



HAL
open science

L'amélioration des cultures dédiées à la production de biomasse lignocellulosique

Herman Höfte

► **To cite this version:**

Herman Höfte. L'amélioration des cultures dédiées à la production de biomasse lignocellulosique. Innovations Agronomiques, 2013, 26, pp.17-23. 10.17180/kyq2-qq59 . hal-01000695

HAL Id: hal-01000695

<https://hal.science/hal-01000695v1>

Submitted on 28 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

L'amélioration des cultures dédiées à la production de biomasse lignocellulosique

Höfte Herman ¹

¹ Institut Jean-Pierre Bourgin, UMR1318 INRA-AgroParisTech, Saclay Plant Sciences, INRA Centre de Versailles-Grignon, Route de St-Cyr (RD10), 78026 Versailles Cedex France

Correspondance : herman.hofte@versailles.inra.fr

Résumé

Les biocarburants représentent au sein de la CEE des 27 environ 4.5 % de la demande en carburants liquides pour le transport (Flach *et al.*, 2012). Ces biocarburants sont produits essentiellement à partir de cultures alimentaires ce qui soulève des interrogations sur le gain énergétique, la réduction des gaz à effet de serre et la compétition potentielle entre l'usage des sols pour la production d'énergie, de nourriture, de fibres et des services écologiques. Le développement de nouvelles technologies pour la conversion des parties lignocellulosiques de la plante ouvre la porte à l'adoption et le développement de nouvelles cultures spécifiquement dédiées à la production de biomasse. Les avancées fulgurantes en génomique et l'avènement de la biologie synthétique permettront l'accélération de la domestication de ces cultures. En France, le projet « Investissements d'avenir : Biomass for the future » s'appuiera sur ces outils de génomique pour la création de nouvelles variétés de miscanthus et de sorgho avec un meilleur rendement, un faible impact environnemental et une composition adaptée aux applications industrielles.

Mots-clés : Biocarburants, lignocellulose, amélioration des plantes, génomique végétale, parois cellulaires

Abstract : Improvement of dedicated lignocellulosic feedstocks

Biofuels currently correspond to around 4.5% of the total transportation fuel demand in the EEC-27 (Flach *et al.*, 2012). These biofuels are produced essentially from food crops, which raises many questions concerning the energy gains, the impact on greenhouse gas emissions and the competition between land usage for energy, food and feed, fibers and ecosystem services. The development of new technologies for the conversion of lignocellulosic parts of the plant paves the way for the adoption and improvement of novel dedicated biomass feedstocks. Recent spectacular advances in plant genomics and synthetic biology will allow a rapid domestication of such feedstocks. In France, the « Stimulus Initiative : Biomass for the future » uses genomics tools for the breeding of new varieties of miscanthus and sorghum with higher yields, a limited environmental footprint and a composition optimized for industrial uses.

Keywords : Biofuel, lignocellulose, plant breeding, plant genomics, cell walls

1. Les cultures dédiées à la production de biomasse

En France, le Grenelle de l'environnement a fixé la production de biomasse à 10 millions de tonnes équivalent pétrole (Mtpe)/an supplémentaires pour 2020. La biomasse potentiellement disponible proviendrait des forêts (6,2-10,2 Mtpe/an), des déchets organiques (5,4 Mtpe/an), des résidus agricoles (4,3 Mtpe/an) et des cultures dédiées (1-5 Mtpe/an) (ADEME, 2010). Ces dernières peuvent être produites sur des terres agricoles disponibles ou sur des terres marginales, telles que des jachères, des terres polluées etc., auquel cas elles n'entrent pas en compétition avec des cultures alimentaires. Dans ce contexte, il convient de sélectionner et d'améliorer les cultures les mieux adaptées à la production de biomasse adaptée aux besoins industriels, avec un faible besoin d'intrants et d'eau.

La disponibilité de multiples cultures permettra d'optimiser la production de biomasse dans différentes conditions pédoclimatiques. Ainsi, on développe par exemple pour des climats tempérés des espèces ligneuses (saule, peuplier) sous forme de taillis à courte rotation et des graminées C4 annuelles (ex. le sorgho) et pérennes (ex. miscanthus et switchgrass, Figure 1) et pour des zones tropicales des nouvelles variétés de canne à sucre.



Figure 1: Sorgho fibre (gauche, crédit : David Pot, CIRAD), Miscanthus x giganteus (droite, crédit : Maryse Brancourt, INRA Mons-Estrée).

Des espèces C4 fixent le CO₂ dans une molécule de 4 atomes de carbone, ce qui permet de continuer la photosynthèse après la fermeture des stomates en période de sécheresse. Ces plantes sont intrinsèquement plus efficaces dans l'utilisation de la lumière et de l'eau que les plantes C3. Par ailleurs, les cultures pérennes nécessitent très peu d'interventions, à part l'établissement de la culture et des récoltes annuelles, et permettent, grâce au rhizome, l'accumulation de carbone dans le sol et une réduction de l'érosion.

Les réserves du rhizome permettent également un démarrage rapide au printemps ce qui contribue au rendement élevé en biomasse (Dohleman et Long, 2009). Ces graminées pérennes, comme le miscanthus, remobilisent très efficacement les minéraux des parties aériennes aux racines à la fin de la saison de croissance et en conséquence nécessitent peu d'engrais si l'on récolte la biomasse au printemps (Zub et Brancourt-Hulmel, 2010). Ainsi un champ de miscanthus à l'université de Hohenheim a permis une production constante de 20 tms/ha par an sur une période de 15 ans sans aucun apport d'engrais (I. Lewandowski, comm. pers.) !

2. Des nouveaux outils au service de l'amélioration des plantes

Les plantes cultivées modernes sont le produit d'un processus de plusieurs milliers d'années de domestication. Ceci a engendré des transformations génétiques radicales, illustrées par exemple par la comparaison du maïs moderne avec son ancêtre sauvage, la téosinte (Figure 2).

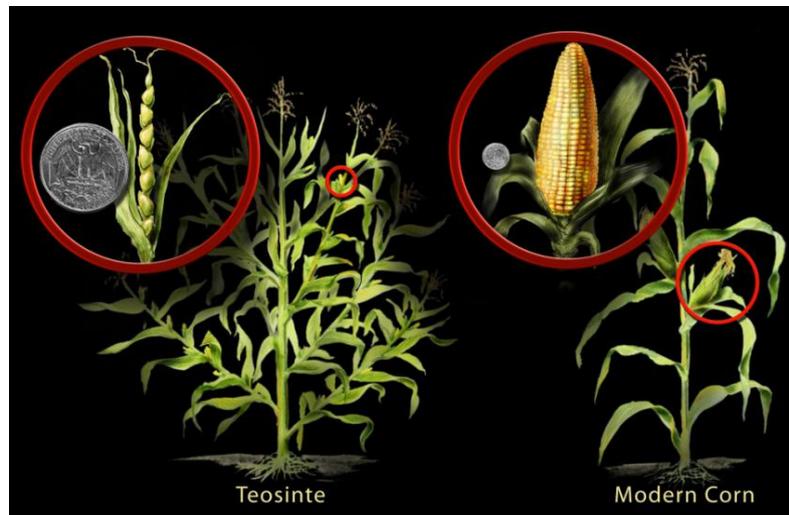


Figure 2 : Comparaison entre le maïs moderne (droite) et son ancêtre la téosinte (gauche). (Crédit : Nicolle Rager Fuller, National Science Foundation).

Une révolution est en cours dans le domaine de l'amélioration des plantes avec le progrès fulgurant au niveau des méthodologies de séquençage (Wallace *et al.*, 2013). Ainsi, les séquences génomiques de la plupart des plantes cultivées sont maintenant ou bientôt disponibles et des nouvelles méthodes de génotypage par séquençage (Genotyping By Sequencing, GBS) émergent (Wallace *et al.*, 2013 ; Paux *et al.*, 2012). La plupart des caractères phénotypiques sont contrôlés par un grand nombre de gènes. La comparaison entre des mesures phénotypiques et les génotypes de dizaines, voir de centaines de milliers de marqueurs moléculaires sur une population d'individus, permet d'établir des modèles de régression. Ces modèles devraient permettre de prédire le phénotype d'autres individus uniquement à partir de données de génotypage (Genome-enabled selection ou GS) et d'affiner et d'accélérer le processus de l'amélioration des plantes. Par ailleurs, l'avènement de la biologie synthétique et des méthodes pour la modification ciblée des génomes (Li *et al.*, 2012) avec ou sans transgénèse permettent de créer des variants génétiques absents dans des populations naturelles.

3. L'amélioration des cultures à biomasse

Afin de minimiser les surfaces agricoles, et les coûts et l'impact environnemental du transport de la biomasse, il est impératif de maximiser le rendement en biomasse. Ainsi, certains programmes visent le développement des variétés hybrides de maïs « à énergie » (« energy maize ») ou sorgho fibre. Ces variétés tardives avec des rendements élevés en biomasse sont actuellement cultivées pour la méthanisation. En ce qui concerne les graminées pérennes, comme le switchgrass ou le miscanthus, il s'agit d'espèces essentiellement sauvages avec un grand potentiel de progrès génétique. Miscanthus est actuellement commercialisé sous forme d'un seul clone de *Miscanthus x giganteus*, un hybride triploïde entre deux espèces : *M. sinensis* et *M. sacchariflorus*. Dans ce contexte, il est impératif d'élargir les bases génétiques par la création d'autres clones d'hybrides inter-espèces, le développement de variétés synthétiques multipliées par graines et à plus long terme des variétés hybrides.

Plusieurs caractères contribuent au rendement en biomasse lignocellulosique. Le temps de floraison : les géotypes tardifs permettent de prolonger la période de croissance. La résistance au froid permet une émergence plus précoce et donc une saison de croissance prolongée. L'architecture : le degré de tallage, l'épaisseur, la hauteur et la densité des tiges peuvent être optimisés pour maximiser le rendement. Dans ce contexte, la modélisation permet de simuler les rendements d'un champ en fonction de l'architecture et l'allocation du carbone à différents organes de la plante et d'identifier des paramètres clés pour la sélection variétale (Luquet *et al.*, 2006).

L'architecture des racines est plus difficile à étudier, mais devrait également contribuer à la capacité de capter de l'eau et des minéraux et à stocker du carbone dans le sol. Une meilleure résistance à la sécheresse, au sel et aux métaux lourds permettra de mieux valoriser des terres marginales autrement inutilisables pour l'agriculture. Enfin, la résistance aux ravageurs et aux pathogènes pourrait à terme devenir un enjeu important. Il est également important de maîtriser la reproduction : de limiter la production de fruits ou semences en faveur de la biomasse et d'empêcher la dissémination de ces espèces dans la nature. A cette fin, on peut soit empêcher la floraison, par exemple en utilisant des géotypes inadaptés à la photopériode, soit produire des plantes hybrides stériles.

4. L'amélioration de la composition de la biomasse

Les plantes convertissent l'énergie solaire en énergie stockée par la fixation de CO₂ en carbohydrates. Une partie est stockée sous forme de molécules de réserve : saccharose, amidon, lipides. Ces molécules sont adaptées à une conversion enzymatique rapide en énergie ou en composants structuraux en fonction des besoins de la plante. Elles sont aussi exploitées par l'homme pour l'alimentation ou comme source d'énergie et forment la base des biocarburants de première génération (1G). En revanche, la plupart du carbone fixé s'accumule dans les polysaccharides structuraux (cellulose et hémicelluloses) et lignines des parois cellulaires (la biomasse ligno-cellulosique). Ces parois ont évolué pour résister aux agressions abiotiques et biotiques et résistent à la dépolymérisation enzymatique.

Les lignines, des polymères de composants phénoliques (les monolignols), forment l'obstacle principal à la dégradation enzymatique. Elles empêchent l'accès des enzymes hydrolytiques à leurs substrats en formant une couche hydrophobe à la surface des polysaccharides. Des prétraitements thermiques et/ou chimiques sont donc nécessaires pour extraire au moins une partie des lignines avant la digestion enzymatique. Ceci est coûteux en énergie et nécessite, pour certaines méthodes, des réactifs polluants. Réduire la résistance à la dépolymérisation enzymatique en réduisant la teneur en lignines et/ou en facilitant son extraction, est donc un enjeu important pour l'amélioration de la qualité de la biomasse.

La biosynthèse des monolignols est bien connue et la sélection des variants naturels ou des mutants pour des gènes codant des enzymes de biosynthèse (Bouvier d'Yvoire *et al.*, 2013) ou de polymérisation (Berthet *et al.*, 2011) a permis la réduction des teneurs en lignine souvent associée à une augmentation importante du potentiel de saccharification avec ou sans prétraitement. Par contre, les lignines ont des fonctions importantes dans la plante, par exemple, elles imperméabilisent et renforcent les vaisseaux conducteurs et les fibres (Figure 3).

La distribution des lignines reflète la sélection pour la performance mécanique des organes au cours de l'évolution et la marge de manœuvre pour la réduction des teneurs en lignine peut s'avérer limitée. Ceci est illustré par le xylème collapsé et des problèmes de transport d'eau dans des mutants avec une forte réduction en lignine (Vanholme *et al.*, 2012).

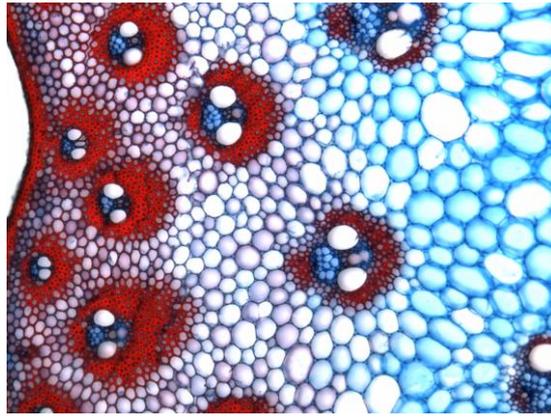


Figure 3 : Coupe à travers un entrenœud de sorgho fibre, coloration FASGA (rouge : lignines, bleu : polysaccharides) montrant le profil d'accumulation des lignines (Crédit : Sylvie Jaffuel, CIRAD).

Néanmoins des études récentes suggèrent que des approches en biologie synthétique peuvent apporter une réponse en réduisant la lignification dans les tiges tout en préservant l'intégrité du système vasculaire. En effet, l'expression d'un gène de biosynthèse des monolignols (le C4H) spécifiquement dans le système vasculaire d'un mutant défectueux pour ce gène a permis de restaurer le défaut dans le xylème sans perdre l'effet positif sur l'efficacité de la saccharification (Yang *et al.*, 2012). Dans la même étude, les auteurs ont réussi à augmenter l'accumulation des polysaccharides dans les fibres en l'absence de lignine en créant une boucle de rétroaction positive contrôlant le dépôt de la paroi secondaire. Le résultat est que la plante accumule des quantités importantes de cellulose et d'hémicellulose facilement accessibles aux enzymes hydrolytiques (Figure 4).

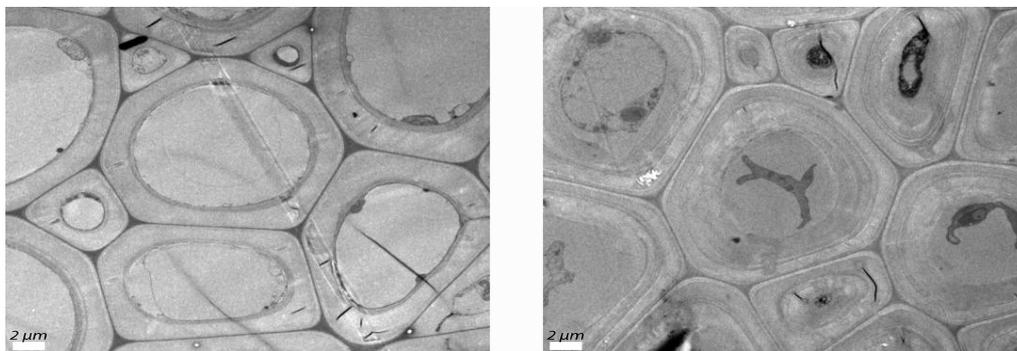


Figure 4 : Augmentation de l'épaisseur des parois dans des fibres d'Arabidopsis. Des images de microscopie électronique des cellules de fibre dans des hampes florales d'Arabidopsis du type sauvage (gauche), et une lignée surexprimant des gènes impliqués dans la synthèse de la paroi secondaire grâce à l'introduction d'une boucle de rétroaction positive synthétique (droite) (Crédit : Dominique Loqué, JBEI, Berkeley)

D'autres stratégies visent la modification des hémicelluloses, en particulier les arabinoxyanes. En effet, chez les graminées, les lignines sont liées de façon covalente aux arabinoxyanes par l'intermédiaire d'acides féruliques et/ou coumariques (Buanafina *et al.*, 2008 ; Scheller et Ulvskov, 2010). La modification du taux de féruloylation des arabinoxyanes peut avoir un impact sur l'extractabilité des lignines. Par ailleurs, le taux de substitution (arabinosylation et acétylation) des arabinoxyanes influencent la force de leur interaction non-covalente avec la cellulose (Scheller et Ulvskov, 2010). La modification de ce taux pourrait également avoir un impact sur l'extractabilité de la lignine. Finalement, une stratégie originale, récemment explorée consiste à la création des lignines à « fermeture éclair»

(« zipper-lignin ») par l'introduction des liaisons facilement hydrolysables dans le polymère (Vanholme *et al.*, 2012).

La plupart de ces études ont été explorées sur des espèces modèles comme *Arabidopsis* ou *Brachypodium*. Il sera maintenant important d'évaluer, chez des espèces cultivées, l'impact de ce type de modifications sur les propriétés « technologiques » de la biomasse sans perdre de vue la robustesse et la performance agronomique de ces cultures dans des environnements variés.

Le projet « **Investissements d'avenir (IA) : Biomass for the future (BFF)** » vise ainsi le développement de filières locales et durables de valorisation de biomasse lignocellulosique et la création de nouvelles variétés de miscanthus et de sorgho (Figure 1) avec un meilleur rendement, un faible impact environnemental et une composition adaptée aux applications industrielles. Le projet sur une durée de 8 ans (2012-2019), regroupe 22 partenaires : 9 publics, 11 privés et 2 collectivités territoriales, avec un budget de 28 M€ dont 10 M€ de subvention d'IA. BFF agira en amont sur la création variétale, le développement des méthodes de culture, en particulier sur des terres marginales, et l'amélioration de la logistique, et en aval sur le développement de nouvelles utilisations industrielles tel que la combustion, la méthanisation, des matériaux de construction et des composites. Les choix stratégiques prendront en compte l'analyse de cycle de vie des différentes filières. Pour la création variétale, BFF s'appuie sur la génomique comparative en utilisant le maïs comme plante modèle, la modélisation écophysiological et agronomique et le phénotypage chimique et anatomique. Les collectivités territoriales jouent un rôle moteur dans la mise en réseau des parties prenantes de ces nouvelles filières.

Remerciements :

Le travail de l'auteur est financé en partie par le projet « investissements d'avenir » « Biomass for the future ». Maryse Brancourt, David Pot, Nicole Rager Fuller, Sylvie Jaffuel, et Dominique Loqué sont remerciés pour avoir rendu disponible des photos.

Références bibliographiques :

ADEME, 2010. Feuille de route biocarburants : avancées.

Bouvier d'Yvoire M., Bouchabke-Coussa O., Voorend W., Antelme S., Cezard L., Legée F., Lebris P., Legay S., Whitehead C., McQueen-Mason S.J., *et al.*, 2013. Disrupting the cinnamyl alcohol dehydrogenase 1 gene (BdCAD1) leads to altered lignification and improved saccharification in *Brachypodium distachyon*. *The Plant journal : for cell and molecular biology* 73, 496-508.

Berthet S., Demont-Caulet N., Pollet B., Bidzinski P., Cezard L., Le Bris P., Borrega N., Herve J., Blondet E., Balzergue S., *et al.*, 2011. Disruption of LACCASE4 and 17 Results in Tissue-Specific Alterations to Lignification of *Arabidopsis thaliana* Stems. *Plant Cell* 23, 1124-1137

Buanafina M.M., Langdon T., Hauck B., Dalton S., Morris P., 2008. Expression of a fungal ferulic acid esterase increases cell wall digestibility of tall fescue (*Festuca arundinacea*). *Plant Biotechnol J* 6, 264-280.

Dohleman F.G., Long, S.P., 2009. More productive than maize in the Midwest: How does *Miscanthus* do it ? *Plant Physiol* 150, 2104-2115.

Flach B., Bendz K., Lieberz S., 2012. EU Biofuels Annual 2012. In EU-27 Biofuels Annual, G.R. USDA Foreign Agricultural Service, ed

Li T., Liu B., Spalding M.H., Weeks D.P., Yang B., 2012. High-efficiency TALEN-based gene editing produces disease-resistant rice. *Nature biotechnology* 30, 390-392.

Luquet D., Dingkuhn M., Kim H., Tambour L., Clement-Vidal A., 2006. EcoMeristem, a model of morphogenesis and competition among sinks in rice. 1. Concept, validation and sensitivity analysis. *Functional Plant Biology* 33, 309-323.

Paux E., Sourdille P., Mackay I., Feuillet C., 2012. Sequence-based marker development in wheat: advances and applications to breeding. *Biotechnol Adv* 30, 1071-1088.

Scheller H.V., Ulvskov P., 2010. Hemicelluloses. *Annu Rev Plant Biol* 61, 263-289.

Vanholme R., Morreel K., Darrah C., Oyarce P., Grabber J.H., Ralph J., Boerjan W., 2012. Metabolic engineering of novel lignin in biomass crops. *New Phytol.* 4, 978-1000.

Wallace J.G., Larsson S.J., Buckler E.S., 2013. Entering the second century of maize quantitative genetics. *Heredity (Edinb)*. doi 10.1038/hdy.2013.6

Yang F., Mitra P., Zhang L., Prak L., Verhertbruggen Y., Kim J.S., Sun L., Zheng K., Tang K., Auer M., *et al.*, 2012. Engineering secondary cell wall deposition in plants. *Plant biotechnol J.* 3, 325-335.

Zub H.W., Brancourt-Hulmel M., 2010. Agronomic and physiological performances of different species of *Miscanthus*, a major energy crop. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 201-214.