes, en raison du rôle crucial des champignons dans la nutrition et la santé des plantes, ainsi que dans la stabilité et la diversité des communautés biologiques. La sensibilisation et l'éducation du public et des décideurs sur l'importance des champignons et de leur communication contribuent à une vision intégrée, équilibrée et responsable de la relation entre les humains, les autres organismes et l'environnement.

Beaucoup de COVs fongiques restent à être découverts puisque seulement une petite partie des mycètes ont été examinés. Il s'agit aussi de comprendre les différents rôles que peut avoir un COV défini, comme le montre l'exemple du l-octène-3-ol à multiples activités selon les situations. Le rôle des COVs fongiques dans la promotion de la croissance des plantes, leur développement et leur protection contre les insectes herbivores et les micro-organismes phytopathogènes, a été établi. Toutefois, la compréhension des interactions entre les champignons et les plantes reste problématique, notamment en ce qui concerne le rôle des voies de transduction des signaux, les récepteurs des plantes qui détectent la gamme variée des COVs et la capacité des plantes à différencier les COVs émis par les champignons bénéfiques de ceux émis par les champignons nuisibles. On a beaucoup d'observations, cela démarre sur l'expression génétique, mais le détail des mécanismes reste à être élucidé. Quels types de récepteurs ? Quelles cascades d'évènements biochimiques ? La différenciation entre bénéfiques et pathogènes est particulièrement importante si l'on considère le comportement distinct de colonisation des plantes présenté par les champignons endophytes et pathogènes, et les différentes réponses phénotypiques des plantes à ces champignons. Des efforts supplémentaires sont nécessaires pour identifier les régulateurs principaux des voies de biosynthèse des COVs fongiques. La compréhension de ces mécanismes de régulation peut fournir des informations précieuses sur la biosynthèse des COVs et leurs fonctions spécifiques dans les interactions champignon-plante.

Un autre défi important consiste à concevoir des stratégies technologiques appropriées pour l'application des COVs en agriculture. Surtout si l'on considère la facilité avec laquelle les COVs s'évaporent. Grâce aux vastes informations génomiques disponibles sur les champignons et les plantes, l'analyse pangénomique aide à identifier les volatils conservés ou spécifiques à une espèce, ainsi que les mécanismes moléculaires impliqués dans la production et la détection des COVs. Les progrès de la nanotechnologie, tels que la microencapsulation ou les nanoparticules, offrent des perspectives pour protéger et contrôler la libération des COVs dans l'environnement.

Ces avancées technologiques peuvent contribuer à l'application pratique des COVs en milieu agricole, relever ces défis ouvrira la voie au développement de stratégies innovantes pour une agriculture durable. Des applications à grande échelle sont souhaitées dans un proche avenir. C'est l'agriculture de demain qui doit se mettre en place, une nécessité absolue.

Des voies de recherches supplémentaires sont nécessaires. De nouvelles approches apparaissent. Ainsi, divers groupes utilisent des SynComs pour aborder certains problèmes. Les communautés microbiennes synthétiques (SynComs) sont des assemblages intentionnels et contrôlés de micro-organismes, créés pour imiter ou simplifier des écosystèmes naturels

- Étudier les interactions entre les différentes espèces microbiennes dans un environnement défini.
- Démêler les rôles spécifiques de certains micro-organismes au sein d'un écosystème.
- Tester des hypothèses concernant la dynamique et la résilience des microbiotes dans des conditions contrôlées.

La mise en place de SynComs permet ainsi de réduire la complexité des communautés naturelles, facilitant l'analyse des mécanismes de coopération, de compétition ou de symbiose entre espèces. Cela offre un cadre idéal pour appliquer des approches de biologie systémique, combinées à la modélisation mathématique et à la génomique. Cette approche a toutefois ses limites.

Dans d'autres domaines, les COVs jouent un rôle, qualité des aliments, stockage de graines, fruits, détection de maladies causées par des mycètes, contrôle des bâtiments, production de parfums, et autres dérivés, et des progrès technologiques devraient faciliter les applications.

Remerciements

Que tous les chercheurs en mycologie soient remerciés, félicités et encouragés ! Je remercie J.L. Muller et D. Sugny pour leur soutien, les lecteurs-correcteurs : Daniel Sugny, Gilbert Moyne, Claude Page, Pierre Chaillet et surtout Marc Llibert, éminent linguiste.

Les photographies de Basidiomycètes m'ont été confiées par P. Defranoux et D. Doll, je leur en suis reconnaissant. G. Walgenwitz, a préparé les figures et a assuré un soutien technique général. Qu'il en soit salué et remercié !

Références

Abdullah A.A, Altaf-Ul-Amin M, Ono N, et al. (2015). Development and mining of a volatile organic compound database. *Biomed Res Int.* 2015:139254.

Allen, K., and Bennett, J. W (2021). Tour of Truffles: Aromas, Aphrodisiacs, Adaptogens, and More. *Mycobiology*, 49:201

Asghar, W., Namiki, D. and Kataoka, R. (2025). Growth promotion of lettuce (*Lactuca sativa*) by fungal volatile organic compounds isolated from orchard soils. *Arch Microbiol* 207: 225.

Barenstrauch, M. (2018). Characterization of oxylipin signaling in the chemical interaction between the endophyte *Paraconiothyrium variabile* and the phytopathogen *Fusarium oxysporum*. *Microbiology and Parasitology* (Museum national d'histoire naturelle, Paris).

Berger, R. and Zorn H. (2004). Flavors and Fragrances in *Advances in Fungal Biotechnology for Industry, Agriculture, and Medicine*, Ed. J. S.Tkacz and L. Lange, Kluwer Academic Plenum Pub. pp 341 - 358.

Bennetot, B. (2022). Domestication des champignons du fromage (Doctoral dissertation, Université Paris-Saclay).

Biotechnologie, agronomie, société et environnement, 6 Wang, Li N, Liu X, Kang S (2019). I plate-based assay for studying how fungal volatile compounds (VCs) affect plant growth and development and the identification of VCs via SPME-GC-MS. *Bio-protocol* 9: e3166–e3166

Boukari, A. (2020). L'emploi des métabolites secondaires fongiques dans la lutte contre les maladies des plantes. 2020. Thèse de doctorat. Université Mohamed El Bachir El Ibrahimi B.B.A.

Brodhun, F. and Feussner, I. (2011). Oxylipins in fungi. *The FEES Journal* 278: 1047.

Buck L., Axel R., (1991). A novel multigene family may encode odorant receptors: a molecular basis for odor recognition. *Cell* 65: 175.

Bushdid, C., de March, C.A., Topin, J., Antonczak, S., Bensafi, M. et Golebiowski, J. (2016). Le codage moléculaire de la perception des odeurs. *L'actualité chimique* 40

Calla-Quispe, E., Fuentes-Rivera, H. L., Ramirez, P., Martel, C., & Ibañez, A. J. (2020). Mass Spectrometry: A Rosetta Stone to Learn How Fungi Interact and Talle *Life* 10: 89.

Casarrubia, S., Sapienza, S., Fritz, H., & al.(2016). Ecologically Different Fungi Affect *Arabidopsis* Development: Contribution of Soluble and Volatile Compounds. *PLOS ONE*. 11. e0168236. 10.1371/journal.pone.0168236.

Chatchatnahalli T. A., Upendra, R. and Rajendra, K. (2024). Soil Symphony: A Comprehensive Overview of Plant-Microbe Interactions in Agricultural Systems. *Applied Microbiology*. 4 : 1549.

Chiron, N., et Michelot, D. (2005). Odeurs des champignons : chimie et rôle dans les interactions biotiques-une revue. *Cryptogamie-Mycologie*, 26 : 299.

Crozes, B. (1987). Les odeurs fongiques. *Bull. Soc. Mye. Haut-Rhin* 6: 12.

Dai, Q., Zhang, F.-L. and Feng, T. (2021). Sesquiterpenoids Specially Produced by Fungi: Structures, Biological Activities, Chemical and Biosynthesis (2015- 2020). *Journal of Fungi*. 7: 1026.

Delgado-Baquerizo, M., Singh, B.K., Liu, Y.-R., Sáez-Sandino, T., Coleine, C., Muñoz-Rojas, M., Bastida, F. and Trivedi, P. (2025). Integrating ecological and evolutionary frameworks for SynCom success. *New Phytol*, 246: 1922.

Diefenderfelt J., Bean, H.D. & Higgins Keppler, E.A. (2024). New Breath Diagnostics for Fungal Disease. *Curr Clin Micro Rpt* 11: 51.61.

Dreher, D., Baldermann, S., Schreiner, M. and Hause, B. (2019). An arbuscular mycorrhizal fungus and a root pathogen induce different volatiles emitted by *Medicago truncatula* roots. *Journal of Advanced Research*. 19. 10.1016/j.jare.2019.03.002.

- Deuscher, Z., Andriot, L, Sémon, E. et al. (2019).** Volatile compounds profiling by using Proton Transfer Reaction -Time of Flight -Mass Spectrometry (PTR-ToF MS). The case study of dark chocolates organoleptic differences. *Journal of Mass Spectrometry* 54: 92.
- Du,T.-Y.; Dao, C.-J., Mapook, A.,Stephenson, S.L., & al (2022).** Diversity and Biosynthetic Activities of Agarwood Associated Fungi. *Diversity* 14: 211.
- Endara, L., Grimaldi, D. and Roy, B. (2010).** Lord of the flies: pollination of *Dracula* orchids. *Lankesteriana*. 10. 10.15517/lank.vlOil.18318.
- Farh ME, Jeon J. (2020).** Roles of Fungal Volatiles from Perspective of Distinct Lifestyles in Filamentous Fungi. *Plant Pathol J.* 36:193.
- Felten, J., Kohle A., Min, E., et al. (2009).** The ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* stimulates lateral root formation in poplar and *Arabidopsis* through auxin transport and signaling. *Plant physiology* 151: 1991.
- Fermer, E. D., Scapini, T., da Costa Diniz, M., et al. (2022).** Nature's Most Fruitful Threesome: The Relationship between Yeasts, Insects, and Angiosperms. *Journal of Fungi* 8: 984.
- Fons, F., Rapior, S., Eyssartier, G. et Bessière, J-M. (2003).** Les substances volatiles dans les genres *Cantharellus*, *Craterellus* et *Hydnum*. *Cryptogamie Mycologie*. 24 : 367.
- Gavériaux, J.P. (2012).** Les Glomeromycotina - Mycorhizes VAM et *Geosiphon pyriformis* (Kützing) Wettstein - Bull. Soc. Mycol. Nord Fr. 92 :1.
- Genva, M., Kenne Kemene, T., Deleu, M., Lins, L., and Fauconnier, M.-L. (2019).** Is It Possible to Predict the Odor of a Molecule on the Basis of its structure? *Int. J. Mol. Sci.* 20: 3018.
- Guo, Y, Jud, W, Ghirardo, A., et al (2020).** Sniffing fungi- phenotyping of volatile chemical diversity in *Trichoderma* species. *New Phytol*, 227: 244.
- Gupta, C. (2025).** Fungal alchemy: Harnessing fungi and the enzymes for flavor production, Eds: Singh R.S., Bhari R. In *Developments in Applied Microbiology and Biotechnology, Fungal Biotechnology*, Academic Press, Chapter 18 - pp 467-495.
- Hung, R., Lee, S. and Bennett, J. (2015).** Fungal volatile organic compounds and their role in ecosystems. *Applied microbiology and biotechnology*. 99. 10.1007/s00253-015-6494-4.
- Ide, P. (2023).** Pour une approche philosophique des champignons. *Revue des Questions Scientifiques*, 194:1.
- Jampilek, J. and Král'ová, K. (2024).** Chapter 20 - Fungal volatile organic compounds, Editor(s): Kamel A. Abd-Elsalam, Heba I. Mohamed, In *Nanobiotechnology for Plant Protection, Fungal Secondary Metabolites*, Chapter 20, Elsevier, pages 399-426.
- Janssens, L. De Pooter, H. L., Schamp, N. M., & Vandamme, E. J. (1992).** Production of flavours by microorganisms. *Process Biochemistry*, 27: 195.
- Kaddes A, Fauconnier ML, Sassi K, Nasraoui B, Jijalli MH. (2019).** Endophytic Fungal Volatile Compounds as Solution for Sustainable Agriculture. *Molecules* 24:1065.
- Karimi B., Chemidlin Prévost-Bouré N., Dequiet S., Terrat S. et Ranjard L. (2018).** Atlas français des bactéries du sol. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Biotope, Mèze, 192 p. (Hors collection ; 41).
- Korpi A, Jamberg J, Pasanen A. (2009).** Microbial volatile organic compounds. *Crit. Rev. Toxicol.* 39:139.

- Lacaze I., Rukshala A., Moularat S. (2018).** Détection précoce des infestations fongiques et entomologiques dans les environnements intérieurs. Support Tracé 18, pp.182-186. (hal-02171967)
- Le Tacon, F. (2023).** Si les arbres ne parlent pas, ils communiquent. Revue forestière française, 74:473.
- Lee, S., Hung, R., Bennett, J.W (2024).** An Overview of Fungal Volatile Organic Compounds (VOC s). In: Hsueh, YP., Blackwell, M. (eds) Fungal Associations. The Mycota, vol 9. Springer, Cham.
- Lee, S., Yap, M., Behringer, G. et al. (2016).** Volatile organic compounds emitted by *Trichoderma* species mediate plant growth. Fungal Biol Biotechnol 3: 7.
- Lee, S., Behringer, G., Hung, R., and Bennett, J. (2019).** Effects of fungal volatile organic compounds on *Arabidopsis thaliana* growth and gene expression. Fungal ecology, 37: 1.
- Lemfack MC, Gohlke BO, Toguem SMT, Preissner S, Piechulla B, et al. (2018).** m VOC 2.0: a database of microbial volatiles. Nucleic Acids Res. 46:D1261-65.
- Li, N., Alfily, Al., Vaughan, M. and Kang, S. (2016).** Stop and smell the fungi: Fungal volatile metabolites are overlooked signals involved in fungal interaction with plants. Fungal Biology Reviews. 30. 10.1016/j.fbr.2016.06.004.
- Lochmann, F., Flatschacher, D., Speckbacher, V., et al (2024).** Demonstrating the Applicability of Proton Transfer Reaction Mass Spectrometry to Quantify Volatiles Emitted by the Mycoparasitic Fungus *Trichoderma atroviride* in Real Time: Monitoring of *Trichoderma* -Based Biopesticides. Journal of the American Society for Mass Spectrometry 35: 1168.
- Martin, F. (2019).** Sous la forêt, pour survivre il faut des alliés. Editions HumenSciences.
- Martin, F. (2022).** La forêt hyperconnectée. Editions Salamandre.
- Martin, F. and Bonito, G. (2013).** Ten years of genomics for ectomycorrhizal fungi: what have we achieved and where are we heading? In Edible Ectomycorrhizal Mushrooms: Current Knowledge and Future Prospects (pp. 383-401) Springer Berlin Heidelberg.
- Minerdi, D., Maggini, V., Fani, R. (2021).** Volatile organic compounds: from figurants to leading actors in fungal symbiosis, FEMS Microbiology Ecology 97: fiab067, <https://doi.org/10.1093/femsec/fiab067>.
- Molinier, V. (2013).** Diversité génétique et aromatique de la truffe de Bourgogne (Doctoral dissertation, Université de Bourgogne)
- Monte E. (2023).** The sophisticated evolution of *Trichoderma* to control insect pests. Proc Natl Acad S. US A. 120: e2301971120. doi: 10.1073/pnas.2301971120.
- Morath, S., Hung, R. and Bennett, J. (2012).** Fungal volatile organic compounds: A review with emphasis on their biotechnological potential. Fungal Biology Reviews. 26 :73.
- Moularat, S. (2021).** La détection précoce des moisissures dans les monuments historiques. Monumental : revue scientifique et technique.
- Duc Nguyen Hong, Vo Ha T. N., van Doan Cong, et al (2022).** Volatile organic compounds shape belowground plant-fungi interactions. Frontiers in Plant Science 13. <https://www.frontiersin.org/journals/plantscience/articles/10.3389/fpls.2022.1046685>

- Murat, C., Payen, T., Noel, B., Kuo, A., Morin, E., Chen, J.,..., . and Martin, F. M. (2018).** Pezizomycetes genomes reveal the molecular basis of ectomycorrhizal truffle lifestyle. *Nature ecology & evolution* 2: 1956.
- Phoka, N., Suwannarach, N., Lumyong, S., & al. (2020).** Role of Volatiles from the endophytic fungus *Trichoderma asperelloides* PSU- P1 in biocontrol potential and in promoting the plant growth of *Arabidopsis thaliana*. *J. Fungi* 6 (4), 341.
- Pinto JM. (2011).** Olfaction. *Proc Am Thorac Soc.* 8:46.
- Pohl, C. and Kock, J. (2014).** Oxidized Fatty Acids as Inter-Kingdom Signaling Molecules. *Molecules* (Basel, Switzerland). 19: 1273.
- Rabehi A, Helal H, Zappa D, Comini E. (2024).** Advancements and Prospects of Electronic Nose in Various Applications: A Comprehensive Review. *Applied Sciences.* 14:4506.
- Razo-Belmân R., Ângeles-Lopez, Y.I., Garcia-Ortega L.F. et al. (2023).** Fungal volatile organic compounds: mechanisms involved in their sensing and dynamic communication with plants. *Front Plant Sci.* 14:1257098
- Reboux, G., Bellanger, A.-P., Dalphin, J.-C. (2011).** Contre : les composés organiques volatils d'origine fongique ont un impact sur la santé, *Revue Française d'Allergologie* 51: 350.
- Riolo, M., D'Opazo, V, Cacciola, S.O. (2025).** *Trichoderma* as a Source of Metabolites for Applications in Agriculture. In: Poveda, J., Santamaria, Ô, Martin-Garcia, J. (eds) *Fungal Metabolites for Agricultural Applications*. *Fungal Biology*. Springer, Cham
- Rowan, D. D. (2011).** Volatile Metabolites. *Metabolites*, 1: 41.
- Rowe-Pirra, W. (2019).** Le parfum de la truffe. *Pour la Science*, 495: 9b
- Schalchli H., Tortella G.R., Rubilar O., Parra L., Hmrazabal E., Quiroz A. (2016).** Fungal volatiles: an environmentally friendly tool to control pathogenic microorganisms in plants. *Crit Rev Biotechnol.* 36:144.
- Schmidt, R., Jager, V, Zühlke, D. et al. (2017).** Fungal volatile compounds induce production of the secondary metabolite Sodorifen in *Serratia plymuthica* PRI-2C. *Sci Rep* 7:862.
- Schulz-Bohm, K., Martin-Sánchez, L., and Garbeva, P. (2017).** Microbial volatiles: small molecules with an important role in intra-and inter-kingdom interactions. *Frontiers in microbiology*, 8 :2484.
- Selosse, M. A. (2017).** Jamais seul : ces microbes qui construisent les plantes, les animaux et les civilisations. Éditions Actes Sud.
- Sourabié, A. M. (2009).** Etude de la production de composés soufrés volatils par voie biotechnologique (Doctoral dissertation, AgroParisTech).
- Splivallo, R., Ottonello, S., Mello, A., and Karlovsky, P. (2011).** Truffle volatiles: from chemical ecology to aroma biosynthesis. *New Phytologist*, 189: 688.
- Sugny, D. et Sanglier, J.J. (2022).** De l'importance vitale des mycorhizes dans la lutte contre le réchauffement climatique. *Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard* 2022:57.
- Vandamme, E. (2003).** Bioflavours and fragrances via fungi and their enzymes. *Fungal Divers.* 13.
- Verscheure, Marius & Lognay, Georges & Marlier, M.. (2002).** Revue bibliographique: les méthodes chimiques d'identification et de classification des champignons. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* 6.

Walther, C., Baumann, P., Luck, K. et al (2021). Volatile emission and biosynthesis in endophytic fungi colonizing black poplar leaves. *Beilstein Journal of Organic Chemistry*. 17: 1698.

Werner, S., Polle, A. and Brinkmann, N. (2016). Belowground communication: impacts of volatile organic compounds (VOCs) from soil fungi on other soil inhabiting organisms. *Applied microbiology and biotechnology* 100: 8651.

Woo, S. L., Hermosa, R., Lorito, M., and Monte, E. (2023). *Trichoderma*: a multipurpose, plant-beneficial microorganism for eco-sustainable agriculture. *Nature Reviews Microbiology*, 21 :312.

Zhang, Z. and Li, G. (2010). A review of advances and new developments in the analysis of biological volatile organic compounds. *Microchemical Journal*. 95 : 127.

Zhao, X., Zhou, J., Tian, R., & Liu, Y (2022). Microbial volatile organic compounds: Antifungal mechanisms, applications, and challenges. *Frontiers in microbiology*, 13: 922450.

