

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE

MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE



UNIVERSITE KASDI MERBAH OUARGLA  
FACULTE DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE  
DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES



# THÈSE

N° d'enregistrement :  
...../...../.....

Pour l'obtention du diplôme de Doctorat ès sciences en sciences biologiques

Spécialité : Eco-pédologie et environnement

---

## Etude des cyanobactéries des croûtes biologiques des sols dans les écosystèmes arides, cas du Sahara d'Algérie

---

Présentée et soutenue publiquement le : 15/02/2022

Par :

**M. MEHDA Smail**

Devant le jury composé de :

CHELOUFI Hamid	Professeur	Université d'Ouargla	Président
HAMDI-AÏSSA Baelhadj	Professeur	Université d'Ouargla	Directeur de thèse
Pilar Mateo Ortega	Professeur	Université Autonome de Madrid	Co-directrice de thèse
KARABI Mokhtar	MCA	Université d'Ouargla	Rapporteur
BOURAS Noureddine	Professeur	Université de Ghardaïa	Rapporteur
BENSLAMA Mohamed	Professeur	Université de Annaba	Rapporteur
OUSTANI Mabrouka	MCB	Université d'Ouargla	Invitée

Année universitaire : 2021-2022

*Je dédie cette thèse à*  
*mes parents*  
*mes frères et sœurs*  
*ma femme et mes enfants*

## Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier dieu de m'avoir donné la force d'aller jusqu'au bout de ce travail et de m'avoir entouré des personnes qui m'ont aidé tout le long de mon parcours scientifique.

Cette thèse s'inscrit dans une dynamique de recherche dans le domaine de l'écologie microbienne et aborde particulièrement des thèmes issus de la microbiologie des sols désertiques. Ce travail a été réalisé grâce à l'octroi d'une bourse longue durée à L'Espagne sous le Programme National Exceptionnel (P.N.E) de mon pays l'Etat Algérien. C'est pourquoi je tiens à remercier infiniment le ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique pour cette opportunité.

J'exprime ma profonde gratitude et mes sincères remerciements à mon directeur de thèse HAMDI-AÏSSA Baelhadj, Professeur à l'Université Kasdi Merbah Ourgala, qui m'a accordé sa confiance. Sa contribution hautement distinguée dans la réalisation de ce travail me restera à l'esprit. Son sens d'appréciation scientifique, sa rigueur pour le travail bien fait, ses suggestions pertinentes dans la recherche et surtout sa disponibilité, ont permis, à maintes reprises, de clarifier mes pensées. Je ne le remercierai jamais assez pour ses différentes orientations. Merci Baelhadj pour avoir proposé et dirigé ce travail et avoir su m'apporter l'encadrement et le soutien nécessaires à sa réalisation.

Ma reconnaissance et mes vives remerciements vont également à ma co-directrice de thèse, OUSTANI Mabrouka "Zina" maître de conférences à l'Université Kasdi Merbah Ouargla, d'avoir cru en moi tout au long de ces années, de l'Ingéniorat à la Thèse de doctorat. Je la remercie également pour l'attention qu'elle m'a accordé, pour sa disponibilité, ses conseils précieux et fructueux qu'elle n'a cessé de me prodiguer, pour avoir relu et corrigé avec attention les différents chapitres de la Thèse, ainsi que ; pour les moyens qu'elle a déployé pour la bonne réalisation de ce travail. Zina, je ne vous remercierai jamais assez. J'ai beaucoup aimé travailler avec vous durant ces années, aussi bien pour vos qualités scientifiques qu'humaines.

J'exprime mes chaleureux remerciements à Pilar Mateo, Professeur à l'Université autonome de Madrid (Espagne), qui m'a accueilli dans son laboratoire et qui grâce à elle mon rêve de finir ce projet a été réalisé, qui a consacré une part considérable de son temps précieux pour ma formation durant mon séjour en Espagne. Je la remercie également pour son aide scientifique tant en conseils qu'à l'orientation des essais. Merci Pili de m'avoir autorisé à mener mon travail expérimental au sein de votre laboratoire avec la plus grande liberté d'actions et de pensées.

Je tiens également à remercier Ángeles Muñoz-Martín Professeur à l'Université autonome de Madrid (Espagne), pour l'aide qu'elle m'a accordé et le bon travail que nous avons effectué ensemble. Merci Nines, grâce à qui cette thèse s'est déroulée dans les meilleures conditions. Par la même occasion je remercie Elvira Perona Professeur à l'Université autonome de Madrid (Espagne), pour son aide et ses conseils précieux tout au long de ce travail.

Un grand merci à mes collègues au laboratoire à Madrid: Tamayo, Irene, Pedro, Alicia, Sergio, et Osvaldo qui m'ont apporté la chaleur d'une deuxième famille et qui ont compensé l'absence de ma famille en Espagne.

Je tiens à remercier aussi Burkhard Büdel Professeur à Université de Kaiserslautern (Allemagne), de m'avoir accueilli aussi dans son laboratoire "Ecologie végétale et systématique" ainsi que pour toutes les discussions fructueuses et de m'avoir transmis une petite partie de son grand savoir. Merci Burkhard, pour temps que vous m'avez accordé et pour votre gentillesse. Je remercie profondément tous les membres de son laboratoire surtout Patrick Jung, Dina Emrich, et Michael Schermer pour leur soutien, leur aide et leur amitié.

Mes vifs remerciements à, Mr CHELOUFI Hamid Professeur à l'Université de Ouargla de m'avoir fait l'honneur de présider le jury de thèse, ainsi que Mrs, BOURAS Noureddine Professeur à l'Université de Ghardaïa, BENSLAMA Mohamed Professeur à l'Université de Annaba, KARABI Mokhtar maître de conférences à l'Université de Ouargla pour avoir accepté de porter un jugement à ce travail. C'est avec sincérité que j'exprime ma gratitude et mon profond respect.

Je profite aussi pour cette occasion pour remercier les responsables au niveau de laboratoires du département des sciences agronomique (Université Ouargla), laboratoire de Biogéochimie en Milieux Désertiques (Université Ouargla), laboratoire de la faculté sciences de la nature et de la vie (Université El-Oued), au sein des quels j'ai réalisé une partie de mon travail expérimental. Un grand merci pour les responsables, le personnel et les membres de ces laboratoires pour leur amitié et leur générosité.

J'adresse aussi mes plus vifs remerciements à tous les membres de ma famille qui m'ont toujours soutenu, encouragé et donné le goût d'avancer. Je remercie mes parents qui n'ont ménagé aucun effort pour ma réussite scolaire. Je remercie chaleureusement mes frère et sœurs, pour leur soutien sans faille. Un grand merci, tout particulièrement à ma femme, pour son amour et son soutien sans limite.

Enfin, je tiens à remercier tous les amis et les collègues qui m'ont aidé et encouragé pour réaliser cette thèse.

## Résumé

Les zones hyperarides chaudes sont caractérisées par des conditions environnementales extrêmes qui limitent la vie des microorganismes telluriques. Dans ces zones, les cyanobactéries autant que producteurs primaires constituent des acteurs clés dans la colonisation des sols nus, en formant des assemblages avec d'autres micro-organismes dans les premiers millimètres du sol, établissant ce qu'on appelle les croûtes biologiques du sol (biocroûtes). Ces dernières recouvrent la plupart des surfaces des sols, et jouent un rôle très important dans le fonctionnement des écosystèmes dans les régions arides. Toutefois, malgré leur importance éco-pédologique, peu d'études ont été réalisées sur les cyanobactéries habitants les croûtes du sol dans ces régions, notamment dans les régions hyperarides chaudes, tel est le cas des régions sahariennes. Dans ce cadre, l'objectif de ce travail consiste à caractériser la composition et la diversité des communautés cyanobactériennes dans les croûtes biologiques du Sahara de l'Algérie. Pour ce faire, une approche expérimentale basée sur la combinaison d'une analyse morphologique et phylogénétique (utilisant des séquences du gène de l'ARNr 16S) et métagénomique, nous a permis de caractériser les cyanobactéries colonisant ces croûtes au niveau de deux sites présentant deux microenvironnements différents dans la région d'Oued Souf située au Sud-Est de l'Algérie. L'un des sites correspond à une Sebkhah "chott" caractérisée par un sol très salé et l'autre correspond à une extension de sol sablonneux peu salé. Les résultats obtenus ont révélé une différence de diversité cyanobactérienne entre les deux sites, avec une nette dominance de cyanobactéries non hétérocystes (notamment le *Microcoleus* spp.) dans le site peu salé, alors que, des cyanobactéries hétérocystes (*Scytonema hyalinum*, *Tolypothrix distorta*, *Trichormus* et *Calothrix* sp.) ont dominé le site très salé. Par ailleurs, les résultats obtenus ont révélé également la présence des formes de cyanobactéries unicellulaires (cf. *Acaryochloris* sp. et *Chroococcidiopsis* spp.) au niveau du site très salé (Chott Kralla). Globalement, les principales cyanobactéries isolées des croûtes biologiques des deux sites d'étude à savoir *Microcoleus steenstrupii*, *Microcoleus vaginatus*, *Pseudophormidium* sp., *Scytonema hyalinum*, *Tolypothrix distorta*, *Trichormus*, *Calothrix* sp. *Microcoleus paludosus*, *Nodosilinea* sp., *Trichocoleus sociatus* et *Nostoc commune* sont largement distribuées dans d'autres zones géographiques du monde sous des conditions moins sévères. Par ailleurs, les bio-essais thermophysiological menées dans le but d'évaluer le pouvoir adaptatif des cyanobactéries isolées de nos échantillons aux conditions extrêmes du milieu hyperaride chaud (Résistance à la température et à la dessiccation) ont montré que certaines cyanobactéries peuvent être considérées comme des microorganismes résistants, étant capables de vivre dans un large éventail de conditions extrêmes, alors que d'autres sont résilientes. Cette étude relative à la composition et à la diversité des cyanobactéries colonisant les croûtes biologiques au Sahara de l'Algérie a permis de mettre en évidence une communauté abondante et diversifiée adaptée aux conditions extrêmes et incluant des candidats prometteurs qui peuvent être utilisés comme agents de restauration des sols dégradés dans les régions Sahariennes.

**Mots-clés :** Croûte biologique du sol, Cyanobactéries, Diversité phylogénétique, Séquençage Illumina, Oued Souf, Désert du Sahara Algérien.

## Abstract

Hot hyper-arid zones are characterized by extreme environmental conditions that limit the life of soil microorganisms. In these areas, cyanobacteria as much as primary producers are key players in the colonization of bare soils, forming assemblages with other microorganisms in the first millimeters of the soil, establishing the biological soil crusts (biocrust). The latter covers most soil surfaces, and plays a very important role in the functioning of ecosystems and in the restoration of degraded soils in arid regions. However, despite their eco-pedological importance, few studies have been carried out on cyanobacteria inhabiting soil crusts in these regions, especially in hot hyper-arid regions such as the Saharan regions. In this context, the objective of this work is to characterize the composition and diversity of cyanobacterial communities in the biological soil crusts of the Algerian Sahara. In this regard, an experimental approach based on the combination of morphological and phylogenetic analysis (based on the sequences of the 16S rRNA gene) and metagenomics allowed us to characterize the cyanobacteria colonizing these crusts into two sites presenting two different microenvironments in the region of Oued Souf (South-East of Algeria). One corresponds to a Sebkhah "chott", characterized by a very salty soil; and the other corresponds to an extension of sandy, slightly saline soil. The results obtained revealed a difference in the composition and cyanobacterial diversity between the two sites, with a clear dominance of non-heterocyst cyanobacteria (especially *Microcoleus* spp.) in the less saline site. On the other hand, heterocysted cyanobacteria (*Scytonema hyalinum*, *Tolypothrix distorta*, *Trichormus* and *Calothrix* sp.) dominated the more saline site. Furthermore, the results obtained also revealed the presence of unicellular cyanobacteria (cf. *Acaryochloris* sp. and *Chroococciopsis* spp.) at the very salty site (Chott Kralla). Overall, the main cyanobacteria detected in our study sites, namely *Microcoleus steenstrupii*, *Microcoleus vaginatus*, *Pseudophormidium* sp., *Scytonema hyalinum*, *Tolypothrix distorta*, *Trichormus*, *Calothrix* sp., *Microcoleus paludosus*, *Nodosilinea* sp., *Trichocoleus sociatus* and *Nostoc commune* are widely distributed in other geographical areas in the world under less severe conditions. In addition, the thermophysiological bio-tests carried out by this study (resistance to temperature and to desiccation) with the aim of evaluating the adaptive capacity of the cyanobacteria isolated from our samples to the extreme conditions of the arid environment have shown that certain cyanobacteria can be considered resistant microorganisms, being able to live under a wide range of conditions, while others are resilient. This study on the composition and diversity of cyanobacteria inhabiting biological crusts in the Sahara of Algeria has made it possible to highlight an abundant and diverse community adapted to extreme conditions including promising candidates that can be used as restorative agents for degrading soils in the Saharan regions.

**Keywords:** Biological soil crust, Cyanobacteria, Phylogenetic diversity, Illumina sequencing, Oued Souf, Algerian Sahara Desert.

## ملخص

تتميز المناطق الحارة شديدة الجفاف بظروف قاسية تحد من حياة الكائنات الدقيقة. في هذا الإطار، تُعد البكتيريا الخضراء المُزرقة، كباقي المنتجين الأوليين، أحد المستوطنين الرئيسيين للتربة في هذه المناطق الجافة، أين تُشكل في المليمترات الأولى من التربة تجمعات مع بعض الكائنات الدقيقة الأخرى مكونة ما يسمى القشور البيولوجية. هذه الأخيرة تُغطي معظم أسطح التربة، وتلعب دورًا مهمًا للغاية في عمل الأنظمة البيئية وفي إعادة تأهيل التربة المتدهورة. على الرغم من دورها البيئي الأساسي في المناطق الجافة، فقد تم إجراء عدد قليل فقط من الدراسات حولها وخاصة في هذه المناطق الحارة. في هذا السياق، يتناول هذا البحث دراسة تكوين وتنوع مجتمعات البكتيريا الخضراء المُزرقة المستوطنة للقشور البيولوجية للتربة في المناطق الصحراوية. وللقيام بذلك، تم الاعتماد على منهجية تجريبية تُزاج بين التحليل الجيني الوراثي (بناءً على تسلسل جين ARNr 16S) والتحليل الميتاجينومي، حيث سمحت لنا هذه المنهجية بدراسة تكوين وتنوع البكتيريا الخضراء المُزرقة التي تستعمر هذه القشور في موقعين يمثلان بيئتين مختلفتين في منطقة وادي سوف (جنوب شرق الجزائر). أحدهما يمثل سبخة (شط) والذي يتميز بتربة شديدة الملوحة والموقع الآخر يمثل إمتداد لتربة رملية قليلة الملوحة. أظهرت النتائج التي تم الحصول عليها اختلافًا في تركيب وتنوع البكتيريا الخضراء المُزرقة بين الموقعين، مع هيمنة واضحة للبكتيريا الغير مثبة للأزوت (خاصة *Microcoleus spp.*) في الموقع القليل الملوحة (الطالب العربي)، بينما سادت البكتيريا الخضراء المُزرقة المثبة للاكسجين (*Scytonema hyalinum, Trichormus, Calothrix sp., Tolypothrix distorta*) في الموقع المالح جدا (شط كرولا). علاوة على ذلك، أظهرت النتائج أيضًا وجود أشكال من البكتيريا الخضراء المُزرقة أحادية الخلية (*Acaryochloris cf sp., Chroococciopsis spp.*) في الموقع شديد الملوحة. بشكل عام، أهم أنواع البكتيريا التي تم اكتشافها في موقعي دراستنا هي: *Microcoleus steenstrupii, Microcoleus vaginatus, Pseudophormidium sp., Scytonema hyalinum, Tolypothrix distorta, Trichormus, Calothrix sp., Microcoleus paludosus, Nodosilinea sp., Trichocoleus sociatus, Nostoc*. تتوزع هذه الأنواع أيضا على نطاق واسع في مناطق جغرافية أخرى حول العالم في ظل ظروف أقل قسوة. من جهة أخرى، فإن الإختبارات الفيزيولوجية التي تم إجرائها في هذه الدراسة (مقاومة البكتيريا لدرجة الحرارة والجفاف)، بهدف تقييم القدرة التكيفية للبكتيريا الخضراء المُزرقة المعزولة من عيناتنا على الظروف القاسية للبيئة القاحلة، أظهرت أن بعض هذه السلالات يمكن إعتبارها كائنات مُقاومة كما أنها قادرة على العيش في ظل ظروف مختلفة، في حين أن بعض السلالات الأخرى تتمتع بالصمود (القدرة على إستعادة الحياة بعد الجفاف). سمحت هذه الدراسة التي تمحورت حول دراسة تكوين وتنوع البكتيريا الخضراء المُزرقة التي تستوطن القشور البيولوجية في صحراء الجزائر إلى تسليط الضوء على مجتمع وفير، متنوع ومتكيف مع الظروف القاسية كما يمكن إعتبار بعض أنواع هذه البكتيريا كأصناف واعدة مرشحة للإستخدام في مجال إصلاح وإعادة تأهيل التربة المتدهورة في المناطق الصحراوية.

**الكلمات المفتاحية:** القشور بيولوجية للتربة، البكتيريا الخضراء المُزرقة، التنوع الوراثي، تسلسل الألومينا، وادي سوف، الصحراء الجزائرية.

## Liste des abréviations

**ADN** : Acide désoxyribonucléique  
**AFNOR** : Association Française de Normalisation  
**ANDI** : Agence National de Développement et de l'Investissement.  
**ANRH** : Agence Nationale des Ressources Hydriques  
**ARNr 16S** : Acide ribonucléique 16S  
**BG11** : Milieu de culture BG11 avec azote  
**BG11<sub>0</sub>** : Milieu de culture BG11 sans azote  
**BSA** : Sérum d'albumine bovine  
**BSC** : Croûte biologique du sol  
**C/N** : Rapport carbone/azote  
**CRAAQ** : Centre de Référence en Agriculture et Agroalimentaire du Québec  
**DHW** : Direction d'Hydraulique de la Wilaya  
**E. coli** : *Escherichia coli*  
**EPS** : Exopolysaccharides  
**ERO** : Espèces réactives de l'oxygène  
**ETP** : Evapotranspiration potentielle  
**Kb** : Kilobase  
**LB** : Milieu de culture Luria-Bertani  
**LSB** : Less saline biocrusts  
**MEC** : Matrice extracellulaire  
**MEGA** : Molecular Evolutionary Genetics Analysis  
**NCBI** : National Center for Biotechnology Information  
**NGS** : Next generation sequencing  
**NJ** : Neighbor-joining  
**ONM** : Office National Météorologique  
**ONRGM** : Office national de recherche géologique et minière Ouargla.  
**OTU** : Unité Taxonomique Opérationnelle  
**pb** : Paire de bases  
**PCR** : Amplification en chaîne par polymérase.  
**PSI** : Photosystème I  
**PSII** : Photosystème II  
**SBC** : Saline biocrusts  
**UNESCO** : Organisation des Nations Unies pour l'éducation, la science et la culture  
**UV** : Rayonnements ultraviolets  
**X-Gal** : 5-bromo-4-chloro-3-indoyl- $\beta$ -D-galactopyranosidase



## Liste des figures

N°	Figure	Page
01	Schéma fonctionnel d'une croûte biologique de sol avec des colonisateurs typiques.	12
02	Répartition des croûtes biologiques du sol dans le monde.	15
03	Les différents types de croûtes biologiques du sol.	18
04	Schéma de différents types de croûtes biologiques du sol.	19
05	Schéma de différents types de croûtes biologiques associées aux roches.	20
06	Schéma d'une croûte biologique du sol dominée par <i>Microcoleus</i> , gaines gélatineuses collant les particules du sol entre elles.	27
07	Schéma d'une croûte de sol dominée par les lichens.	29
08	Coupe d'une cellule végétative de cyanobactéries.	38
09	Vue au microscope optique des hétérocystes et des akinètes.	42
10	Genres reconnus dans le manuel de bactériologie systématique de Bergey dans chacune des cinq sous-sections de cyanobactéries.	50
11	Représentation schématique de l'opéron d'ARN ribosomique.	58
12	Localisation géographique de la région d'étude.	62
13	Coupe hydrogéologique transversale du complexe terminal et continental intercalaire.	64
14	Diagramme Ombrothermique de Bagnouls et Gausson pour la région d'étude (2009-2018).	70
15	Etage bioclimatique de la région d'étude selon le Climagramme d'Emberger (2009- 2018).	71
16	Méthodologie du travail.	74
17	Localisation de la zone d'étude et des sites d'échantillonnage.	75
18	Microphotographies des biocroûtes de deux sites de l'étude.	94
19	Microphotographies de souches de cyanobactéries non hétérocystes isolées à partir de deux biocroûtes étudiées.	100
20	Microphotographies de souches cyanobactériennes hétérocystes isolées à partir de deux biocroûtes étudiées.	101
21	(a) Arbre phylogénétique obtenu par la méthode de neighbor-joining basée sur l'analyse du gène de l'ARNr 16S, montrant la position des séquences des souches isolées obtenues dans la présente étude (en gras). (b) des cyanobactéries hétérocystes expansées.	105
22	Courbes de raréfaction pour l'évaluation de la diversité cyanobactérienne.	107
23	(a) Arbre phylogénétique obtenu par la méthode de neighbor-joining basée sur l'analyse du gène de l'ARNr 16S, montrant la position des séquences des souches isolées obtenues dans la présente étude (en gras) et les unités taxonomiques opérationnelles (OTUs) déterminée par l'analyse métagénomique(en rouge). (b) des cyanobactéries hétérocystes expansées.	111
24	Composition de la communauté cyanobactérienne dans les biocroûtes de deux sites de l'étude.	112
25	Survie des souches de cyanobactéries isolées à la température (35 et 40°C) et leur réponse ultérieure à la dessiccation après hydratation des cultures des cellules desséchées.	115

## Liste des tableaux

N°	Tableau	Page
01	Classification suggérée des différents types des croûtes biologique du sol.	18
02	Les différents types de croûtes biologiques associées aux roches.	21
03	Taxonomie des cyanobactéries selon la nomenclature botanique.	47
04	Clé diagnostique des sous-sections des cyanobactéries, selon le manuel de bactériologie systématique de Bergey.	49
05	Températures mensuelles moyennes, maxima et minima dans la région d'étude durant l'année 2018 et pendant les dix dernières années (2009 à 2018).	66
06	Précipitations enregistrées à la région d'étude durant l'année 2018 et pendant les dix dernières années (2009 à 2018).	67
07	Valeurs de vitesse moyenne mensuelle du vent enregistrées dans la région d'étude durant l'année 2018 et pendant les dix dernières années (2009 à 2018).	68
08	Moyennes mensuelles de l'humidité relative de l'air dans la région d'étude durant l'année 2018 et pendant les dix dernières années (2009 à 2018).	68
09	Caractéristiques physicochimiques du sol de deux sites échantillonnage des biocroûtes.	92
10	Caractéristiques morphologiques des cellules cyanobactériennes des souches isolées à partir des biocroûtes de deux sites.	96
11	Synthèse de la résistance des souches de cyanobactéries isolées à la température (35 et 40 °C) et leur résilience après la dessiccation.	116

## Liste des photos

N°	Photo	Page
01	Site de Chott Kralla "SBC".	76
02	Site de Taleb Larbi "LSB".	77
03	Survie des souches isolées à la température de 35 °C pendant 25 jours.	113
04	Survie des souches isolées à la température de 40 °C pendant 25 jours.	114

## Table des matières

REMERCIEMENTS

RESUME

ABSTARCT

ملخص

INTRODUCTION GENERALE ..... 3

### **PARTIE I : SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE**

#### **CHAPITRE I : LES CROUTES BIOLOGIQUES DU SOL**

1. DEFINITION DES CROUTES BIOLOGIQUES DU SOL.....	11
2. PROCESSUS DE FORMATION DES CROUTES BIOLOGIQUES.....	13
3. REPARTITION DES CROUTES BIOLOGIQUES.....	13
4. CLASSIFICATION DES CROUTES BIOLOGIQUES DU SOL.....	15
4.1. CROUTES BIOLOGIQUES ASSOCIEES AU SOL (BIOCRUSTS).....	15
4.1.1. <i>Les croûtes lisses</i> .....	16
4.1.2. <i>Les croûtes rugueuses</i> .....	16
4.1.3. <i>Les croûtes à sommet</i> .....	16
4.1.4. <i>Les croûtes onduleuses</i> .....	17
4.2. CROUTES BIOLOGIQUES ASSOCIEES AUX ROCHES.....	20
4.2.1. <i>Croûtes épilithiques</i> .....	21
4.2.2. <i>Croûtes hypolithiques</i> .....	21
4.2.3. <i>Les croûtes endolithiques</i> .....	22
5. ROLES DES CROUTES BIOLOGIQUE DU SOL.....	23
5.1. PIEGEAGE DE LA POUSSIERE.....	23
5.2. PEDOGENESE.....	23
5.3. STRUCTURE PHYSIQUE DU SOL.....	23
5.4. STABILISATION DES SOLS CONTRE L'EROSION.....	23
5.5. RELATIONS SOL-EAU.....	24
5.6. FIXATION DU CARBONE.....	24
5.7. FIXATION DE L'AZOTE.....	24
5.8. ALBEDO (POUVOIR REFLECHISSANT).....	25
5.9. EFFETS SUR L'ETABLISSEMENT DES PLANTES VASCULAIRES.....	25
6. MICRO-ORGANISMES COMPOSANTS LES CROUTES BIOLOGIQUES DU SOL.....	26
6.1. LES PHOTOTROPHES OXYGENIQUES.....	26
6.1.1. <i>Les cyanobactéries</i> .....	26
6.1.2. <i>Les algues vertes</i> .....	27
6.1.3. <i>Les microlichens</i> .....	28
6.2. LES ORGANISMES HETEROTROPHES.....	29
6.2.1. <i>Les bactéries</i> .....	29
6.2.2. <i>Les microchampignons</i> .....	30

6.2.3. <i>Les Bryophytes</i> .....	30
6.2.4. <i>Les protistes hétérotrophes et animaux invertébrés</i> .....	31
7. FACTEURS INFLUENÇANT LA DISTRIBUTION ET LA COMPOSITION DES BIOCRUTES .....	31
7.1. TEXTURE DU SOL .....	31
7.2. COMPOSITION CHIMIQUE DU SOL .....	31
7.3. TEMPERATURE.....	31
7.4. PRECIPITATIONS.....	32
7.5. ALTITUDE .....	32
7.6. STABILITE DE LA SURFACE .....	32
7.7. STRUCTURE DE LA COMMUNAUTE DES PLANTES VASCULAIRES.....	33
7.8. PERTURBATION DE LA SURFACE .....	33
8. CONSEQUENCES ECOLOGIQUES DE LA PERTURBATION DE CROUTES BIOLOGIQUE DU SOL .....	33

## CHAPITRE II : LES CYANOBACTERIES

1. GENERALITES (DEFINITION ET HISTORIQUE).....	35
2. CARACTERISTIQUES GENERALES DES CYANOBACTERIES.....	36
3. MORPHOLOGIE ET ORGANISATION CELLULAIRE .....	37
3.1. CELLULES VEGETATIVES .....	38
3.2. CELLULES SPECIALISEES .....	40
3.2.1. <i>Hormogonie</i> .....	40
3.2.2. <i>Hétérocystes</i> .....	41
3.2.3. <i>Akinetes</i> .....	41
3.2.4. <i>Poils terminaux</i> .....	43
3.2.5. <i>Cellules nécrédies</i> .....	43
4. CROISSANCE ET DIVISION CELLULAIRE .....	43
5. CLASSIFICATION DES CYANOBACTERIES.....	44
5.1. CLASSIFICATION BOTANIQUE.....	45
5.2. CLASSIFICATION BACTERIOLOGIQUE .....	48
6. DISTRIBUTION ECOLOGIQUE .....	50
7. ADAPTATION DE CYANOBACTERIES AUX CONDITIONS EXTREMES .....	51
7.1. ADAPATION A LA TEMPERATURE .....	51
7.2. ADAPATION A LA SALINITE.....	51
7.3. ADAPATION A LA DESSICATION .....	52
7.4. ADAPATION A L'INTENSITE DE RAYONNEMENT SOLAIRE .....	52
7.5. ADAPATION A L'ACIDITE .....	52
8. METABOLISME DES CYANOBACTERIES.....	53
9. ROLES DES CYANOBACTERIES DANS LE SOL ET AU SEIN DES CROUTES BIOLOGIQUES .....	55
10. TECHNIQUES MOLECULAIRES POUR L'ETUDE DES CYANOBACTERIES .....	56

## **PARTIE II : MATERIEL ET METHODES**

### CHAPITRE I : PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE

1. ZONE D'ETUDE .....	61
2. FACTEURS ABIOTIQUES.....	61

2.1. SITUATION GEOGRAPHIQUES .....	61
2.2. GEOMORPHOLOGIE .....	62
2.3. TOPOGRAPHIE.....	63
2.4. GEOLOGIE ET LITHOLOGIE.....	63
2.5. HYDROGEOLOGIE.....	63
2.5.1. <i>Nappe phréatique</i> .....	63
2.5.2. <i>Nappe du Complexe Terminal (C.T)</i> .....	64
2.5.3. <i>Nappe du Continental Intercalaire (C.I)</i> .....	64
2.6. DONNEES CLIMATIQUES DE LA REGION D'ETUDE.....	65
2.6.1. <i>Climat</i> .....	65
2.6.2. <i>Températures</i> .....	65
2.6.3. <i>Précipitations</i> .....	66
2.6.4. <i>Vent</i> .....	67
2.6.5. <i>Humidité relative de l'air</i> .....	68
2.6.6. <i>Evaporation</i> .....	69
2.6.7. <i>Insolation</i> .....	69
2.6.8. <i>Synthèse climatique</i> .....	69
2.6.8.1. <i>Diagramme Ombrothermique de Bagnouls et Gausсен</i> .....	69
2.6.8.2. <i>Climagramme d'Emberger</i> .....	70
2.7. PEDOLOGIE.....	71
3. FACTEURS BIOTIQUES .....	72
3.1. FLORE .....	72
3.2. FAUNE.....	72

## CHAPITRE II : METHODOLOGIE DE TRAVAIL

1. CHOIX ET DESCRIPTION DES SITES D'ETUDE .....	75
2. ECHANTILLONNAGE DES CROUTES BIOLOGIQUES .....	77
2.1. PRELEVEMENTS POUR LES ANALYSES PHYSICOCHIMIQUES .....	77
2.2. PRELEVEMENT POUR LES ANALYSES MICROBIOLOGIQUES.....	77
3. METHODES D'ANALYSES DES ECHANTILLONS.....	78
3.1. ANALYSE PHYSICOCHIMIQUE DU SOL .....	78
3.1.1. <i>Granulométrie</i> .....	78
3.1.2. <i>Conductivité électrique (CE)</i> .....	78
3.1.3. <i>Réaction du sol (pH)</i> .....	78
3.1.4. <i>Dosage du carbone organique</i> .....	78
3.1.6. <i>Dosage de l'azote total</i> .....	79
3.1.7. <i>Calcaire total</i> .....	79
3.1.8. <i>Dosage du gypse</i> .....	80
3.2. ANALYSE MICROBIOLOGIQUE DES BIOCROUTES .....	80
3.2.1. <i>Caractérisation morphologique et phylogénétique des communautés de cyanobactéries dans les biocroûtes</i> .....	80
3.2.1.1. <i>Observation microscopique préliminaire</i> .....	80
3.2.1.2. <i>Méthode d'isolement et de conditionnement des souches des cyanobactéries</i> .....	80
3.2.1.3. <i>Caractérisation morphologique des souches isolées</i> .....	82
3.2.1.4. <i>Caractérisation génétique des souches isolées</i> .....	82
3.2.1.4.1. <i>Extraction de l'ADN et amplification du gène de l'ARNr 16S</i> .....	82
3.2.1.4.2. <i>Clonage de fragments amplifiés du gène de l'ARNr 16S</i> .....	83
3.2.1.4.3. <i>Obtention du fragment cloné et séquençage du gène de l'ARNr 16S</i> .....	85
3.2.1.4.4. <i>Analyses phylogénétiques des séquences génétiques de l'ARNr 16S des souches isolées</i> .....	85
3.2.2. <i>Analyse de la composition de la communauté cyanobactérienne par métagénomique amplicon</i> .....	86
3.3. TESTS DE RESISTANCE DES SOUCHES ISOLEES A LA TEMPERATURE ET A LA DESSICCATION .....	87

## **PARTIE III : RESULTATS ET DISCUSSION**

1. CARACTERISTIQUES PHYSICOCHIMIQUES DU SOL DES DEUX SITES ECHANTILLONNAGE.....	89
2. ANALYSE MICROBIOLOGIQUE DES BIOCROUTES ETUDIEES .....	92
2.1. CARACTERISATION MACROSCOPIQUE ET MICROSCOPIQUE PRELIMINAIRE DES BIOCROUTES .....	92
2.1.1. <i>Biocroûte de site Taleb Larbi (LSB)</i> .....	92
2.1.2. <i>Biocroûte de site Chott Kralla (SBC)</i> .....	92
2.2. ANALYSE MORPHOLOGIQUE ET MOLECULAIRE DES CULTURES: IDENTIFICATION POLYPHASIQUE DE SOUCHES ISOLEES.....	94
2.2.1. <i>Identification morphologique de souches isolées</i> .....	94
2.2.2. <i>Analyse phylogénétique des séquences de l'ARNr 16S des souches isolées</i> .....	96
2.2.2.1. Souches non hétérocystes .....	96
2.2.2.2. Souches hétérocystes .....	101
2.3. ANALYSE METAGENOMIQUE DE LA COMMUNAUTE CYANOBACTERIENNE DANS LES BIOCROUTES ETUDIEES .....	105
2.3.1. <i>Biocroûte de site Taleb Larbi (LSB)</i> .....	107
2.3.2. <i>Biocroûte de site Chott Kralla (SBC)</i> .....	107
2.4. RESISTANCE DES SOUCHES ISOLEES A LA TEMPERATURE ET A LA DESSICCATION .....	111
2.4.1. <i>À la température à 35 °C</i> .....	112
2.4.2. <i>À la température à 40 °C</i> .....	112
3. DISCUSSION GENERALE .....	116
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES.....	130
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	
ANNEXES	

---

# Introduction générale

---

Les régions arides constituent le biome terrestre le plus étendu dans notre globe terrestre. Elles couvrent plus d'un tiers de la surface continentale de la Terre (**Peel *et al.*, 2007 ; Pointing et Belnap, 2012**), soit environ 45% de cette surface (**Huang *et al.*, 2017**).

Dans ces régions, plusieurs types de stress limitent la vie des êtres vivants (**McNeely, 2003**). Seuls, les formes de vie qui peuvent supporter les conditions extrêmes pouvant jouer un rôle primordial dans les processus écosystémiques (**Pointing et Belnap, 2012**).

La vie végétale et animale a tendance à être éphémère ou indétectable à cause de la faible disponibilité des nutriments et des sources énergétiques, en relation directe avec les faibles apports organiques aux sols, liés à leur tour principalement à la dégradation du couvert végétal (**Al-Maliki *et al.*, 2014 ; Turgut et Kose, 2016 ; Al-Maliki *et al.*, 2018**).

En conséquence, les sols dans les régions arides souffrent simultanément de la dégradation et de la perte de fertilité (**Su *et al.*, 2004**).

On prend de plus en plus conscience que le sol est l'une des ressources les plus importantes et les plus vulnérables à la dégradation et que le sol se dégrade dans les régions hyperarides en raison de divers facteurs, notamment, ceux liés aux facteurs pédoclimatiques (**Evans et Johansen, 1999**). Ce qui influe directement sur la productivité et la biodiversité du sol (**Laban *et al.*, 2018**).

Dans ces régions arides, le sol en tant que composante majeur de l'écosystème, constitue un biotope à haut pouvoir contraignant à l'égard de la biodiversité des micro-organismes et de leurs activités. Il intervient surtout, par une température élevée, une humidité très faible, une texture sableuse, niveau élevé de rayonnement ultraviolet (UV), un potentiel redox trop élevé, une forte salinité et un faible ravitaillement en éléments nutritifs (**Oustani, 2006 ; Chamizo *et al.*, 2012**).

En raison, de ces conditions extrêmes, la colonisation microbienne du sol ne peut être qu'éphémère (**Cary *et al.*, 2010 ; Pointing et Belnap, 2012**). En fait, les conditions environnementales poly-extrêmes des déserts hyperarides exercent divers stress sur les micro-organismes qui y vivent, ce qui diminue par conséquent leur abondance et leur biodiversité. Seuls ceux qui ont développé une série de mécanismes d'adaptation et de stratégies de protection contre les facteurs de stress seront en mesure de maintenir leur vie dans ces environnements (**Pointing, 2016 ; Wierzchos *et al.*, 2018**).

Néanmoins, malgré leur stade alarmant de dégradation, les sols dans les régions arides, bien que généralement dépourvues en végétation, peuvent être colonisés par des micro-organismes formant des croûtes, connues sous le nom « croûtes biologiques du sol » (**Belnap *et al.*, 2011**).

Ces croûtes sont généralement dominées par des cyanobactéries, des algues chlorophycées, des bactéries hétérothrophiques, des champignons, des mousses et des lichens (**Pointing et Belnap, 2012**).

En outre, malgré, leur apparence stérile, les roches, pierres et sable des zones désertiques sont souvent recouverts d'un mince film de microorganismes qui peuvent se produire à la surface ou à l'intérieur de la roche et sur ou juste en dessous du sable (**Belnap, 2003**).

Ces biocroûtes sont présentes dans la plupart des environnements, mais elles sont particulièrement importantes dans les zones arides où elles constituent une grande partie de la couverture vivante des sols (**Belnap *et al.*, 2003 ; Concostrina-Zubiri *et al.*, 2014**).

Les croûtes biologiques jouent un rôle majeur dans la modification des propriétés du sol, ainsi que dans la fourniture de diverses fonctions écosystémiques de ce dernier. Ces croûtes diminuent l'érosion du sol, régulent l'hydrologie du sol et la disponibilité de l'eau, assurent la fixation du carbone et de l'azote atmosphériques, contrôlent le développement des plantes vasculaires et influencent la biodiversité terrestre (**Bowker *et al.*, 2018 ; Eldridge *et al.*, 2020**).

Bien que, les croûtes biologiques sont colonisées par plusieurs microorganismes (Algues verts, lichens, mousses, bactéries hétérotrophes, champignons...etc); les cyanobactéries forment le principal groupe microbien dans ces croûtes (**Büdel *et al.*, 2016**).



Etant des producteurs primaires, les cyanobactéries sont considérées comme des pionnières dans les écosystèmes terrestres, d'une part, en raison de leur forte capacité à s'adapter à un large éventail de conditions écologiques extrêmes (**Tamaru et al., 2005**), d'autre part, grâce à leur pouvoir de restauration des sols dégradés des régions arides (**Belnap et Gardner, 1993 ; Büdel et al., 2016**).

En fait, les cyanobactéries sont souvent les premiers colonisateurs des sols pauvres et dégradés en raison de leur extraordinaire capacité à survivre et à se développer sous des températures élevées (**Lan et al., 2015**), des expositions prolongées aux rayonnements UV (**Garcia-Pichel et Castenholz, 1991**) et à la rareté de l'eau (**Rajeev et al., 2013**).

Ces microorganismes forment le groupe le plus ancien des biocroûtes et contribuent dans plusieurs fonctions dans le sol notamment dans l'amélioration de la fertilité et dans la restauration des terres dégradées (**Chamizo et al., 2012 ; Chamizo et al., 2017 ; Roman et al., 2020**).

Les cyanobactéries activent également les autres microorganismes de la croûte notamment les lichens et mousses, favorisent le rétablissement de la croûte biologique, améliorent la germination des graines et le développement des végétaux vasculaires.

En raison de ces multiples services rendus par les cyanobactéries, l'identification et la surveillance de ces organismes devraient être parmi les préoccupations majeures des spécialistes de l'écologie microbienne. Une connaissance approfondie des cyanobactéries dominantes dans les sols hyperarides est nécessaire pour s'attaquer au problème mondial de la désertification et de la dégradation des sols.

En outre, une meilleure compréhension des cyanobactéries des biocroûtes et de leur effets sur les propriétés du sol dans les écosystèmes des terres arides est essentielle pour déterminer la faisabilité de l'utilisation des biocroûtes pour prévenir la dégradation des sols et de maintenir la durabilité des écosystèmes des terres arides.

Les souches de ces cyanobactéries peuvent être isolées des sols, cultivées dans des milieux liquides et réinoculées aux sols pour produire des biocroûtes artificielles, améliorant les conditions du sol et favorisant une dynamique de succession plus rapide (**Román et al., 2018 ; Giraldo-Silva et al., 2019**).

A titre d'exemple, certaines souches de cyanobactéries cultivées en culture liquide ont été inoculées sur de vastes zones hyperarides en Chine pour restaurer les sols dégradés (**Lázaro et al., 2008 ; Elbert et al., 2012 ; Chamizo et al., 2018**).

Cependant, les communautés cyanobactériennes biocrustales restent inconnues ou mal caractérisées dans de nombreuses régions, en particulier en Afrique du Nord. En fait, la plupart des études réalisées sur les croûtes biologiques, en Afrique ont concerné principalement l'Afrique du Sud (**Büdel et al., 2009 ; Zedda et al., 2011**).

A l'instar de des régions désertiques, le Sahara Algérien qui occupe une vaste étendue de l'Afrique du nord n'a pas encore fait l'objet d'aucune étude sur les cyanobactéries peuplant les croûtes biologiques.

Par ailleurs, les sols du Sahara Algérien posent d'énormes problèmes de mise en valeur. Ils sont caractérisés par un faible potentiel de fertilité (baisse de taux de matière organique, érosion éolienne; diminution de l'épaisseur du sol; salinisation....etc) (**Halitim, 1988**).

Ces sols présentent souvent des croûtes calcaires ou gypseuses, des accumulations salines sous forme de chotts et sebkhas et ils sont souvent sujets à l'érosion éolienne qui se manifeste par des voiles de sables couvrant le sol (**Aubert, 1960**).

La fraction minérale dans les zones sahariennes, par suite de ce phénomène d'érosion éolien, est formée dans la quasi-totalité de sable. Ce dernier recouvre de grandes étendues dans les régions Sahariennes, ils ont malheureusement une faible fertilité. Ils sont caractérisés par une absence de plasticité et d'une grande vulnérabilité à l'érosion (**Halilat, 1998**).

Il apparaît pertinent, d'explorer cet environnement extrême afin de rechercher une éventuelle présence des cyanobactéries au sein des biocroûtes et d'identifier leur composition et leur diversité.

Considérant l'importance de tels environnements extrêmes, il nous a apparu nécessaire d'entreprendre cette étude relative aux communautés cyanobactériennes colonisant les croûtes biologiques au Sahara de l'Algérie notamment, les caractéristiques phénotypiques et l'affiliation phylogénétique des cyanobactéries habitants les dépressions salines (Sebkha et Chott) et les accumulations sableuses, étant que ces aspects constituent les traits pédologiques les plus communs des sols sahariens de notre pays.

En fait, l'isolement de nouvelles espèces microbiennes autochtones offrira des opportunités dans le domaine de la restauration des sols dégradés dans les régions sahariennes de l'Algérie.

Ce genre d'étude prend son importance, notamment que ces dernières années, il y a eu une augmentation de l'application des technologies de séquençage de nouvelle génération (NGS) dans les études de microbiologie environnementale, dont l'une des plus largement utilisées est la plate-forme de séquençage Illumina. Cependant, les affiliations taxonomiques dans la plupart des études sont basées uniquement sur des outils bioinformatiques, qui reposent sur les séquences présentes dans les bases de données, qui contiennent actuellement un nombre relativement faible de séquences cyanobactériennes. Par conséquent, les affectations sont souvent possibles uniquement au niveau de la famille ou même du genre, car aucune correspondance n'est disponible dans les bases de données.

Ainsi, le défi de lier des entités génétiques caractérisées (Unités taxonomiques opérationnelles) avec des organismes de biocroûtes identifiés est une étape essentielle dans l'analyse NGS (**Patil et al., 2011 ; Weber et al., 2016**).

Par ailleurs, en tenant compte des conditions environnementales extrêmes caractérisant les écosystèmes sahariens, les cyanobactéries colonisant ces écosystèmes pourraient avoir développé des stratégies pour résister aux températures élevées, à la dessiccation et à la forte salinité. De ce fait, la réalisation des essais de l'évaluation de la tolérance des cyanobactéries à ces conditions est très recommandée.

C'est dans ce cadre, que s'inscrit l'objectif général de notre travail de thèse de doctorat qui à notre modeste connaissance constitué le premier travail qui s'intéresse aux croûtes biologiques au Sahara de l'Algérie.

Pour ce faire, nous avons adopté une approche méthodologique intégrative basée sur une caractérisation morphogénétique et des essais physiologiques pour étudier la diversité cyanobactérienne de deux habitats hyperarides situés tous les deux dans la région d'Oued Soufi (Sud-est de l'Algérie), qui est une région saharienne typique. L'un des habitats correspond à une Sebkhha "chott" (Chott Kralla) caractérisé par un sol très salé, alors que l'autre correspond à une extension du sol sableux légèrement salé (Taleb Larbi).

Cette approche expérimentale est nécessaire pour faire progresser notre compréhension de l'influence de l'hétérogénéité des microenvironnements sur la structure et la composition des communautés cyanobactériennes dans les croûtes biologiques du sol.

Ainsi, les objectifs spéciaux de notre travail consistent dans un :

**1<sup>er</sup> temps** à caractériser morphologiquement et génétiquement des communautés de cyanobactéries colonisant les croûtes biologiques au Sahara de l'Algérie. Pour ce faire, une caractérisation morphologique des souches isolées a été combinée au séquençage moléculaire (l'ARNr 16S) et au séquençage de nouvelle génération (Illumina MiSeq). Ces techniques ont été effectuées pour analyser et étudier la diversité et l'abondance des communautés cyanobactériennes des deux microenvironnements sélectionnés.

**2<sup>eme</sup> temps** à examiner les échantillons naturels des biocroûtes du sol par microscopie directe, ce qui nous permet d'observer les souches naturelles et de les comparer avec les morphotypes trouvés dans les cultures.

**3<sup>eme</sup> temps** à l'évaluation de l'adaptation des cyanobactéries isolées des croûtes biologiques des deux microenvironnements à la dessiccation et aux températures caractérisant le milieu saharien. Dans ce cadre, une série bio-essais thermophysiologiques ont été effectués pour analyser les réponses différentielles des cultures de cyanobactéries aux températures relativement élevées et à la dessiccation.

Ainsi, ce manuscrit s'articule autour de trois parties :

**La première partie** de ce travail de thèse s'est essentiellement focalisée sur une revue bibliographique traitant deux chapitres :

**Chapitre 1:** Les croûtes biologiques

**Chapitre 2:** Les cyanobactéries

**La deuxième partie** est consacrée dans un premier temps à la description du contexte écologique de la région d'étude, et en deuxième temps à présenter l'approche expérimentale adoptée pour la réalisation de ce travail, tout en mettant l'accent sur l'ensemble des méthodes analytiques appliquées pour la caractérisation physicochimique du sol et l'identification morphogénétique des cyanobactéries (approches culturelles et génomiques) isolées des croûtes biologiques du sol.

Ainsi cette partie est divisée en deux chapitres :

**Chapitre 1:** Réservé à la description de la zone et des sites d'étude

**Chapitre 2:** Décrit l'approche expérimentale

**Le troisième partie** est réservée aux résultats et discussion portant sur :

- La description physico-chimique du sol des deux sites,
- La description morphologique préliminaire de biocroûtes,
- La description morphologique des souches cyanobactériennes isolées (à partir des échantillons naturels et des isolats),
- L'identification phylogénétique (ARNr 16S) des souches cyanobactéries isolées,
- L'étude de la composition de la communauté cyanobactérienne dans les croûtes étudiées (l'analyse métagénomique),
- L'évaluation de l'adaptation des souches cyanobactériennes isolées à la température et à la dessiccation.
- Discussion générale des résultats obtenus.

Une conclusion générale rassemblant les principaux résultats de ce travail, les limites techniques et ouvre des perspectives sur les axes de recherche qui devraient être abordés afin de renforcer la compréhension de la composition et la structure des communautés cyanobactériennes dans les environnements hyperarides chauds.

---

*Partie I*

*Synthèse Bibliographique*

---

---

# Chapitre I

## Les Croûtes Biologiques du Sol

---

### 1. Définition des croûtes biologiques du sol

Les croûtes biologiques du sol (BSC ou biocrusts) sont définies comme un mélange d'organismes autotrophes et hétérotrophes qui vivent à l'intérieur ou au-dessus des millimètres supérieurs du sol, créant une couche cohérente et agrégeant (**Belnap *et al.*, 2003**).

Les croûtes biologiques sont composées d'un large éventail d'organismes, notamment des cyanobactéries, des algues, des bactéries, des champignons, des lichens et des bryophytes (mousses et hépatiques) dans des proportions différentes (**Raggio *et al.*, 2017**).

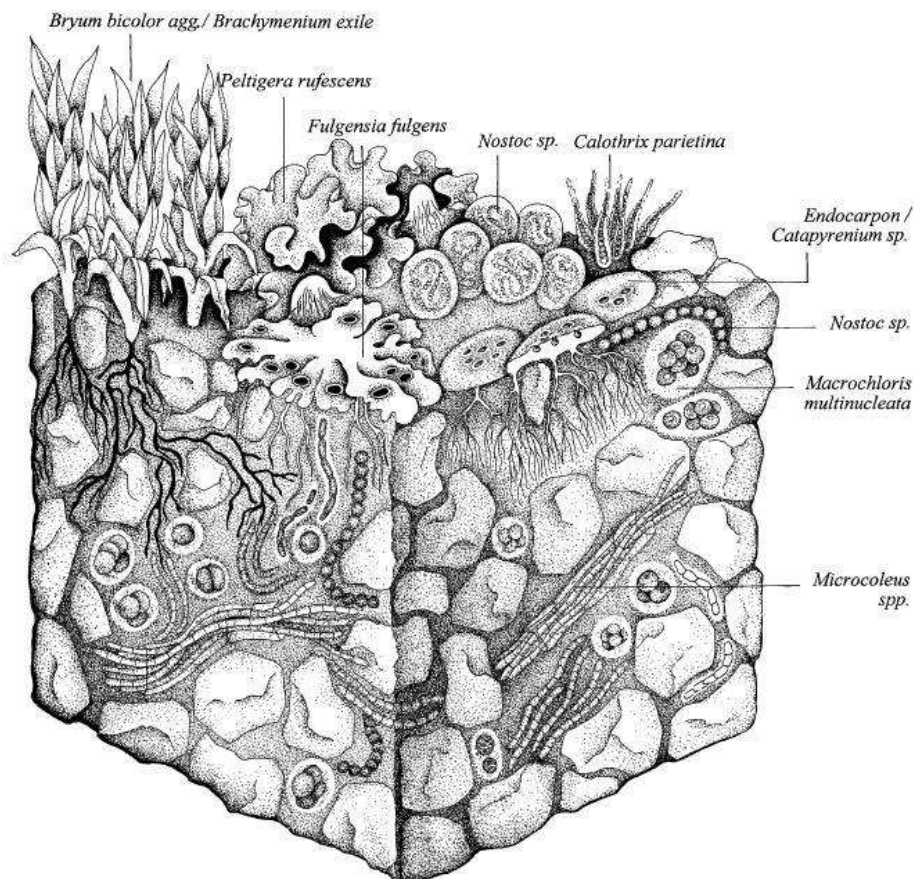
Ces organismes, et les matériaux extracellulaires polysaccharidiques qui leur sont associés, relient les particules du sol, créant ainsi une croûte vivante cohérente qui recouvre la surface de nombreuses régions arides (Figure 01) (**Belnap, 2006**).

Dans certains sols des zones arides et semi-arides, ces communautés peuvent couvrir environ 40-70% du sol (**Belnap, 1994**).

Plusieurs noms ont été donnés aux croûtes biologiques du sol, on cite à titre d'exemple : les croûtes cryptogamiques, cryptobiotiques, microbiotiques, microflorales, microphytes ou organogènes (**Harper et Marble, 1988 ; West, 1990**). Toutefois, le terme croûtes biologiques du sol c'est le terme le plus large qui indique clairement que ces croûtes dépendent de l'activité des organismes vivants, contrairement aux croûtes physiques ou chimiques (**Evans et Johansen, 1999**).

De plus, le terme croûte biologique du sol n'a pas d'implications taxonomiques et est-il donc largement applicable à toutes les croûtes du sol, quelle que soit la composition des espèces microbiennes qui les colonisent (Belnap *et al.*, 2001).

Les croûtes biologiques du sol sont principalement composées de cyanobactéries dans les régions arides et semi-arides ou partout où un microclimat aride/semi-aride est présent, et d'algues vertes dans les régions tempérées (Büdel, 2005).



**Figure 01** : Schéma fonctionnel d'une croûte biologique du sol avec des colonisateurs typiques (Belnap et Lange, 2013).



## 2. Processus de formation des croûtes biologiques

Selon **Balesdent *et al.* (2015)**, les zones initialement dépourvues de vie peuvent être colonisées par des micro-organismes pionniers véhiculés par le courant d'air, dès lors, ces micro-organismes peuvent adhérer aux surfaces minérales existantes dans le sol en absence de la matière organique.

Les cyanobactéries sont les premiers microorganismes colonisant ces croûtes, et ceci en raison de leurs capacités fonctionnelles métaboliques originales notamment la photosynthèse. Ainsi, grâce à la photosynthèse les cyanobactéries accumulent à partir du CO<sub>2</sub> aérien quelques composés organiques. Elles excrètent des substances en particulier des polysaccharides, qui leur permettent d'adhérer aux surfaces minérales. Celles-ci libèrent ensuite d'autres éléments tels P, K, Mg, Ca et quelques oligoéléments indispensables à tout être vivant. De plus, certaines espèces de cyanobactéries sont fixatrices d'azote.

Grâce à cette double fonction de fixation et de transformation de carbone et d'azote minéral en composés organiques, les cyanobactéries représentent le point de départ de toute possibilité de végétation. Des algues vertes et d'autres bactéries hétérotrophes vont par la suite rejoindre l'association.

L'ensemble de tous ces pionniers crée ainsi une couche organique vivante à la surface du sol qui correspond à la première croûte biologique de surface. Puis des champignons filamenteux et des lichens s'implantent sur ces croûtes et assurent leur croissance.

## 3. Répartition des croûtes biologiques

La répartition des croûtes biologiques à travers le monde est très étendue du point de vue latitude et longitude (Figure 02). En effet, elles ont la capacité de résister aussi bien à des températures très élevées qu'à des températures très faibles (**Garcia-Pichel *et al.*, 2013**).

On les trouvent dans toutes les régions arides et semi-arides du monde, dans les formations steppiques des hémisphères Nord et Sud, dans les forêts méditerranéens et dans les espaces entre la végétation de la toundra (**Belnap *et al.*, 2001**).

Les organismes biologiques des croûtes biologiques du sol ont une très large distribution. Ils se produisent dans la plupart types de sols et dans presque toutes les communautés végétales où la lumière du soleil peut atteindre la surface du sol (**Büdel, 2005**).

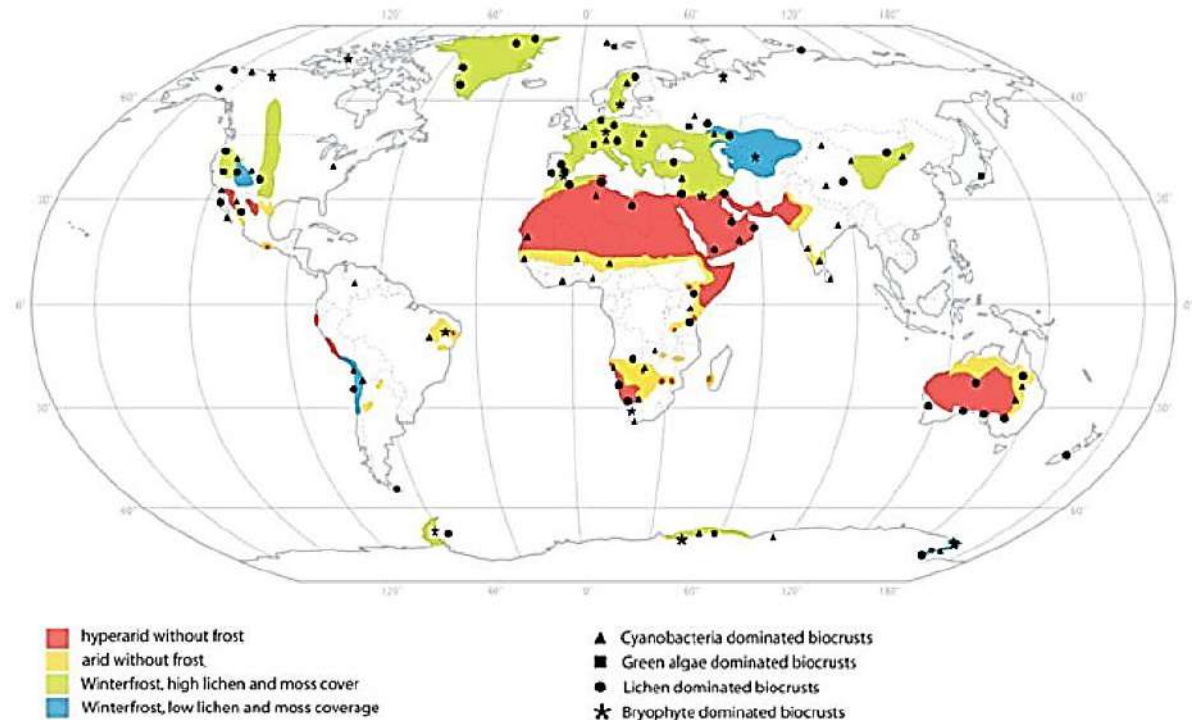
Ils ont de faibles besoins en humidité et une grande tolérance aux températures extrêmes et à la lumière, leur permettant ainsi de survivre dans des conditions qui limitent la croissance des plantes vasculaires (**Belnap *et al.*, 2003**).

En raison de ces caractéristiques, ils sont souvent la couverture végétale dominante dans les environnements à faible productivité tels que les régions hyperarides, arides, semiarides, subhumides, alpines et polaires, qui constituent plus de 40% de la masse terrestre du monde (**Pointing et Belnap, 2012 ; Rodriguez-Caballero *et al.*, 2018**).

Les croûtes biologiques se produisent également dans des zones localisées dans des régions plus mésiques (par exemple les landes de pins, les sols serpentins, la steppe tempérée). Seules les forêts tropicales ombrophiles à feuilles persistantes semblent manquer de croûte biologique du sol (**Büdel et Lange, 2003**).

Les croûtes biologiques peuvent se développer sur des sols peu fertiles (manque de nutriments, forte salinité), ainsi que, sur une grande variété de textures du sol. Leur présence est cependant limitée sur des sols argileux à fort coefficient de rétrécissement et de gonflement (retrait-gonflement) (**Chamizo *et al.*, 2018**).

Le pH influence la composition des communautés de la croûte. Les algues vertes sont privilégiées sur les sols plus acides et/ou dans les zones humides. Alors que, les cyanobactéries se développent mieux dans les sols alcalins et moins humides (**Belnap *et al.*, 2001**).



**Figure 02 :** Répartition des croûtes biologiques du sol dans le monde (Colesie *et al.*, 2016).

#### 4. Classification des croûtes biologiques du sol

Les croûtes biologiques peuvent être classées en plusieurs types en fonction de type de l'habitat, de la composition taxonomique, de l'apparence physique et de la fonction (Belnap *et al.*, 2001).

D'après Büdel (2005), la variabilité spatiale des croûtes biologiques sont d'ordre climatique, topographique et pédogénétique. Selon le type du microhabitat, on peut diviser ces croûtes en deux grands types :

##### 4.1. Croûtes biologiques associées au sol (Biocrusts)

Ce sont des communautés biologiques qui habitent les couches superficielles du sol où elles créent une structure cohérente avec ses particules (Pointing et Belnap, 2012). Ces croûtes peuvent être classées suivant plusieurs paramètres:

- La couleur des croûtes (**Hahn et Kusserow, 1998**),
- La structure et le type d'organisme dominant (**Belnap *et al.*, 2001**),
- L'aspect extérieur et la morphologie (**Belnap, 2006**).
- La composition des espèces, les groupes fonctionnels ou une combinaison d'apparence de surface et de groupes fonctionnels (**Colesie *et al.*, 2016**) (Tableau 01).

Parmi ces classifications, celle de **Belnap *et al.* (2006)** est la plus adoptée dans le monde. Elle nous permet de classer les croûtes biologiques selon leur morphologie en quatre types:

#### **4.1.1. Les croûtes lisses**

Les croûtes lisses se produisent dans les zones hyperarides chaudes (par exemple Atacama, déserts du Sahara) où les sols ne gèlent jamais et où l'ETP est très élevée. Le biote de la croûte dans ces types (lisses) est dominé par une fine couche de cyanobactéries et de champignons qui vivent à la surface du sol ou juste en dessous, avec de rares poches de lichens et de mousses dans des micros habitats spécialisés (Figure 03 et 04). Les sols sont généralement jeunes, grossiers et relativement peu altérés. Lorsque les particules du sol sont liées entre elles par le biote de la croûte, la douceur de la surface du sol augmente, c'est pourquoi, elle a été appelée lisse.

#### **4.1.2. Les croûtes rugueuses**

Les croûtes rugueuses se produisent dans les régions arides où les sols ne gèlent pas, mais avec une ETP plus faible que les déserts hyperarides (par exemple, Sonora à basse altitude, Mojave, déserts australiens). Les croûtes rugueuses sont dominées par une fine couche de cyanobactéries et de champignons (Figure 03 et 04). Dans les régions plus sèches de ces déserts, elles peuvent contenir des parcelles dispersées de lichens et de mousses poussant sur la surface du sol relativement uniforme. À mesure que l'humidité augmente dans ces régions, la couverture de lichens et de mousses augmente également, bien que la surface du sol reste assez plate.

#### **4.1.3. Les croûtes à sommet**

Les croûtes à sommet se produisent dans les régions désertiques froides où les sols gèlent et l'ETP est plus faible que dans les déserts chauds. Les croûtes à sommet sont

dominées par des couches relativement épaisses de cyanobactéries avec 40% (plus ou moins) de lichens et de mousses (Figure 03 et 04).

Ce type de croûte se caractérise par des monticules remarquablement pédicellés formés lorsque les sols soulevés par le soulèvement par le gel sont érodés de manière différentielle par de l'eau descendant.

Ces monticules (en forme de château) peuvent atteindre jusqu'à 15 cm de haut, avec des pointes minces de 4 à 10 mm de diamètre. La biomasse, l'absorptivité et la rugosité de la surface du sol sont élevées dans ce type de croûte, avec une porosité relativement faible à la surface du sol.

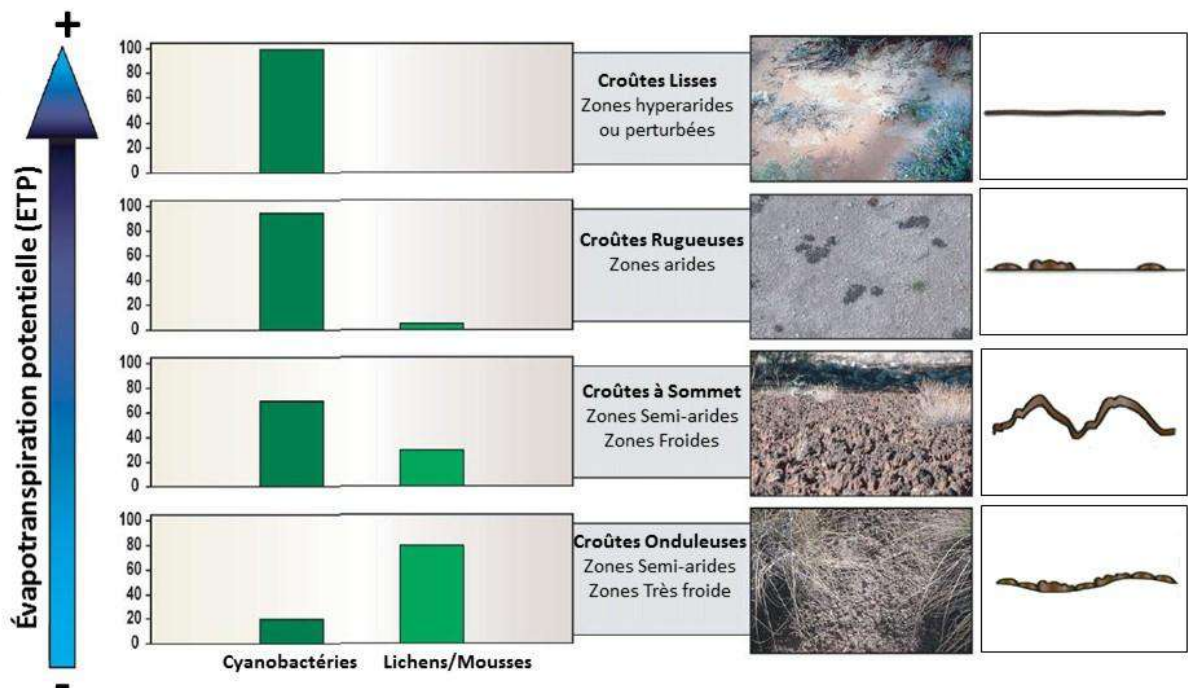
#### **4.1.4. Les croûtes onduleuses**

Les croûtes onduleuses se trouvent dans les régions plus froides et plus basses que les croûtes à sommet (par exemple, le nord du Grand Bassin des États-Unis, les déserts de haute latitude). Les lichens et les mousses dominent fortement dans ces croûtes épaisses (Figure 03 et 04). Le soulèvement dû au gel vers le haut du sol est contrecarré par un tapis de lichens et de mousses fortement incrusté et cohésif. Ce tapis présente une surface résistante à l'érosion qui empêche la coupe différentielle vers le bas, créant une surface de croûte rugueuse et légèrement roulante.

La faible ETP dans ces régions permet une biomasse de croûte et une absorptivité de surface très élevées, avec une faible porosité et une rugosité de surface du sol modérée.

**Tableau 01:** Classification suggérée des différents types des croûtes biologiques du sol (Colesie *et al.*, 2016).

Texture de surface	Apparence	Groupe d'organismes dominants	Épaisseur	Localités caractéristiques (exemples)
<b>Lisse</b>	Légère	Cyanobactéries, algues vertes	0-2 mm	Désert du Néguev
	Sombre	Cyanobactéries, algues vertes		Alpes autrichiennes, Alaska, Australie, Europe centrale, Karoo, savanes
<b>Rugueuse</b>	-	Cyanobactéries	2-4 mm	Désert de Sonora, Désert de Tengger, Désert de Gobi, Europe centrale
<b>Onduleuse</b>	Mince	Lichens	5-50 mm	Namibie, Groenland, Plateau Columbia, Badlands à Taberna, steppe russe
	Épaisse	Mousses		Islande, plateau Columbia, Antarctique maritime
<b>à Sommet</b>	-	Cyanobactéries, Lichens, Mousses	6-150 mm	Plateau du Colorado, Nord-Est de Australie, Europe centrale



**Figure 03:** Les différents types de croûtes biologiques du sol (organismes dominants, localités et morphologie) (Belnap, 2006)

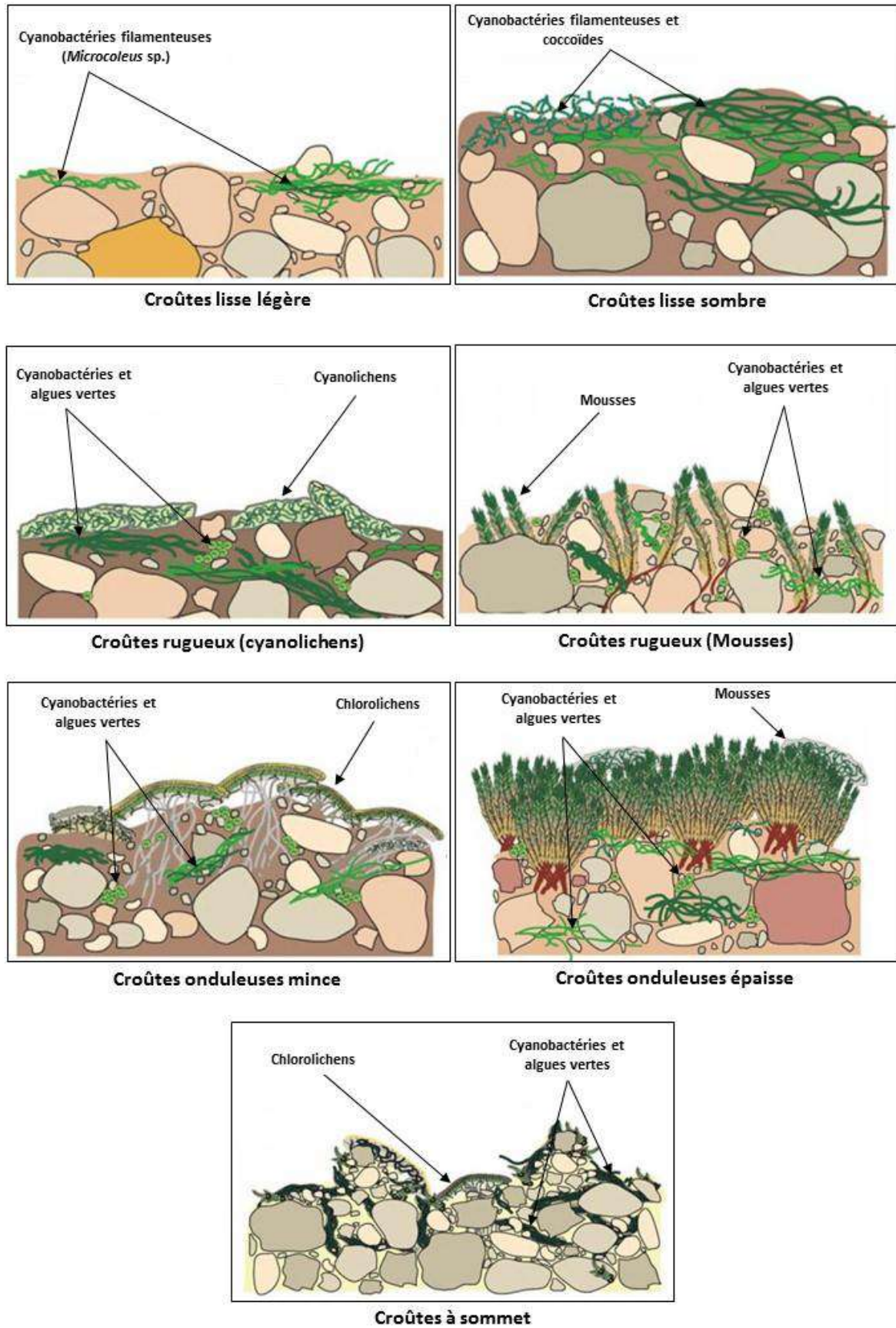


Figure 04: Schéma de différents types de croûtes biologiques du sol (Colesie *et al.*, 2016).



#### 4.2. Croûtes biologiques associées aux roches

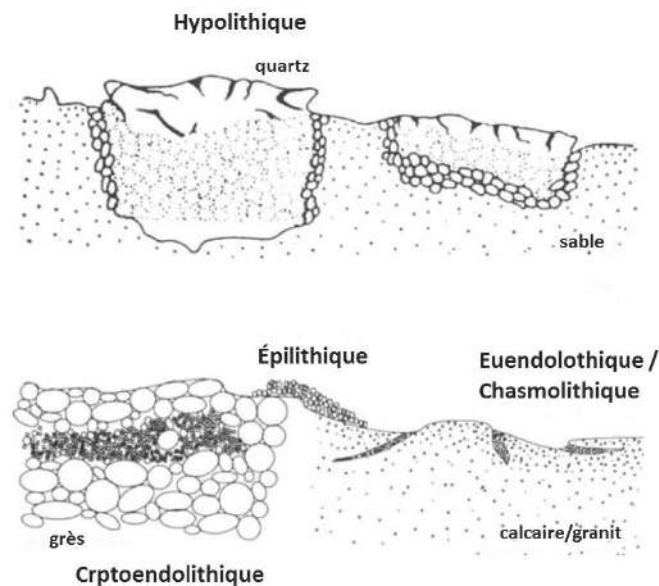
La vie sur les roches à l'interface entre l'atmosphère et un substrat solide (lithosphère) est une ancienne niche terrestre. Ces roches de surface directement exposées à l'atmosphère sont rapidement colonisées par des communautés microbiennes surtout dans les climats terrestres les plus extrêmes, comme les déserts chauds et froids (**Gorbushina, 2007**).

Ces communautés microbiennes colonisent généralement les premiers millimètres à quelques centimètres de la surface de plusieurs types de roches exposées telles les roches du grès, gypse, calcaire, quartz, granite, silex, halite et de dolomite (**Gorbushina, 2007**).

Les croûtes biologiques associées aux roches se composent principalement de cyanobactéries, d'algues, de microchampignons et de lichens. Les mousses ne sont généralement pas aussi étroitement attachées à la surface de la roche, tel est le cas des cyanobactéries ou des lichens, et ne constituant donc pas un composant commun dans les croûtes rocheuses (**Büdel, 2002**).

Les couches minces de cyanobactéries et/ou d'algues seules sont aussi parfois appelées "films" ou "biofilms" (**Büdel 1999 ; Castenholz et Garcia-Pichel, 2000**).

Les différents types de croûtes biologiques associées avec les roches sont résumés dans la figure 05 et au tableau 02.



**Figure 05:** Schéma de différents types de croûtes biologiques associées aux roches (**Büdel, 2002**) (le type hypolithique tiré de **Cameron et Blank, 1966**).



**Tableau 02:** Les différents types de croûtes biologiques associées aux roches (**Büdel, 2002**).

Type	Organismes associés ; microhabitat
Épilithique	Cyanobactéries épilithiques, algues et lichens; surface de roches
Hypolithique	Cyanobactéries, algues; surface ventrale (face inférieure) des pierres translucides
Types Endolithiques :	Vivre à l'intérieur des roches
a) Euendolithique	Cyanobactéries, algues; activité de perçage (pour l'instant connu uniquement dans les roches calcaires)
b) Chasmoendolithique	Cyanobactéries, algues; dans les fissures et les fentes (gouffres) des roches (par exemple, le granite)
c) Cryptoendolithique	Cyanobactéries, algues; dans les espaces et les cavités structurelles des roches poreuses (par exemple le grès)

#### 4.2.1. Croûtes épilithiques

Les croûtes épilithiques correspondent aux microorganismes qui colonisent la surface exposée des roches ou des substrats minéraux (**Pointing et Belnap, 2012**). Ce type de croûtes est observé dans les déserts de toutes les classes d'aridité. Les lichens et les mousses sont fréquents à la surface des roches (**Nash III *et al.*, 1977**).

Ces surfaces supportent également des microcolonies libres et des biofilms dans lesquels les cyanobactéries et les champignons semblent être des composants essentiels (**Staley *et al.*, 1982 ; Gorbushina, 2007**).

#### 4.2.2. Croûtes hypolithiques

Les croûtes hypolithiques correspondent aux microorganismes qui colonisent la surface ventrale (face inférieure) des pierres translucides (par exemple, le quartz et le marbre) et sont habituellement en contact avec le sol (**Pointing et Belnap, 2012**).

Ces communautés se rencontrent dans tous les déserts (**Azúa-Bustos *et al.*, 2011**), mais revêtent une importance particulière dans la chaussée désertique typique des régions hyperarides, où elles peuvent être des sites majeurs de productivité et de la biomasse (**Warren-Rhodes *et al.*, 2006 ; Warren-Rhodes *et al.*, 2007**).

Les biofilms hypolithiques sont dominés par le genre *Chroococcidiopsis* dans tous les déserts non polaires (Bahl *et al.*, 2011), mais peuvent également supporter d'importants assemblages de bactéries hétérotrophes (notamment des populations acidobactériennes et protéobactériennes), ainsi que des lichens et des mousses dans les déserts plus froids (Wong *et al.*, 2010).

#### 4.2.3. Les croûtes endolithiques

Les croûtes endolithiques correspondent aux microorganismes qui colonisent l'intérieur des roches (les fissures ou les espaces poreux dans les roches) telles que le grès, le calcaire et le granit altéré (Pointing et Belnap, 2012). Comme dans les communautés hypolithiques, les assemblages endolithiques dans les déserts non polaires sont dominés par les cyanobactéries et surtout le genre *Chroococcidiopsis* et d'autres taxons de coccoïdes, bien que des couches microbiennes à pigmentation différentielle (par exemple, des couches noires, vertes, roses et blanches) soient souvent visibles et consistent en algues chlorophycées, lichens, bactéries hétérotrophiques et champignons libres (Büdel et Wessels, 1991 ; Wong *et al.*, 2010).

Il est intéressant de noter que la colonisation endolithique pourrait être omniprésente dans tous les déserts de toutes les classes d'aridité, ce qui reflète leur pouvoir adaptatif aux conditions de stress (Pointing et Belnap, 2012).

D'après Wierzchos *et al.* (2011) ; Pointing et Belnap (2012), les croûtes endolithiques ont été classées en trois sous-classes:

- **Chasmoendolithique:** Organismes qui colonisent les fissures et les fentes (ou gouffres) existantes dans la roche. Ces fissures sont toujours liées à la surface.
- **Cryptoendolithique:** Organismes qui colonisent les espaces et les cavités structurales dans des roches poreuses, y compris les espaces produits libérés par endolithes.
- **Euendolithique:** Organismes qui pénètrent activement à l'intérieur des roches et forment des tunnels qui sont conformes à la forme de son corps.

## 5. Rôles des croûtes biologique du sol

Les croûtes biologiques jouent un rôle très important dans la formation, la stabilité et la fertilité des sols. Les croûtes relativement peu perturbées ont plus de biomasse et sont mieux en mesure de remplir les fonctions décrites ci-dessus, que les croûtes maintenues à un stade précoce de succession par perturbation.

Malgré les multiples informations disponibles sur les croûtes biologiques, jusqu'à maintenant beaucoup de services écosystémiques assurés par ces croûtes ne sont pas encore étudiés (**Belnap, 2003**). Parmi les fonctions écopédologiques assurées par ces croûtes en cite :

### 5.1. Piégeage de la poussière

La rugosité de surface piège les gaines collantes de polysaccharide associées aux croûtes biologiques, ce qui augmente la fertilité du sol (**Verrecchia et al., 1995**). Cette poussière peut augmenter jusqu'à quatre fois le niveau de la plupart des nutriments essentiels aux plantes, y compris l'azote, le phosphore et le potassium (**Reynolds et Hunter, 2001**).

### 5.2. Pédogénèse

Les croûtes retiennent plus longtemps l'eau, améliorant ainsi la dissolution des minéraux et l'action gel-dégel. La combinaison de ces facteurs peut accélérer jusqu'à 100 fois le taux d'altération du substrat rocheux (**Schwartzman et Volk, 1989**).

### 5.3. Structure physique du sol

Les polysaccharides sécrétés par les organismes de la croûte lient les particules du sol en agrégats essentiels au fonctionnement du sol. Les surfaces des agrégats sont celles où se produisent la plupart des transformations du biote et des éléments nutritifs du sol. Elles augmentent l'aération, l'infiltration (**Herrick et Wander, 2018**) et la résistance à l'érosion des sols (**Neuman et al., 1996**).

Les croûtes avec une biomasse plus grande (croûtes relativement non perturbées) favorisent une agrégation du sol plus grande, que celles ayant une biomasse plus faible (croûtes perturbées) (**Belnap, 2003**).

### 5.4. Stabilisation des sols contre l'érosion

Les croûtes biologiques du sol protègent la surface du sol désertique contre l'érosion hydrique et l'éolienne. Toutefois, les microorganismes associés à ces croûtes n'agissent pas de la même façon sur la protection du sol contre l'érosion. Alors que, les croûtes biologiques

bien développées contenant des lichens et des mousses protègent presque totalement ces surfaces contre le vent et le l'érosion hydrique ; les croûtes (cyanobactériennes) perturbées entraînent une perte de sédiments jusqu'à 35 fois plus importante lors de vents violents ou de ruissellement (**Belnap et Eldridge, 2001**).

### 5.5. Relations sol-eau

L'effet des croûtes biologiques du sol sur l'infiltration de l'eau et l'humidité du sol dépend du climat, de la texture et structure du sol, de la flore et de la morphologie des croûtes (**Belnap, 2003**).

D'après **Belnap (2006)**, les croûtes biologiques du sol peuvent influencer profondément de nombreuses caractéristiques de surface du sol connues pour affecter les modèles hydrologiques locaux, y compris la texture du sol, l'agrégation, la cohésion, l'absorptivité, la rugosité, la fissuration, la formation de micro- et macropores, la rétention d'eau et les modèles de l'infiltration vers les couches profondes.

### 5.6. Fixation du carbone

Les croûtes biologiques du sol sont une source importante de carbone dans les zones à végétation clairsemée que l'on trouve couramment dans le monde notamment en zones arides (**Belnap, 2001; Beymer et Klopatek, 1991**). Alors que, les plantes vasculaires fournissent le carbone directement au sol ; les croûtes biologiques approvisionnent les espaces intermédiaires entre les plantes en cet élément. Ce qui par conséquent, augmente la fertilité du sol, soit directement, par le biais des composés libérés par les microorganismes associés à ces croûtes, ou bien en enrichissant le sol en carbone corporel après la mort de ces microorganismes. Ces apports en carbone favorisent les populations microbiennes intervenant dans la décomposition des matières végétales (**Belnap, 2013**).

D'après **Evans et Lange (2001)**, les apports en carbone fixé varient de 0,4 à 2,3 g/m<sup>2</sup>/an pour les croûtes de cyanobactéries à 12 à 37 g/m<sup>2</sup>/an pour les croûtes de lichens.

### 5.7. Fixation de l'azote

Les croûtes biologiques du sol sont aussi une source importante d'azote dans les zones désertiques (**Johnson et al., 2005**). La plupart des croûtes du sol dans les déserts sont dominées par des complexes d'organismes capables de fixer l'azote, notamment les

cyanobactéries de genre *Scytonema*, *Nostoc* et les lichens communs du sol *Collema* et *Peltula* (Belnap, 2013).

Les croûtes de lichens peuvent fixer jusqu'à 10 kg d'azote/ha/an. Alors que, les croûtes de cyanobactéries peuvent fixer jusqu'à 1 kg d'azote/ha/an (Evans et Lange, 2001 ; Belnap, 2002). Ces apports peuvent être la source dominante de nouvel azote pour les sols désertiques (Evans et Ehleringer, 1993).

### 5.8. Albedo (pouvoir réfléchissant)

Les surfaces piétinées (perturbés), par rapport aux surfaces croûteuses non piétinées, présentent une augmentation de 50 % de la réflectance des longueurs d'onde allant de 0,25 à 2,5 mm. Cela représente un changement dans le flux d'énergie de surface d'environ 40 joules / s/m<sup>2</sup> et augmente les températures de surface de 10 à 14 °C (Belnap, 2003).

Les températures de surface régulent de nombreuses fonctions écosystémiques, notamment les taux de fixation de l'azote et du carbone, l'activité microbienne, l'absorption et la croissance d'éléments nutritifs par les plantes, l'évaporation de l'eau du sol et la germination des graines (Belnap, 2003).

La synchronisation de ces événements est souvent cruciale pour les plantes du désert, et des modifications relativement minimales peuvent nuire à la condition physique des espèces et à l'établissement des plantules, affectant ainsi la structure de la communauté (Bush et Van Auken, 1991).

### 5.9. Effets sur l'établissement des plantes vasculaires

La morphologie de la croûte peut influencer les modèles d'établissement des plantes. Les croûtes lisses et rugueuses augmentent la tendance des graines de ces plantes à glisser plus loin jusqu'à ce que ces graines rencontrent un obstacle, qu'il s'agisse d'une roche ou d'une plante, tandis que, les croûtes à aiguilles et à roulis augmentent la rétention de graines sur place, en raison de sa morphologie, il ne permet pas aux graines des plantes de se propager loin de la plante origine (Belnap *et al.*, 2001).

Les croûtes peuvent influencer aussi la germination des graines, car elles affectent l'humidité, la température et la stabilité du sol (Belnap, 2003).

## 6. Micro-organismes composants les croûtes biologiques du sol

Les croûtes biologiques du sol ont des composantes à la fois phototrophes oxygéniques et des organismes hétérotrophes (**Büdel, 2005**). Les micro-organismes qui composent ces croûtes sont communs dans les sols désertiques du monde entier et sont présentés comme suit :

### 6.1. Les phototrophes oxygéniques

Le groupe d'organismes le plus grand et le plus important des croûtes biologiques du sol comprend les producteurs primaires, qui effectuent la photosynthèse oxygénée. Parmi elles, les cyanobactéries qui sont présentes dans presque tous les types et phases de développement des croûtes du sol (**Schwabe, 1963**) et constituent le groupe pionnier après les perturbations.

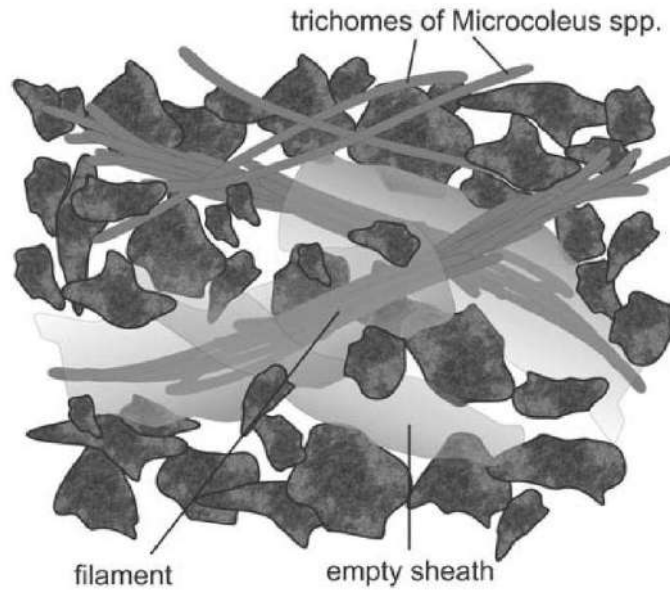
Dans de nombreux cas, les cyanobactéries sont accompagnées d'algues vertes unicellulaires et parfois aussi de lichens et de mousses en proportions différentes (**Büdel, 2005**).

#### 6.1.1. Les cyanobactéries

Ce sont des bactéries filamenteuses ou unicellulaires primitives photosynthétiques et, dans certains conditions peuvent fixer l'azote atmosphérique sous une forme accessible aux plantes supérieures (**Belnap et al., 2001**). Elles peuvent être hétérocystes (possédant des cellules spécialisées dans la fixation de l'azote) ou non hétérocystes (c'est-à-dire qu'elles n'ont pas ces cellules spécialisées) (**Belnap et al., 2001**).

Les cyanobactéries fournissent une grande partie de la biomasse et de la stabilité à la croûte. Elles sont généralement plus largement distribuées (au niveau du genre et de l'espèce) que les eucaryotes, ce qui peut être dû à leur ancienne présence sur Terre (près de 3.5 milliards d'années) (**Büdel, 2005**).

Les cyanobactéries filamenteuses en particulier le genre *Microcoleus* constituent le principal agent de la cohésion des particules du sol au sein des croûtes biologiques du sol (Figure 06).



**Figure 06:** Schéma d'une croûte biologique du sol dominée par *Microcoleus*, gaines gélatineuses collant les particules de sol entre elles (Büdel, 2005).

### 6.1.2. Les algues vertes

Ce sont des organismes photosynthétiques unicellulaires de couleur verte claire à noire (Belnap *et al.*, 2001). Selon Jeffery *et al.* (2013), les algues représentent une partie importante de la microflore édaphique. Elles sont un réservoir de nutriments pour les plantes supérieures. A travers la photosynthèse, elles apportent du carbone organique dans l'écosystème sol, elles favorisent la structuration des sols et contrôlent l'activité des autres organismes édaphiques.

Les algues vertes peuvent supporter la dessiccation, aussi bien que les cyanobactéries. Cependant, la vitesse de dessiccation peut influencer fortement la survie des algues. En fait, ces microorganismes peuvent supporter des périodes de dessiccation courtes et intenses que de longues périodes d'assèchement.

Les algues vertes sont présentes dans la majorité des cas en association avec des cyanobactéries (Belnap *et al.*, 2001 ; Büdel, 2001). Leur présence à l'état exclusif dans les croûtes biologiques est très rare (Büdel, 2005).

### 6.1.3. Les microlichens

Les microlichens sont le résultat d'une association symbiotique entre une algue et un champignon (Catier et Roux, 2007 ; Belnap *et al.*, 2001). L'algue au niveau de cette association est présentée soit sous forme de cyanobactérie (cyanolichens) comme photobiontes, soit sous forme d'algue verte (chlorolichens) (Büdel, 2005).

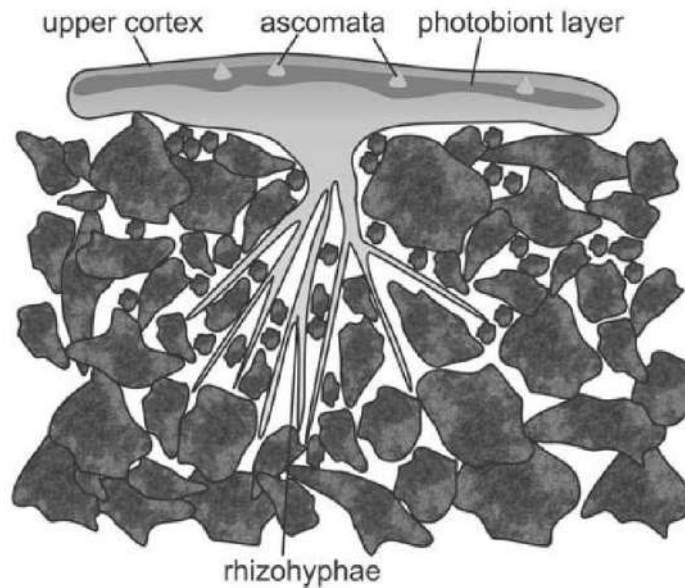
Les algues ou les cyanobactéries fournissent au champignon de l'énergie sous forme de glucides produits par la photosynthèse, tandis que, le champignon les protège de la dessiccation (Belnap *et al.*, 2001).

Les lichens sont présents sous plusieurs formes, tailles et couleurs (vert, rouge, brun, blanc et noir (Belnap *et al.*, 2001). Ils ont généralement une couche fongique externe qui, si elle est coupée en coupe transversale, révèle une couche de cellules d'algues. Les lichens peuvent couvrir la surface du sol comme une couche de peau (Figure 07).

Les lichens croissent très lentement et jouent un rôle important dans la formation des sols grâce à leur capacité à produire leur propre nourriture par la photosynthèse et de fournir à leur mort de la matière organique comme substrat pour d'autres organismes (Jeffery *et al.*, 2013).

Les croûtes de lichens sont bien développées dans les formations steppiques xérothermiques des biomes tempérés et méditerranéens, ainsi que dans les semi-déserts et certaines régions désertiques (Ullmann et Büdel, 2001).





**Figure 07:** Schéma d'une croûte de sol dominée par les lichens (Büdel, 2005).

## 6.2. Les organismes hétérotrophes

La plupart des études sur les croûtes biologiques du sol sont presque exclusivement concentrées sur les producteurs primaires (cyanobactéries, algues eucaryotes, lichens). Les organismes hétérotrophes comme les bactéries (y compris les actinomycètes), les champignons, les protistes et les animaux invertébrés microscopiques ont reçu moins d'attention. Parmi les organismes hétérotrophes rencontrés dans les biocroûtes on cite :

### 6.2.1. Les bactéries

Les bactéries sont un groupe diversifié d'organismes majoritairement unicellulaires primitifs (Belnap *et al.*, 2001). La plupart ont la forme de bâtonnets ou de petites sphères, certaines d'entre elles sont incurvées ou spiralées, d'autres ramifiées, jusqu'à engendrer comme dans le groupes des actinomycètes, un réel mycélium (Gobat *et al.*, 2010).

Certaines de ces bactéries contribuent à la fertilité du sol en fixant l'azote et en participant à la décomposition des matières organiques (Belnap *et al.*, 2001 ; Calvet, 2013).

### 6.2.2. Les microchampignons

Ce sont des microorganismes non photosynthétiques, regroupent une grande variété d'organismes eucaryotes qui sont divisés en sous-groupes en fonction de critères morphologiques (**Roger et Garcia, 2001**).

Ils se produisent soit en tant qu'organismes vivant librement, soit en association mycorrhizienne avec les racines des plantes.

Les microchampignons libres fonctionnent comme des décomposeurs. Ils contribuent également de manière substantielle à la biomasse vivante dans les sols. Les filaments fongiques (hyphes) lient les particules du sol ensemble, augmentant la capacité de rétention d'eau du sol (**Belnap et al., 2001**).

### 6.2.3. Les Bryophytes

Les Bryophytes sont un embranchement de la règne végétale, très homogène, toutes chlorophylliennes, vivants sur le sol et sur l'humus des forêts (**Marouf, 2000**), à l'interface du monde des algues vertes et des plantes vasculaires (**Belnap et al., 2001 ; Rameau et al., 2008**).

Les bryophytes sont dépourvues de vrais tissus vasculaires et de vraies racines (rhizoïdes). Leurs caractères morphologiques et anatomiques, ainsi que, leurs exigences écologiques diffèrent suivant les groupes (**Marouf, 2000**).

Ce groupe comprend à la fois, les mousses et les hépatiques (dont le nom vient du grec bryos: *mousse*) ayant des feuilles verdâtres lorsqu'elles sont humides. Les mousses sont généralement faciles à identifier. Ils se reproduisent par des capsules de spores qui s'élèvent au-dessus des feuilles. Ces organes sont utilisés pour l'identification des genres et des espèces des mousses.

Cependant, dans les environnements arides, les mousses manquent souvent de structures de reproduction et se reproduisent de manière asexuée par fragmentation simple ou spécialisée (**Belnap et al., 2001**).

#### 6.2.4. Les protistes hétérotrophes et animaux invertébrés

D'après **Büdel (2005)**, plusieurs organismes sont connus pour se nourrir de principaux microorganismes des croûtes biologiques du sol. Leur diversité et leur interaction trophique sont encore très mal comprises.

### 7. Facteurs influençant la distribution et la composition des biocroûtes

#### 7.1. Texture du sol

La texture du sol influence fortement la structure des communautés biologiques de la biocroûte. Les sols plus stables et à texture fine (comme le gypse et les loams limoneux) supportent des populations plus variées de cyanobactéries, de lichens et de mousses, que les sols à texture grossière moins stables (**Kleiner et Harper, 1977 ; Hansen et al., 1999**).

Les sols à texture grossière possèdent de larges filaments des cyanobactéries qui sont très mobiles telles que *Microcoleus*. Cependant, une fois les sols à texture fine sont suffisamment stabilisés par les cyanobactéries d'autres organismes tels que des algues vertes et d'autres espèces de cyanobactéries viennent alors coloniser ces sols (**Belnap et al., 2001**).

#### 7.2. Composition chimique du sol

La chimie du sol peut également influencer la couverture et la composition de la biocroûte. Les sols calcaires et gypsifères supportent généralement une couverture élevée de biocroûte riche en espèces. Certains taxons étant d'excellents indicateurs de la chimie du sol (**Belnap et al., 2001**). D'après **Büdel (2005)**, la salinité contrôle les cyanobactéries formant la croûte. A titre d'exemple :

- Les espèces *Microcoleus paludosus*, *Microcoleus sociatus*, *Microcoleus steenstrupii* et *Microcoleus vaginatus*, sont typiques pour les croûtes du sol peu ou non salé.
- L'espèce *Microcoleus chthonoplastes* est une cyanobactérie caractéristique des croûtes à salinité plus élevée.

#### 7.3. Température

L'action de la température est liée elle-même au problème de l'eau : lorsque la température augmente l'activité des germes passe par un maximum puis décroît. Dans les environnements trop chauds, certaines espèces tendent à s'enterrer pour se protéger contre une insolation trop intense.

Des minéraux translucides tels que le quartz, des efflorescences salines leur permettent de s'enfoncer à quelques centimètres de la surface. Elles trouvent ainsi une protection contre les intensités lumineuses trop fortes et contre une dessiccation trop rapide et des températures trop élevées (**Dommergues et Mangenot, 1970 ; Schlesinger *et al.*, 2003**).

#### **7.4. Précipitations**

L'activité biologique dans les écosystèmes arides et semi-arides dépend de l'importance et la fréquence des précipitations. En fait, les croûtes biologiques sont composées d'organismes qui ne sont actifs que lorsque le sol est humide. La quantité et la période de précipitation ont un impact significatif sur le fonctionnement physiologique des communautés microbiennes du sol (**Belnap *et al.*, 2004**).

#### **7.5. Altitude**

La couverture totale de la croûte est inversement proportionnelle à la couverture végétale vasculaire, car une moindre couverture végétale entraîne une plus grande surface disponible pour la colonisation et la croissance des organismes de la croûte. Ainsi, lorsque tous les types de croûtes sont combinés (cyanobactéries, mousses, lichens), la couverture est plus importante dans les sites à basse altitude (moins de 1000 m), que dans les sites à moyenne altitude (1000 à 2500 m) (**Hansen *et al.*, 1999**).

D'après **Belnap *et al.* (2001)**, la couverture végétale vasculaire dans les déserts, augmente la couverture de la croûte à plus basse altitude, probablement à cause de l'ombre créée sous le couvert végétal. À des altitudes plus élevées, les plantes vasculaires et les déchets végétaux occupent la majeure partie de la surface du sol, réduisant ainsi les possibilités de colonisation pour les organismes de la croûte.

#### **7.6. Stabilité de la surface**

La stabilité de la surface du sol est influencée par la texture, la profondeur et la teneur en eau (l'humidité). Le sable et le limon sont plus sensibles aux perturbations de surface lorsqu'ils sont secs, tandis que l'argile est très stable (**Belnap *et al.*, 2001**).

Des roches et des cailloux près ou à la surface contribuent à la stabilité du sol, ils peuvent augmenter le pourcentage de couverture de la croûte en protégeant la surface du sol contre les perturbations physiques. Les sols peu profonds abritent souvent une grande variété de cyanobactéries, de lichens et de mousses, quelle que, soit la texture du sol (**Belnap *et al.*, 2001**).

### 7.7. Structure de la communauté des plantes vasculaires

La structure verticale et horizontale des plantes vasculaires de nombreuses communautés végétales arides et semi-arides optimise la croissance des croûtes biologiques du sol.

Dans les régions plus froides, une plus grande diversité structurale de la végétation vasculaire se traduit généralement par une plus grande diversité de composition des croûtes biologiques.

Les plantes vasculaires créent des brise-vent et de l'ombre, influençant la quantité d'humidité et de lumière atteignant la surface du sol (**Rosentreter et McCune, 1992**).

### 7.8. Perturbation de la surface

L'intensité et le type de perturbation de la surface du sol, ainsi que le temps écoulé depuis la perturbation, influencent la composition des croûtes biologiques.

La présence, l'absence et l'abondance de taxons de début ou de fin de succession peuvent fournir des informations sur l'historique des perturbations d'un site.

Ces informations, combinées aux données sur la composition des communautés de plantes vasculaires, peuvent aider le gestionnaire des terres à comprendre l'histoire d'un site, sa productivité potentielle et son intégrité écologique (**Belnap *et al.*, 2001**).

## 8. Conséquences écologiques de la perturbation de croûtes biologique du sol

De nombreux types de perturbations menacent l'intégrité des croûtes biologiques du sol, y compris le changement climatique, l'augmentation de l'activité humaine, l'invasion par les herbes annuelles exotiques et l'augmentation subséquente du risque d'incendie. La plupart de ces perturbations agissent négativement sur le fonctionnement des croûtes biologiques en provoquant :

- Réduction de la couverture totale de la croûte biologique,
- Perturbation dans la composition de la croûte : les lichens et les mousses intolérants aux facteurs de perturbations sont remplacés par des cyanobactéries plus tolérantes aux perturbations,
- Perte de la stabilité du sol à cause de la faible sécrétion des polysaccharides,
- Réduction de la fixation du carbone et de l'azote dans le sol,
- Faible fixation et captage de la poussière et de matière organique,

- Faible production des chélateurs et faibles sécrétion de facteurs de croissance,
- Réduction du taux d'absorption des nutriments,
- Réduction du nombre et de diversité des organismes du réseau trophique.
- Modification de la manière dont les croûtes affectent les régimes hydrologiques locaux et l'établissement des plantes vasculaires.

En d'autre terme, la contribution des croûtes biologiques à l'écosystème environnant est fortement compromise (**Belnap, 2003**).

---

## Chapitre II

# Les Cyanobactéries

---

### 1. Généralités (définition et historique)

Les cyanobactéries, également appelées algues bleu-vert, bactéries bleu-vert ou cyanophyte, sont un ancien groupe d'organismes procaryotes que l'on trouve partout dans le monde à la fois dans les environnements terrestres et aquatiques (**Bold et Wynne, 1985**).

Dans le sol, les cyanobactéries se trouvent dans plusieurs endroits de la planète, y compris dans les environnements les plus arides (**Jeffery *et al.*, 2013**), dans les sols antarctiques et même dans les sources chaudes volcaniques (**Steunou *et al.*, 2006**). Ce sont des organismes très anciens, leur origine remonte au début du Précambrien il y a environ 3,5 milliards d'années (**Whitton, 1992**).

Les cyanobactéries sont des organismes relativement résistants, elles sont capables de se développer via la photosynthèse en conditions extrêmes de sécheresse (précipitations inférieures à 5 mm par an) et de supporter des périodes décennales sans pluie (**Jeffery *et al.*, 2013**).

Au cours de leur longue histoire évolutive sur la terre, les cyanobactéries ont colonisé presque tous les types d'environnements terrestres et aquatiques, des pôles aux déserts chauds, en passant par les habitats extrêmes comme les sources géothermiques ou les lacs hypersalins (**Whitton et Potts, 2000 ; Steunou *et al.*, 2006**), ainsi que des habitats improbables pour les phototrophes, comme le sous-sol des roches calcaires et des grottes de lave (**Garcia-Pichel, 2009**).

Les cyanobactéries étaient à l'origine appelées « algues bleu-vert » en raison de leur similitude morphologique avec les algues simples et de leur morphologie et diversité écologique.

Les changements substantiels dans leur nomenclature et leur terminologie ont commencé par la reconnaissance et la déclaration claires de leur origine bactérienne phylogénétique et de la structure procaryote (bactérienne) des cellules.

Le nom « algues bleu-vert » a été changé en « cyanobactéries » et ce terme a été communément accepté par la communauté scientifique du monde entier pour la désignation de ce groupe spécial de micro-organismes phototrophes (**Rippka et al., 1979 ; Rippka et Cohen– Bazire, 1983**).

## 2. Caractéristiques générales des cyanobactéries

Les cyanobactéries sont des procaryotes photosynthétiques possédant généralement la capacité de synthétiser la chlorophylle a (**Oliver et Galf, 2000**).

En outre, les cyanobactéries ont également été caractérisées par leur capacité à former des pigments phycobiliprotéines, à savoir : phycocyanine, phycoérythrine et allophycocyanine.

Elles accumulent parfois une forte concentration de pigment (phycopiliprotéine) dans certaines conditions, ce qui est à l'origine de la couleur bleuâtre de ces organismes, et donc des deux noms sous lesquels ils sont communément connus, cyanobactéries ou algues bleu-vert (**Oliver et Galf, 2000**).

Certaines cyanobactéries filamenteuses présentent différents types de ramification, ce qui leur confère une morphologie caractéristique souvent utilisée pour leur description taxonomique (**Castenholz, 2015**).

L'une des caractéristiques les plus remarquables des cyanobactéries est leur capacité à former des cellules spécialisées, comme les hétérocystes, impliqués dans la fixation de l'azote, ou les akinètes, des cellules de type spores permettant la survie dans des périodes défavorables.

Certains genres de cyanobactéries peuvent également former des structures reproductrices comme les hormogonies, de courts filaments mobiles capables de se disperser



dans l'environnement, et des baéocytes, groupes de cellules plus petites que les cellules mères qui peuvent également être mobiles au contact d'une surface. Ces cellules reproductrices complètent la division par fission binaire commune à toutes les cyanobactéries (**Cirés, 2012**).

La plupart des cyanobactéries se trouvent généralement dans la nature en formant des groupes de cellules ou de filaments sous forme de colonies caractéristiques, et même en formant des tapis microbiens associés par des relations symbiotiques avec un grand nombre d'organismes à savoir : des plantes (**Rasmussen et Svenning, 2001**), des champignons et des animaux invertébrés (comme les spongiaires) (**Wilkinson et Fay, 1979 ; Kneip et al., 2007**). Ces associations jouent un rôle très important dans le fonctionnement de l'écosystème et dans le cycle des nutriments.

Bien que, les caractéristiques photosynthétiques des cyanobactéries sont similaires à celles des algues eucaryotes et des plantes supérieures, leur organisation structurale et biochimique correspond à celles des bactéries Gram-négatives (**Stanier et Cohen-Bazire, 1977**). Étant procaryotes, elles partagent avec d'autres bactéries, l'absence de noyau et de paroi extracellulaire stratifiée (**Bold et Wynne 1985**).

La majorité des cyanobactéries sont des photoautotrophes oxygénées et leurs processus de vie nécessitent principalement de l'eau, du dioxyde de carbone, de la lumière et certaines substances inorganiques.

### **3. Morphologie et organisation cellulaire**

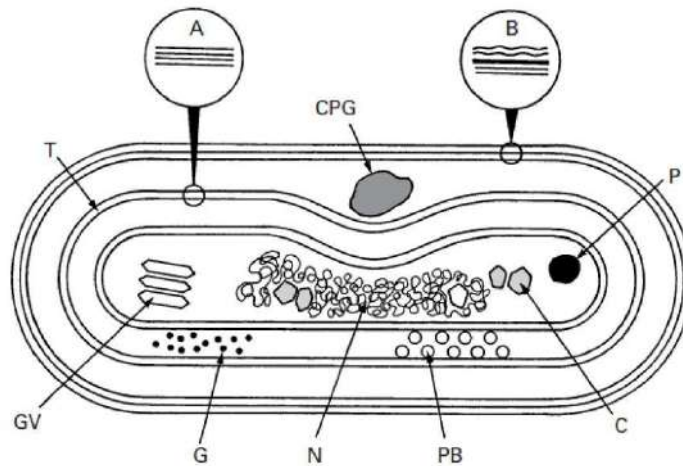
Les cyanobactéries présentent une diversité morphologique considérable, elles peuvent être unicellulaires (Cocci et bacilles) à filamenteuses ou en colonies formant un " tapis " ou matre (**Tamagniniet al., 2002**) . La morphologie des cyanobactéries peut différer d'une espèce à l'autre ; la taille des cellules est très variable, allant de moins de 1 µm à plus de 10 µm de diamètre (**Garcia-Pichel, 2009**).

La plupart des cyanobactéries se trouvent dans la nature en formant des groupes de cellules ou de filaments sous la forme de colonies caractéristiques, et même en formant des tapis microbiens associés à d'autres micro-organismes (**Loza, 2011**).

### 3.1. Cellules végétatives

La structure cellulaire des cyanobactéries est commune, bien qu'il existe une grande diversité morphologique entre les différents groupes.

Les cellules végétatives constituent le type cellulaire de base de toutes les cyanobactéries (Figure 08).



**Figure 08:** Coupe d'une cellule végétative de cyanobactéries (Adams et Duggan, 1999).

*Abréviations :* L'encart (A) est une vue agrandie d'un thylakoïde, montrant les membranes unitaires appariées. L'encart (B) est une vue agrandie de l'enveloppe cellulaire montrant la membrane externe (en haut), la couche de peptidoglycane et la membrane cytoplasmique. C, carboxysome ; CPG, granule de cyanophycyne ; T, thylakoïde ; P, granule de polyphosphate ; N, région nucléoplasmique ; G, granules de glycogène ; PB, phycobilisome ; GV, vésicule de gaz.

Les cellules cyanobactériennes ont une largeur comprise entre 0,5  $\mu\text{m}$  et 50-100  $\mu\text{m}$  (Garcia-Pichel, 2009). La plupart des cellules cyanobactériennes possèdent une enveloppe cellulaire à 3 couches similaire à celle des bactéries Gram-négatives, avec une membrane externe, une paroi de peptidoglycanes et une membrane cytoplasmique (Hoiczky et Hansel, 2000), bien qu'une grande variété morphologique existe au sein de ce groupe.

Plusieurs caractéristiques ultra-structurelles sont typiques des cyanobactéries. L'enveloppe cellulaire est de type de bactéries Gram négatives (Garcia-Pichel, 2009). La couche la plus interne de la paroi cellulaire est formée par le peptidoglycane, qui confère une sensibilité aux cyanobactéries contre le lysozyme et la pénicilline (Frank et al., 1962).

Des pores de tailles différentes, disposés ou non de manière ordonnée, perforent la paroi cellulaire cyanobactérienne (**Garcia-Pichel, 2009**).

La génome qui constitué d'ADN double brin et circulaire (**Makino et Tsuzaki, 1971**) non lié à des histones situées au centre du cytoplasme avec une taille varie entre  $1,6 \times 10^9$  et  $8,6 \times 10^9$  pb, ce qui est comparable à celle de la plupart des autres bactéries (entre  $1,0 \times 10^9$  et  $3,6 \times 10^9$  pb) (**Herdman et al., 1979**).

Des ribosomes de type bactérien (70S) (**Rodríguez-López et Vázquez, 1968**) et une série de granules, qui contiennent généralement des substances de réserve, dont l'abondance dépend des conditions dans lesquelles l'espèce se trouve, sont également dispersés dans tout le cytoplasme (**Loza, 2011**). Il comprend des granules de glycogène (polyglucose), des granules de cyanophycine, des carboxysomes (corps polyédriques) et des granules de polyphosphate (volutine) (**Castenholz, 2015**).

L'organe photosynthétique des cyanobactéries se situé dans les membranes intracellulaires (thylakoïdes). Chaque thylacoïde est constitué d'une membrane à double unités renfermant un espace intrathylakoïde. Les thylakoïdes peuvent être disposés parallèlement à la membrane cellulaire, radialement ou en petites piles désordonnées, selon les espèces. Ils peuvent être simples ou empilés, généralement en fonction des conditions d'éclairage (**Garcia-Pichel, 2009**).

L'appareil photosynthétique des cyanobactéries utilise l'eau comme donneur d'électrons pour obtenir un pouvoir réducteur. Il est composé de deux photosystèmes (PSI et PSII) et d'une chaîne de transport électronique similaire à celle des organismes eucaryotes (**Stewart, 1980 ; Schmetterer, 1994**).

Les pigments photosynthétiques des cyanobactéries sont: la chlorophylle a, un composant du photosystème (I) et le principal collecteur d'énergie; caroténoïdes, à fonction protectrice contre l'oxydation des pigments (**Stanier et al., 1971**) et les phycobiliprotéines, présents uniquement dans les cyanobactéries et certaines algues (**Cohen-Bazire et Bryant, 1982**).

Les phycobiliprotéines peuvent être la phycocyanine et l'allophycocyanine présentes dans toutes les cyanobactéries, ainsi que la phycoérythrine et la phycoérythrocyanine moins fréquemment. Ils sont très efficaces pour capter l'énergie, faisant partie du système d'antenne

dans des complexes multimoléculaires appelés phycobilisomes, la cédant principalement au photosystème II (Sidler, 1994).

En plus, ils sont la partie azotée de la cellule avec la plus grande capacité de mobilisation, variant leur proportion en fonction de la source d'azote qui existe dans l'environnement (Allen et Smith, 1969).

Les vacuoles de gaz qui sont composées de nombreuses vésicules de gaz cylindriques allongées portant un capuchon pointu à chaque extrémité. Les vésicules de gaz sont constituées d'une couche de protéines de 2 nm d'épaisseur, contiennent des gaz et sont complètement imperméables à l'eau (Castenholz, 2015).

### 3.2. Cellules spécialisées

En plus des cellules végétatives décrites ci-dessus, certaines cyanobactéries sont capables de différencier différents types de cellules spécialisées avec des différences à la fois au niveau morphologique et dans l'organisation structurelle et physiologique. Cela leur permet de s'adapter aux différents habitats dans lesquels ils se trouvent (Loza, 2011).

#### 3.2.1. Hormogonie

Les hormogonies sont souvent définies comme des chaînes de 5 à 15 cellules avec des diamètres de cellules inférieurs à ceux des trichomes végétatifs (Castenholz, 2015), ils sont formées et libérées par le plus grand trichome parental (Garcia-Pichel, 2009).

Ils remplissent une fonction dans la dispersion de l'organisme. Les cellules hormogonies peuvent ou non être différentes en taille et en forme des cellules végétatives. Le détachement peut impliquer la différenciation d'une cellule nécrie séparant le trichome végétatif de l'hormogonie. La dispersion est facilitée par l'expression de traits phénotypiques, qui peuvent varier selon les souches. Les hormogonies finissent par s'installer et se redifférencier en un organisme végétatif typique (Garcia-Pichel, 2009).

La fonction principale est celle de la reproduction (Fay, 1983) et de la dispersion puisqu'elles peuvent être mobiles (Whitton, 1992) et peuvent également adhérer à des surfaces solides (Herdman, 1988). Si ces formes de reproduction sont unicellulaires, elles sont appelées gonidies (Geitler, 1932).

La formation et la libération de l'hormogonie semblent être un processus chronométré associé aux conditions environnementales ou à des étapes particulières d'un cycle morphogénétique (**Castenholz, 2015**).

### 3.2.2. Hétérocystes

Les hétérocystes sont des cellules spécialisées dans la fixation de l'azote atmosphérique en conditions aérobies. Grâce à la présence de l'enzyme nitrogénase à l'intérieur de la cellule (**Wolk *et al.*, 1994**). Les Hétérocystes se développent généralement seulement après la forte diminution de la concentration d'azote inorganique combiné (en particulier d'ammoniac) dans le milieu (**Castenholz, 2015**).

La différenciation d'une cellule végétative en hétérocyste est irréversible (**Whitton, 1992**). Elles sont généralement plus grandes que les cellules végétatives (**Garcia-Pichel, 2009**) (Figure 09.a).

Ces cellules peuvent développer des couches tégumentaires épaisses pour empêcher la diffusion d'O<sub>2</sub> qui inhibe l'enzyme nitrogénase (**Cardemil et Wolk, 1981**). Les hétérocystes peuvent se différencier des cellules terminales (hétérocystes terminaux) ou des cellules du trichome (hétérocystes intercalaires ou latéraux) (**Garcia-Pichel, 2009**).

La forme, le nombre et l'emplacement des hétérocystes dans le trichome sont un caractère taxonomique utilisé dans le système de classification traditionnel (**Komárek et Anagnostidis, 1989**).

### 3.2.3. Akinètes

Les akinètes sont des formes sporulées qui se différencient des cellules végétatives lorsque les conditions environnementales ne sont pas favorables (**Nichols et Adams, 1982**), comme dans des conditions de carence en nutriments et/ou de limitation de la lumière (**Castenholz, 2015**). Elles sont formées exclusivement par des cyanobactéries filamenteuses hétérocystes (mais pas par tous) (**Garcia-Pichel, 2009**) (Figure 09.b).

Les akinètes sont caractérisées par leur taille agrandie par rapport aux cellules végétatives, leur paroi cellulaire épaisse et des couches tégumentaires supplémentaires, et leur teneur élevée en réserves d'azote sous forme de granules de cyanophycine (**Garcia-Pichel,**

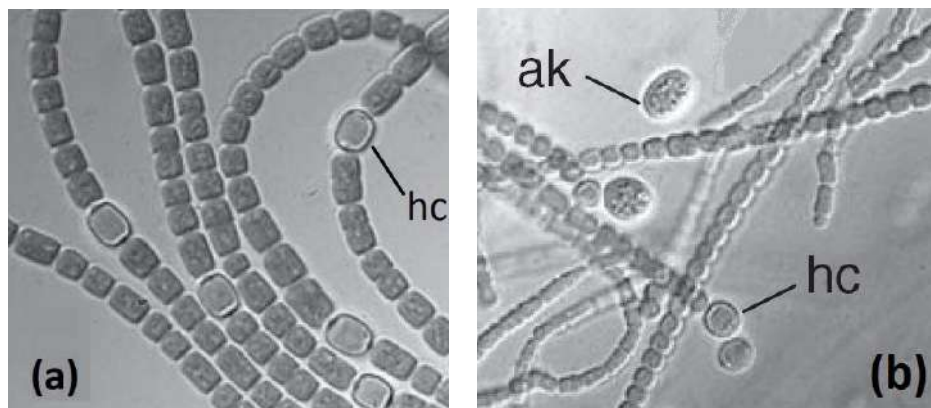
2009). Elles se différencient des cellules végétatives, se développent et acquièrent une paroi épaisse entourant l'ancienne paroi.

D'après **Castenholz (2015)**, les akinètes sont capables d'accumuler la cyanophycine, du glycogène, des lipides et des pigments caroténoïdes.

En raison de leur résistance à la dessiccation et aux basses températures (y compris le cycle de gel-dégel), et à la digestion dans les intestins des animaux ; les akinètes sont considérées comme des formes de repos dans le cycle de vie des cyanobactéries (**Garcia-Pichel, 2009**).

La germination des akinètes se produit lorsque les conditions environnementales deviennent favorables, et dans ce cas elles ont la capacité de produire de nouveaux filaments (**Loza, 2011**).

Le schéma de formation des akinètes est généralement lié à l'emplacement des hétérocystes. Elles sont soit adjacentes, soit éloignées de ces structures (**Castenholz, 2015**).



**Figure 09:** Vue au microscope optique des hétérocystes et des akinètes. (a) *Anabaena* filamenteux avec hétérocystes intercalaires (hc) ; (b) Différenciation cellulaire dans *Nostoc* montrant des cellules végétatives en forme de tonneau, des hétérocystes (hc) et des akinètes (ak). (**Garcia-Pichel, 2009**)

### 3.2.4. Poils terminaux

Ce sont des différenciations multicellulaires se produisant à l'extrémité des trichomes chez certains membres du genre *Calothrix* et des cyanobactéries alliées (famille botanique des *Rivularaceae*), en réponse à la limitation des nutriments (par exemple le manque du phosphore).

Les parties terminales du trichome se différencient de manière irréversible en fines et longues rangées de cellules étroites, presque incolores et vacuolées (d'où le terme cheveux). Les cheveux sont un site d'expression préférentiel de l'activité phosphatase liée à la surface cellulaire (**Garcia-Pichel, 2009**).

### 3.2.5. Cellules nécridies

Les cellules nécridies se produisent dans des cyanobactéries véritablement multicellulaires. Ces cellules subissent un processus suicidaire programmée (apoptose), qui commence par la perte de turgescence et la fuite de certains contenus cellulaires et se poursuit avec le rétrécissement et la séparation des parois transversales (septa) des cellules voisines. Enfin, les cellules nécridies se rompent et se désintègrent ou restent sous forme de petites cellules vestigiales isolées (**Garcia-Pichel, 2009**).

Les cellules adjacentes au nécridie développent généralement des morphologies typiques des cellules terminales (apicales). La formation de nécridies peut conduire à la séparation d'un trichome en deux (prolifération) ou au détachement de l'hormogonie du filament végétatif.

La plupart des informations sur les nécridies sont observationnelles et aucune étude n'a été réalisée pour étudier la régulation de ce mécanisme morphogénétique (**Garcia-Pichel, 2009**).

## 4. Croissance et division cellulaire

La plupart des cyanobactéries unicellulaires et coloniales et certaines formes filamenteuses subissent une fission binaire par un type de division constrictive dans laquelle toutes les couches de l'enveloppe cellulaire (souvent y compris la gaine) se développent vers l'intérieur jusqu'à ce que la séparation cellulaire soit complète ou presque complète (**Castenholz, 2015**).

La division cellulaire se produit ici par la croissance vers l'intérieur de toutes les structures tégumentaires (membrane cytoplasmique, paroi cellulaire, membrane externe et gaine visqueuse), généralement en position équatoriale (**Garcia-Pichel, 2009**).

Dans d'autres cyanobactéries, en particulier les types "oscillatoriens", qui manquent de constriction sévères au niveau de la structure des parois transversales, la membrane externe (et la gaine si elle est présente) est continue et n'est pas impliquée dans la division (**Castenholz, 2015**). Au lieu de ça, les couches tégumentaires externes peuvent être continues le long du trichome, et la formation de parois transversales peut impliquer l'invagination de la membrane plasmique et de la paroi cellulaire uniquement, comme cela a été démontré chez le *Nostoc* (**Garcia-Pichel, 2009**).

Dans les cyanobactéries oscillatoriennes filamenteuses, une ou plusieurs invaginations tégumentaires (futurs parois transversales) peuvent être initiées avant que la division cellulaire ne soit terminée.

Un changement généralisé de plan de division dans les cellules le long du trichome entraîne des trichomes bisériate ou multisériés (deux ou plusieurs rangées de cellules), et un changement dans le plan de division se produisant dans une seule cellule et maintenu pendant plusieurs cycles de fission entraînant une vraie ramification, comme dans *Stigonema*.

Dans les formes filamenteuses morphologiquement complexes, la division cellulaire peut être méristématique, ne se produisant que dans certaines parties du trichome (**Garcia-Pichel, 2009**).

## 5. Classification des cyanobactéries

Les cyanobactéries sont des procaryotes divers ; qui en raison des caractéristiques qu'elles partagent avec les algues eucaryotes, ont d'abord été considérées comme un type particulier de microalgues. Pour cette raison, ainsi que leur composition pigmentaire, les cyanobactéries étaient autrefois appelées « algues bleu-vert », terme encore utilisé dans de nombreuses publications sur le sujet (**Cirés, 2012**).

Outre la double terminologie utilisée, la taxonomie des cyanobactéries se caractérise par la coexistence de classifications botaniques et bactériologiques, faisant l'objet de discussions scientifiques récurrentes encore non résolues à ce jour.



En effet, la taxonomie des cyanobactéries a d'abord été abordée d'un point de vue botanique dans les études taxonomiques détaillées de **Bornet et Flauhault (1886-1888)**, **Geitler (1932)** et **Desikachary (1959)**. A base du quelle, les cyanobactéries ont été incluses dans la division Cyanophyte selon cette taxonomie traditionnelle.

Plus récemment, **Komárek et Anagnostidis (1989, 1999, 2005)** ont revu la taxonomie des cyanobactéries et ont tenté de la moderniser en introduisant le terme « cyanoprocaryota ». Ces auteurs ont également effectué une compilation détaillée sur l'ancienne et la nouvelle espèce de cyanobactérie décrite, fournissant des informations très précieuses sur l'écologie et la distribution de ces taxons.

Dans les années 1970, avec la reconnaissance des caractéristiques bactériennes de ce groupe, un nouveau système de classification a été mis en évidence, basé sur les critères établis par le code bactériologique international de nomenclature (**Lapage et al., 1992**).

Les premières approximations ont été faites par **Stainer et Cohen-Bazire (1977)**, suivis de **Waterbury et Stainer (1977)** ; **Rippka et al. (1979)** entre autres, ces derniers étant ceux qui ont conçu les premières clés pour déterminer les cyanobactéries en culture.

### 5.1. Classification botanique

Selon la tradition botanique, la taxonomie des cyanobactéries a été construite en utilisant des critères essentiellement morphologiques (donc phénotypiques) basés sur des observations d'échantillons naturels (**Garcia-Pichel, 2009**), qui comprennent principalement la formation de colonies, la morphologie cellulaire et les enveloppes extracellulaires, mode de division cellulaire, la pigmentation, la reproduction et dans une moindre mesure sur la base de leurs propriétés physiologiques et biochimiques (**Loza, 2011**).

En fait, il existe deux systèmes taxonomiques botaniques parallèles :

- Le système «Geitlerian», regroupant environ 1300 espèces regroupées en 145 genres et trois ordres. Ce système de classification a été le plus largement accepté et a fait l'objet de mise à jour et de modifications plus modernes dans le système «Anagnostidis / Komarek».
- Le système «Drouet » représente une tentative de simplifier arbitrairement le système précédent, ne regroupant que 62 espèces dans 24 genres. Il n'a jamais été jugé approprié par la plupart des taxonomistes, mais il a été le bienvenu par

de nombreux biochimistes et physiologistes en raison de sa facilité d'utilisation (**Garcia-Pichel, 2009**).

Le deux systèmes de classification botanique, régi par le code international de nomenclature botanique (**Greuter *et al.*, 2000**), requiert comme référence taxonomique des échantillons fixes et préservés, tels que des échantillons d'herbier (**Palinska *et al.*, 2006**).

Environ 2000 espèces de cyanobactéries ont été publiées et acceptées sous le code international de nomenclature botanique. Il a été divisé en 04 ordres présentés dans le tableau (03).

**Tableau 03** : Taxonomie des cyanobactéries selon la nomenclature botanique de **Komàrek et Anagnostidis (1989, 1999, 2005)** ; **Anagnostidis et Komàrek (1990)** ; (**Niiyama et al., 2011**).

Ordre	Caractéristiques principales	Familles
OSCILLATORIALES	Comprend les cyanobactéries possédant une organisation en filaments, ils se reproduisent généralement par fragmentation du trichome formant l'hormogonie et manquent d'hétérocystes et d'acinètes. Certains peuvent avoir une gaine recouvrant les trichomes	<i>Borziaceae</i> <i>Pseudanabaenaceae</i> <i>Schizotrichaceae</i> <i>Phormidiaceae</i> <i>Oscillatoriaceae</i> <i>Gomontiellaceae</i>
CHROOCOCCALES	Comprend toutes les cellules unicellulaires. Les cyanobactéries sont regroupées selon les types de cellules, les enveloppes et le type de reproduction.	<i>Synechococcaceae</i> <i>Merismopediaceae</i> <i>Microcystaceae</i> <i>Chroococcaceae</i> <i>Entophysalidaceae</i> <i>Hydrococcaceae</i> <i>Chamaesiphonaceae</i> <i>Dermocarpellaceae</i> <i>Xenococcaeae</i> <i>Hyellaceae</i>
NOSTOCALES	Regroupe les filamenteux pourvus d'hétérocystes et d'acinètes. Ainsi que des cellules de diffusion comme l'hormogonie. Ils sont regroupés selon la morphologie des colonies, les filaments, ainsi que la différenciation et la position des hétérocystes et la différenciation des d'acinètes.	<i>Scytonemataceae</i> <i>Microchaetaceae</i> <i>Rivulariaceae</i> <i>Nostocaceae</i>
STIGONEMATALES	Formé par des filamenteux avec un thalle morphologiquement compliqué. La différenciation s'effectue principalement en fonction de la structure des filaments, du type de ramification, de la position des hétérocystes et des processus de reproduction	<i>Chlorogloeopsaceae</i> <i>Capsosiraceae</i> <i>Stigonemataceae</i> <i>Fischerellaceae</i> <i>Bourzinemataceae</i> <i>Loriellaceae</i> <i>Nostochopsaceae</i> <i>Mastigocladaceae</i>

## 5.2. Classification bactériologique

Outre l'approche botanique, les cyanobactéries ont été également classées selon une systématique bactériologique basée sur le code international de nomenclature des bactéries. A partir des travaux réalisés dans les années 70 par **Stanier et Cohen-Bazire (1977)** ; **Rippka (1979)**, l'approche bactériologique s'est focalisée non seulement sur les propriétés morphologiques mais aussi physiologiques, cytologiques et biochimiques des cultures axéniques de cyanobactéries.

Des critères tels que la composition pigmentaire, la teneur en acides gras, la composition nucléotidique et la longueur du génome ont été progressivement intégrés à ces classifications bactériologiques (**Wilmotte, 1994**).

Premièrement, les cyanobactéries ont été classées en cinq sections par **Rippka et al. (1979)**, qui ont été ensuite réorganisés selon des critères ultrastructuraux, physiologiques, écologiques et biochimiques (pourcentage de G + C ; hybridation ADN-ADN) dans la première édition du Manuel de bactériologie systématique de Bergey (**Boone et Castenholz, 1989**).

Les schémas publiés par **Rippka et al. (1979)** et Manuel de Bergey (**Boone et Castenholz, 1989**) ont été révisés dans la deuxième édition du manuel de Bergey en 2001 (**Boone et Castenholz, 2001**), en utilisant des interprétations phylogénétiques basées sur les séquences du gène codant pour l'ARN 16S ribosomal (ARNr 16S). Cette dernière édition comprend des informations collectées à la fois à partir de sources bactériologiques et physiologiques, qui ont permis de distinguer cinq sous-sections, équivalentes aux ordres établis dans la classification botanique.

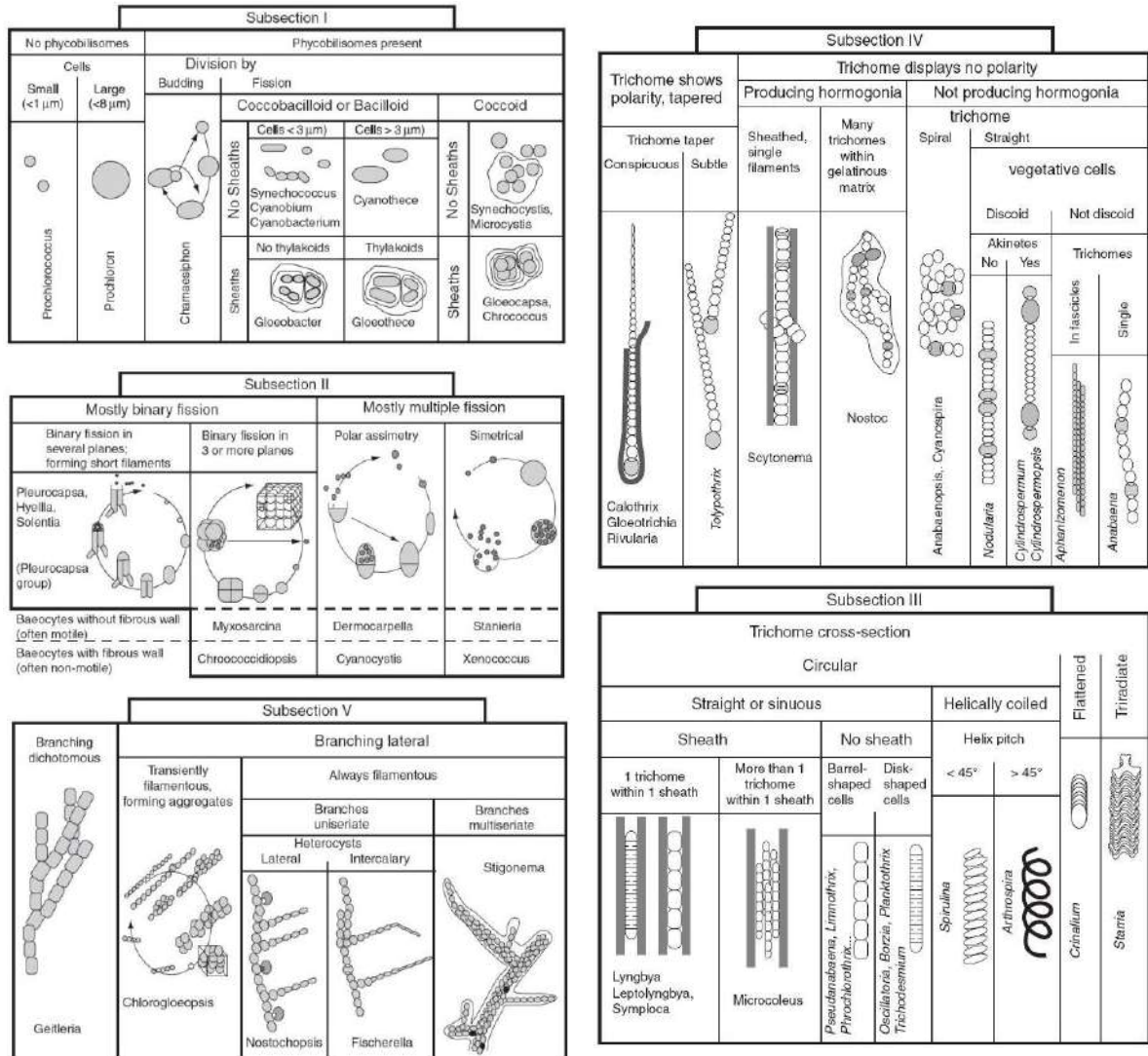
La clé de diagnostic pour les cinq sous-sections, comme indiqué dans le manuel de Bergey, est reproduite dans le tableau 04.

La plupart des genres reconnus dans chaque sous-section peuvent être trouvés dans la figure 10, dans laquelle ils ont été rassemblés selon certains critères simples, principalement visuelles. Cette vue générale n'est pas destinée à remplacer des descriptions génériques plus approfondies.

**Tableau 04** : Clé diagnostique des sous-sections des cyanobactéries, selon le manuel de bactériologie systématique de Bergey (**Garcia-Pichel, 2009**).

<b>Sous-section</b>	<b>Critères de définition</b>
Sous-section I (Chroococcales)	Unicellulaire, non filamenteux. Cellules isolées ou en agrégats. Division cellulaire par fission binaire en 1, 2 ou 3 plans, symétrique ou asymétrique, ou par bourgeonnement
Sous-section II (Pleurocapsales)	Unicellulaire, non filamenteux. Cellules isolées ou en agrégats. Reproduction par fission multiple sans croissance, donnant des béaocytes (cellules plus petites que la cellule mère), ou par fission binaire et multiple
Sous-section III (Oscillatoriales)	Fission filamenteuse et binaire dans un seul plan, produisant des trichomes unisériés sans véritable ramification. Aucun hétérocyste ou akinète formé
Sous-section IV (Nostocales)	Filamenteuse, division se produisant uniquement dans un plan pour donner des trichomes unisériés sans véritable ramification. Hétérocystes formés lorsque l'azote combiné est faible
Sous-section V (Stigonematales)	Filamenteuse, division se produisant périodiquement ou communément dans plus d'un plan, produisant des trichomes multisériés, des trichomes vraiment ramifiés, ou les deux. Hétérocystes formés lorsque l'azote combiné est faible

*Les noms entre parenthèses correspondent aux noms des ordres selon le système botanique.*



**Figure 10 :** Genres reconnus dans le manuel de bactériologie systématique de Bergey dans chacune des cinq sous-sections de cyanobactéries (Garcia-Pichel, 2009).

## 6. Distribution écologique

Les cyanobactéries ont une grande distribution écologique, colonisant de nombreux écosystèmes, des systèmes aquatiques aux systèmes terrestres et même des environnements extrêmes tels que les déserts arides (Samolov *et al.*, 2020 ; Ju *et al.*, 2021) et les sources chaudes (Norris *et al.*, 2002 ; Steunou *et al.*, 2006).

Elles colonisent les écosystèmes marins et d'eau douce (lacs, rivières, ruisseaux,...etc.). Elles peuvent également coloniser de nombreux écosystèmes terrestres, à condition qu'il y ait une certaine ressource en eau, même par intermittence (Hoffman, 1988).

On les trouve poussant sur des surfaces nues (sols, roches et arbres), même dans des environnements aussi extrêmes que les déserts, ou sur plusieurs millimètres dans des substrats diaphanes plus ou moins mous (sols, grès et calcaire) (**Garcia-Pichel, 2009**).

## **7. Adaptation de cyanobactéries aux conditions extrêmes**

Les cyanobactéries sont capables de tolérer différents types d'environnements et de s'adapter aux changements de lumière, de salinité, de température, d'humidité, de disponibilité en oxygène et en nutriments...etc. (**Loza, 2011**).

### **7.1. Adaption à la température**

La température optimale pour la croissance de nombreuses cyanobactéries est supérieure d'au moins plusieurs degrés à celle de la plupart des algues eucaryotes. Cette caractéristique peut jouer un rôle important dans la dominance des cyanobactéries dans les latitudes tempérées (**Castenholz, 2015**).

Les cyanobactéries thermophiles peuvent supporter des températures de 73 °C dans les sources chaudes (**Garcia-Pichel, 2009**) et même dans les surfaces rocheuses terrestres et des sols désertiques chauds (**Garcia-Pichel et Belnap, 1996**). Cette température est considérée comme la limite supérieure pour tout organisme phototrophe (**Garcia-Pichel, 2009**).

Les cyanobactéries prédominent également à des températures basses et glaciales dans les étangs d'eau douce des régions polaires, probablement en raison de l'exclusion de la plupart des autres phototrophes, mais dans ce cas, la température optimale réelle pour la plupart de ces organismes peut être considérablement plus élevée (**Vincent, 2004 ; Tang et al., 1997**). Les vastes tapis microbiens d'eau douce et terrestres de l'Antarctique sont composés principalement de cyanobactéries (**Castenholz, 2015**).

### **7.2. Adaption à la salinité**

La capacité de résister à une salinité élevée permet aux cyanobactéries de dominer de nombreux lagons marins hypersalés et lacs salés (**Bauld, 1981 ; Borowitzka, 1986 ; Stal, 1995**). Bon nombre de ces organismes se développent mieux à des salinités inférieures à celles trouvées dans leurs habitats les plus courants (**Garcia-Pichel et al., 1998**).

Certaines formes se développent dans les flaques de pluie ou de fonte des neiges avec des concentrations de soluté inorganique extrêmement faibles, et certains types halotolérants se développent dans des saumures saturées de NaCl (**Garcia-Pichel, 2009**).

### **7.3. Adaption à la dessiccation**

De nombreuses cyanobactéries terrestres résistent à la dessiccation et aux cycles de gel-dégel (**Garcia-Pichel, 2009**). D'après **Potts (1994)**, certaines cyanobactéries sont particulièrement résistantes à la dessiccation, d'où la prévalence de vastes tapis de cyanobactéries dans les plans d'eau hypersalins éphémères, les sols désertiques et tropicaux, sous forme de croûtes épilithiques et cryptoendolithiques dans les grès désertiques froids et chauds, et dans les habitats terrestres ou subaériens dans de nombreux habitats tropicaux ou régions subtropicales.

### **7.4. Adaption à l'intensité de rayonnement solaire**

Les cyanobactéries prospèrent dans les grottes, au fond des lacs et dans les zones côtières, où la lumière est extrêmement faible, mais certaines formes terrestres développent des populations permanentes dans les zones tropicales montagneuses exposées aux plus forts rayonnements solaires sur Terre (**Garcia-Pichel, 2009**).

### **7.5. Adaption à l'acidité**

L'une des limitations les plus évidentes au développement des cyanobactéries semble être l'acidité. Beaucoup de cyanobactéries se développent bien dans des lacs alcalins. En revanche aucune croissance de ce groupe microbien n'a été observée en dessous de pH 4,5.

Généralement, le bon développement des cyanobactéries dans de nombreux habitats extrêmes est souvent le résultat de leur résilience métabolique face aux agressions environnementales, plutôt que la conséquence d'une croissance soutenue (**Garcia-Pichel, 2009**).



## 8. Métabolisme des cyanobactéries

Les cyanobactéries sont des organismes photoautotrophes par excellence et leur métabolisme est généralement orienté vers les réactions anaboliques.

La base de leur métabolisme est la conversion de l'énergie radiante en énergie chimiquement utilisable et la réduction du CO<sub>2</sub> en matière organique. Le donneur d'électrons pour la réduction du CO<sub>2</sub> est l'eau, qui est oxydée en oxygène moléculaire. Le nom de ce type de métabolisme est dérivé de la libération d'oxygène: la photosynthèse oxygénée. Elle est exclusivement réalisée par les organismes dans les conductions lumineuses (les cyanobactéries et les plastes à l'intérieur des algues et des plantes) (**Garcia-Pichel, 2009**).

Le principale caractéristique physiologique/biochimique des cyanobactéries, qui les distingue de tous les autres procaryotes, est le double photosystème qui permet l'utilisation de H<sub>2</sub>O comme photoréducteur avec pour conséquence la libération d'O<sub>2</sub>.

La chlorophylle « a » sert de pigment au centre de réaction de la photosynthèse. Il est également impliqué dans la captation de la lumière pour toutes les cyanobactéries, comme dans les chloroplastes des algues et des plantes eucaryotes (**Castenholz, 2015**).

Les éléments chimiques fondamentaux impliqués dans le métabolisme des cyanobactéries sont le carbone, l'azote et le phosphore.

Concernant **le carbone**, trois types de métabolisme peuvent se produire en fonction de leur source:

- Le photoautotrophisme: lorsque les cyanobactéries utilisent le carbone inorganique dans la photosynthèse oxygénée;
- Le photohétérotrophisme: lorsque les cyanobactéries utilisent les composés carbonés comme source d'énergie.
- Le chémohétérotrophisme: lorsque les cyanobactéries sont capables de croître dans l'obscurité, en utilisant un composé organique comme source de carbone et d'énergie (**Smith, 1982**).

Certaines cyanobactéries peuvent alternativement utiliser H<sub>2</sub>O et H<sub>2</sub>S comme sources de pouvoir réducteur et peuvent, ainsi se développer de manière photosynthétique en milieu aérobie et anaérobie (**Tandeau de Marsac et Houmard, 1993**).

À travers le cycle réducteur du pentose phosphate, les cyanobactéries accumulent du glycogène en présence de lumière, constituant la principale réserve de carbone de ces organismes. Plus tard, le glycogène peut être utilisé dans l'obscurité par la respiration comme principale source d'énergie, dans le cycle oxydatif du pentose phosphate (**Pelroy et Bassham, 1972**).

De cette manière, le cycle du pentose suppose un mécanisme de concentration de CO<sub>2</sub> dans lequel intervient l'enzyme Rubisco (**Badger et Price, 1990**), ce qui améliore l'efficacité de la photosynthèse dans la fixation du carbone inorganique (**Miller et al., 1990**).

Parmi les nutriments inorganiques, **l'azote** est d'une importance considérable car il représente près 10% du poids sec des cellules cyanobactériennes. Le nitrate (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) et l'ammonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) sont des sources pratiquement universelles d'azote pour les cyanobactéries, mais l'urée ou d'autres composés azotés organiques peuvent être utilisés par certaines souches.

De plus, de nombreuses espèces de cyanobactéries sont capables de fixer l'azote gazeux (N<sub>2</sub>) grâce à la présence de l'enzyme nitrogénase à l'intérieur de l'hétérocyste.

Cependant, la photosynthèse oxygénée et la fixation de l'azote sont des processus incompatibles car la nitrogénase est inactivée par l'oxygène (**Kumar et al., 2010**).

Concernant **le phosphore**, les cyanobactéries utilisent cet élément sous forme d'orthophosphates, à travers un ou plusieurs systèmes de transport actifs ou passifs, lorsqu'il y a de fortes concentrations dans le milieu, rejoignant plus tard les différentes voies métaboliques (**Healey, 1982**).

L'orthophosphate peut être absorbé et stocké de manière intracellulaire sous forme de polyphosphate, et l'absorption peut être facilitée par l'action de phosphatases liées à la surface, qui libèrent du phosphate lié aux molécules organiques (**Garcia-Pichel, 2009**).

Les cyanobactéries sont également capables d'utiliser des phosphates organiques, grâce à la présence de ces enzymes (**Grossman et al., 1994 ; Whitton et al., 2005**).

## 9. Rôles des cyanobactéries dans le sol et au sein des croûtes biologiques

Les cyanobactéries peuvent jouer un rôle clé dans la structure et les flux énergétiques des écosystèmes, en raison de leur grande tolérance aux changements environnementaux et de leur polyvalence métabolique (**Garcia-Pichel, 2009**).

La colonisation des sols désertiques par les cyanobactéries conduit à l'agrégation du sol, à la protection contre l'érosion, à la fixation du carbone et de l'azote, à l'augmentation de la matière organique du sol et à la facilitation de la croissance ultérieure des lichens, des mousses et enfin des plantes vasculaires (**Belnap *et al.*, 2001**).

D'un point de vue fonctionnel, les cyanobactéries des croûtes biologiques du sol peuvent être divisées en trois groupes différents :

(1) Les cyanobactéries filamenteuses, telles que *Microcoleus*, qui stabilisent les sols en collant les particules de sol entre elles et forment ainsi des agrégats de sol en raison de la présence de matrice extracellulaire. Ces cyanobactéries sont responsables de la formation de biocroûtes et sont également les espèces de cyanobactéries les plus abondantes dans les biocroûtes (**Büdel *et al.*, 2016**). La formation de filaments chez les cyanobactéries est une caractéristique essentielle qui leur permet de coloniser des environnements physiquement instables et d'agir en tant que pionniers réussis dans le processus de bio stabilisation (**Garcia-Pichel et Wojciechowski, 2009**).

(2) Cyanobactéries qui préfèrent vivre dans l'environnement de la croûte biologique, renforçant le rôle écologique des croûtes biologiques, par exemple, par leur contribution au cycle du carbone et de l'azote. Des exemples sont le *Chroococcidiopsis*, le *Scytonema* et le *Stigonema*.

(3) Cyanobactéries présentes uniquement de manière stochastique dans les croûtes biologiques et pouvant provenir d'autres habitats, tels que l'environnement aquatique ou la symbiose des lichens (par exemple, *Chroococcus*, *Gleocapsa*, *Gloeocapsopsis*, *Cylindrospermum*, de nombreuses espèces de *Phormidium*, *Tolypothrix*) (**Büdel *et al.*, 2016**).

## 10. Techniques moléculaires pour l'étude des cyanobactéries

Actuellement, les études génétiques de l'ADN jouent un rôle essentiel dans la reconstruction des relations évolutives des organismes, permettant, d'une part, de confirmer la taxonomie traditionnelle ou de mettre en évidence de nouvelles relations phylogénétiques.

L'application de techniques moléculaires pour amplifier certaines parties du génome afin de caractériser et de déduire les relations phylogénétiques chez les cyanobactéries, telles que les études sur la biodiversité, a considérablement augmenté ces dernières années. Ainsi, l'analyse génétique moléculaire de l'ADN extrait des habitats naturels est couramment utilisée aujourd'hui, appliquant un grand nombre de stratégies pour éviter la culture sélective (**Loza, 2011**).

Pour étudier la variabilité des populations et la diversité génomique des espèces cyanobactériennes, une grande variété de méthodes moléculaires ont été utilisées. Ces méthodes se basent sur l'utilisation des gènes fonctionnels, de gènes phylogénétiquement informatifs ou de gènes qui se sont révélés être des marqueurs utiles de la présence de micro-organismes dans les échantillons (**Loza, 2011**).

Certaines des approches moléculaires de la taxonomie des cyanobactéries comprennent les hybridations d'ADN, la PCR directe et le séquençage des gènes, et les empreintes digitales PCR (RFLP, ARDRA, DGGE, TGGE). Les bibliothèques de clones plus sophistiquées et la métagénomique s'intègrent de plus en plus à ce domaine (**García-Pichel, 2008**).

Parmi les approches moléculaires adoptées pour caractériser les cyanobactéries on cite :

- La technique PCR (polymerase chain reaction): La PCR directe et le séquençage de régions génétiques (gène ARNr 16S et *cpcBA-IGS*) à valeur phylogénétique prouvée chez les cyanobactéries. Ces marqueurs génétiques sont pratiquement universels parmi les cyanobactéries et montrent des séquences hautement conservées dont les variations entre les organismes peuvent être liées aux distances évolutives (**Cirés, 2012**).

Le principal marqueur génétique chez les procaryotes est les gènes codant pour l'ARN de la petite sous-unité des ribosomes (16S) et plus connu sous le nom de gène d'ARNr 16S. Ce gène, considéré comme « l'horloge moléculaire » de l'évolution bactérienne a été largement utilisé chez les cyanobactéries (**Nübel *et al.*, 1997**) fournissant ainsi une

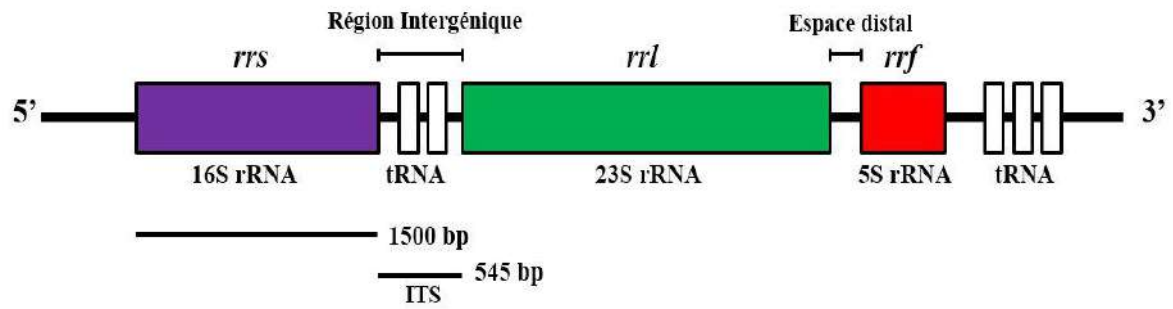
énorme banque de séquences très précieuse pour les études phylogénétiques. Le gène de l'ARNr 16S est organisé au sein d'un opéron avec les gènes « rrl » et « rrf », codant pour les ARNr 23S et 5S, respectivement (Figure 11).

Les cyanobactéries peuvent présenter soit une ou plusieurs copies de cet opéron, généralement identiques mais qui peuvent également différer en raison de variations dans les régions intergéniques (**Iteman *et al.*, 2000**).

- Approches métagénomiques : les approches métagénomiques sont désormais de plus en plus utilisées afin d'étudier les communautés microbiennes au sein d'un environnement donné (**Riesenfeld *et al.*, 2004**).

Dans l'ensemble, l'ADN génomique total des organismes présents dans une niche environnementale donnée est extrait directement, et ceci sans aucune étape de culture et isolement au préalable (**Riesenfeld *et al.*, 2004**).

Plusieurs techniques de séquençage haut débit pourront ensuite être appliquées afin de séquencer et analyser l'intégralité des acides nucléiques présents dans l'échantillon prélevé, notamment la technologie de la CRT Solexa/ illumina dite « Séquençage par synthèse », dont le principe de séquençage est basé sur l'incorporation réversible des nucléotides fluorescents (CRT : *cyclic reversible termination*) et par lecture optique de la fluorescence (**Metzker, 2010**). Il s'agit là également, d'un séquençage en temps réel, basé sur la détection de la fluorescence mais en présence des 4 nucléotides marqués. Des séquences de 25 paires de bases sont produites puis alignées, grâce à des logiciels, et comparées à une séquence de référence pour reconstituer la séquence recherchée. Cette technologie permet d'obtenir plusieurs centaines de milliers de séquences d'ADN, à partir d'un seul échantillon extrait d'un environnement donné. Elle représente la méthode la plus puissante pour quantifier précisément et caractériser la diversité microbienne dans des environnements complexes (**Claesson *et al.*, 2010**).



**Figure 11** : Représentation schématique de l'opéron d'ARN ribosomique Adapté par **Sturion (2004)**.

*Les lignes noires indiquent les régions non codantes ; les régions de lecture ouvertes (des différents ARNr et ARNt) sont représentées par des encadrés. Abréviations : ARNr : acide ribonucléique ribosomique ; ITS : espace transcrit interne; ARNt : transfert d'acide ribonucléique.*

---

*Partie II*

*Matériel Et Méthodes*

---

---

# **Chapitre I**

## **Présentation de la zone d'étude**

---

L'approche méthodologique retenue dans ce chapitre, tient compte d'une double démarche : d'une part, la connaissance du milieu physique en tant que « biotope » où survivent les cyanobactéries colonisant les croûtes biologiques, d'autre part, la connaissance des facteurs biotiques qui expriment les potentialités biologiques relatifs à ce cadre écologique (écosystème aride).



## 1. Zone d'étude

Notre étude a été menée dans la région d'Oued Souf, qui fait partie de la Wilaya d'El-Oued, située au nord du Sahara Algérien (Figure 12).

## 2. Facteurs abiotiques

La définition du contexte écologique de la zone d'étude, en tant que composante abiotique, se fera sur la base de l'analyse de divers éléments (Géographie, géomorphologie, climat, pédologie).

### 2.1. Situation géographique

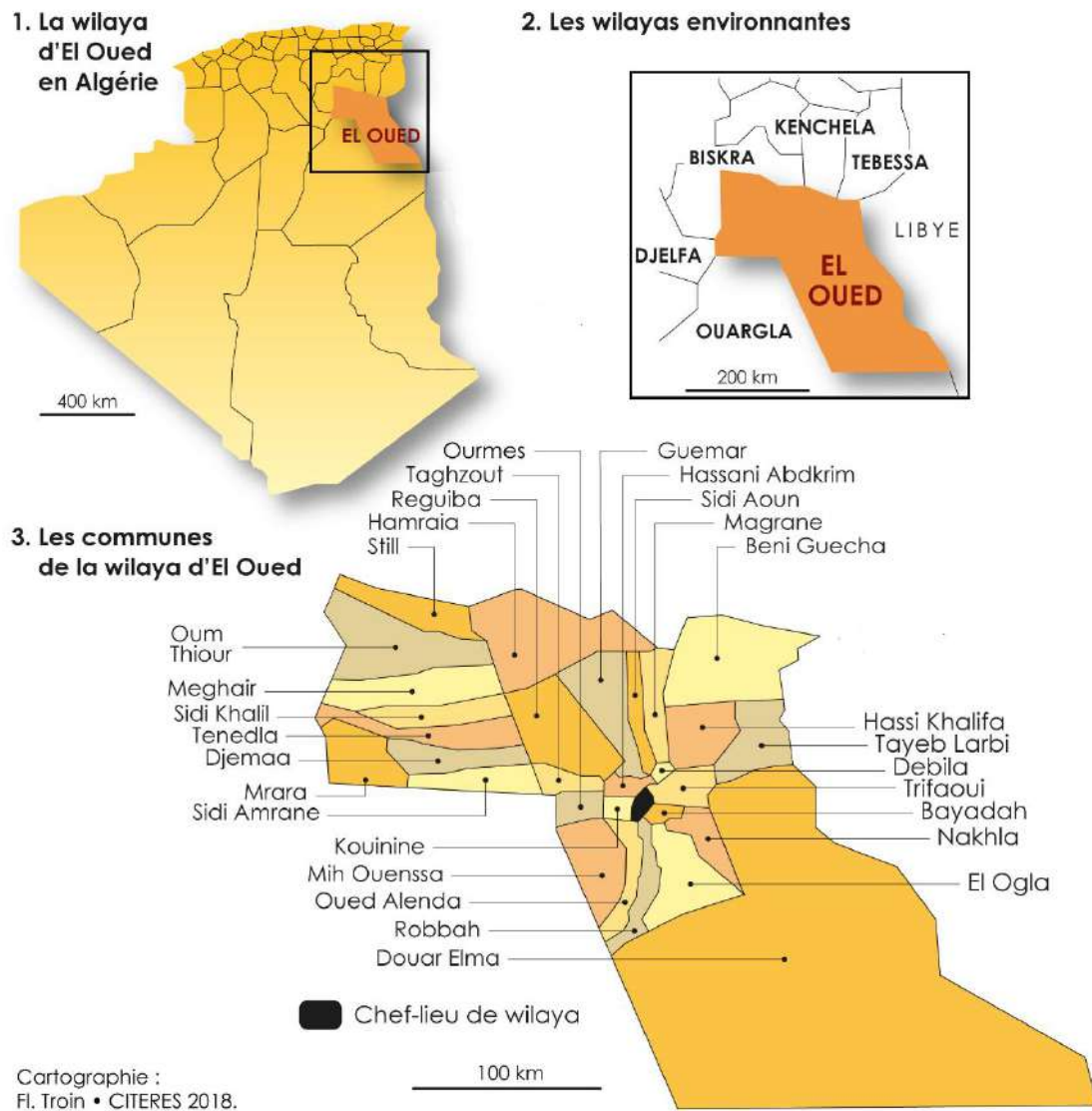
La région d'Oued Souf est l'une des principales oasis du Sahara septentrional Algérien. Elle est située au sud-est de l'Algérie (33° à 34° latitude Nord; 6° à 8° longitude Est), à une distance de 650 km de la capitale, au nord-est du Sahara septentrional. Elle occupe une superficie de 44586 km<sup>2</sup>, représentant 1,87 % de la superficie du territoire nationale (ANDI, 2014).

Les limites naturelles de la région d'étude sont:

- Au Nord par la zone des Chotts (Melghir et Merouane),
- Au Sud par l'extension de l'Erg oriental,
- A l'Ouest la vallée d'oued Righ,
- A l'Est : Chott tunisien El-Djerid (Voisin, 2004).

Pour ce qui est des limites administratives, la wilaya d'El Oued est limitée :

- A l'Est par la république Tunisienne,
- Au Nord - Est par la wilaya de Tébessa,
- Au Nord par la wilaya de Khenchla et Biskra,
- Au Nord- Ouest par la wilaya de Biskra,
- A l'Ouest par la wilaya de Djelfa,
- Au Sud-Ouest et Sud par la wilaya d'Ouargla (Voisin, 2004).



**Figure 12 :** Localisation géographique de la région d'étude (Kadri et Chaouche, 2018).

## 2.2. Géomorphologie

La région d'Oued Souf prend deux aspects géomorphologiques : le plus dominant est l'ensemble dunaire ; ce sont de grandes accumulations sableuses avec des dunes qui peuvent atteindre les 100 mètres de hauteur. L'autre aspect est appelé localement «Sohounes» (plusieurs sahanes), c'est une région plate et déprimée, formant des dépressions fermées, entourées par les dunes, souvent assez étendus et parfois caillouteux ou recouverts par des vieilles formations d'encroûtements gypseux du quaternaire (ONRGM, 1999).

### 2.3. Topographie

La région d'Oued Souf se trouve à une altitude moyenne de 80 m, accusant ainsi une diminution notable du sud au nord pour être à 25 m au-dessous du niveau de la mer dans le chott Melghir qui occupe le fond de l'immense bassin du Bas Sahara. Elle possède des dunes qui dépassent parfois les 100 m de hauteur (ANRH, 2009).

### 2.4. Géologie et lithologie

Du point de vue géologique, la région d'Oued Souf correspond à un large plateau désertique abritant quelques formations du Mio-pliocène, érodées. Les clips buttes témoins surélevées de 10 à 50 m représentent les reliefs développés dans la région (Nadjah, 1971).

La partie sud-est est constituée par les sables du grand erg oriental s'étendant au nord et au sud sur 300 kms environ. Les dunes de sables aux arêtes de "SIF" (sabre), forme typique de relief de ces sables. L'hydrographie de la région est représentée par d'anciens lits d'écoulement qui traversent la région du Sud vers le Nord, en particulier les Oueds Maya et Righi (ONRGM, 1999).

### 2.5. Hydrogéologie

La région d'Oued Souf qui fait partie du Sahara septentrional recèle dans son sous-sol d'importantes réserves en eau contenues dans des aquifères superposées de la nappe phréatique dite libre à la nappe la plus profonde dit albien. Selon l'ANRH (2009), la vallée du Oued Souf et sa périphérie puisent son eau dans les nappes profondes suivantes:

#### 2.5.1. Nappe phréatique

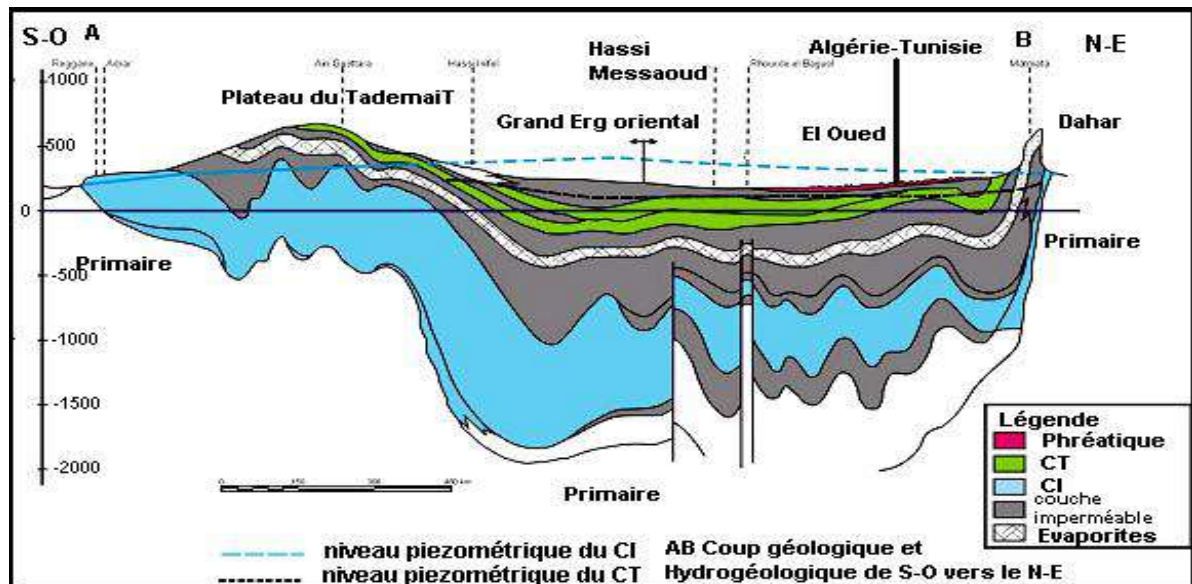
La nappe phréatique présente dans toute l'Oasis du Souf correspond essentiellement à la partie supérieure des formations continentales déposées à la fin du Quaternaire, elle peut être rencontrée à des profondeurs variant de 10 et 83 mètres. Vu son importance, cette nappe représente la source principale d'irrigation d'importantes palmeraies, elle est surtout exploitée par des puits traditionnels. La circulation des eaux dans cette nappe est relativement lente sur toute la région d'Oued Souf particulièrement dans les zones caractérisées par l'existence de lentilles argileuses qui influent sur la perméabilité des sables. Excepté dans la région des Chotts la nappe phréatique est présente sur toute la zone d'étude.

### 2.5.2. Nappe du Complexe Terminal (C.T)

La zone de production de cette nappe se situe entre 200 et 500 m, le débit moyen par forage varie entre 25 et 35 l/s avec une qualité chimique de 2 à 3 g/l de résidu sec. Le niveau hydrostatique de la nappe oscille entre 10 et 60 mètres selon les zones (DHW, 2007).

### 2.5.3. Nappe du Continental Intercalaire (C.I)

La nappe du Continental Intercalaire est captée à une profondeur moyenne de 1900 m. L'eau au niveau de cette nappe se distingue par sa température très élevée atteignant plus de 60 °C, et un résidu sec de 2 à 3 g/l (DHW, 2007).



**Figure 13:** Coupe hydrogéologique transversale du complexe terminal et continental intercalaire (UNESCO, 1972).

## 2.6. Données climatiques de la région d'étude

### 2.6.1. Climat

D'après **Ozenda, (1991)**, la région d'Oued Souf est caractérisée par un climat aride de type saharien désertique. En hiver la température baisse au-dessous de 0 °C, alors qu'en été elle atteint 50 °C. Les précipitations sont faibles et irrégulières.

La faiblesse de précipitations et les fortes températures devant un pouvoir évaporant élevé font que le déficit hydrique est quasi permanent dans cette région. Ces conditions climatiques extrêmes influencent la densité, la biodiversité et le fonctionnement microbiologique du sol (**Oustani, 2006**).

Vu la grande influence du climat sur les croûtes biologiques, on a jugé utile de présenter les données climatiques des dix dernières (2009 à 2018) et celles relatives à l'année de prélèvement des échantillons des biocroûtes.

### 2.6.2. Températures

La température agit directement sur la vitesse de la réaction des individus, sur leur abondance et leur croissance (**Dajoz, 1971**). La région d'étude présente de forts maxima de température en été et des minima en hiver (**Voisin, 2004**).

Les températures mensuelles maximales (M), minimales (m) et leurs moyennes mensuelles enregistrées dans la région d'étude durant l'année 2018 et pendant les dix dernières années (2009 à 2018), sont détaillées dans le tableau 05.

**Tableau 05:** Températures mensuelles moyennes, maxima et minima dans la région d'étude durant l'année 2018 et pendant les dix dernières années (2009 à 2018)

Température (C°)		Mois											
		Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Jun	Juil	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
2018	T moy	12,7	12,4	18,8	22,6	26	31,1	37,5	32,3	30,6	22,8	16,4	12
	m	7,1	7,2	12,4	14,9	19	23,8	29,3	26,2	24,2	16,4	10,3	5,5
	M	19,1	17,8	25,1	29,6	32,4	37,3	44,5	38,1	37,1	28,9	22,7	19,3
2009 Jusqu'à 2018	T moy	11,65	13,24	17,34	22,17	26,66	31,36	34,49	34,00	29,61	23,68	16,91	12,48
	m	5,01	6,76	10,60	14,77	19,83	24,37	26,98	26,67	23,18	16,92	10,67	6,13
	M	18,29	19,74	24,07	29,56	33,59	38,35	41,98	41,44	36,04	30,45	23,15	18,83

(Tutiempo, 2020)

*M* : Moyennes mensuelles des températures maximales.

*m* : Moyennes mensuelles des températures minimales.

*T moy*: Moyennes des températures mensuelles.

Les prélèvements thermiques mensuelles et journalières (maximales, minimales et moyennes) effectués durant l'année 2018 sont :

- Le mois le plus chaud est Juillet avec 37,5 °C.
- Le mois le plus froid est Décembre avec 5,5 °C.
- La plus haute température enregistrée est de 50 °C (le 05 Juillet).
- La plus basse température enregistrée est de 1 °C (le 09 Février).
- Température moyenne annuelle 22,93 °C.
- Température maximale moyenne annuelle 29,33 °C.
- Température minimale moyenne annuelle 16,36 °C.

### 2.6.3. Précipitations

Les précipitations constituent un facteur écologique d'importance fondamentale pour le fonctionnement et la répartition des écosystèmes terrestres (Elhai, 1968). Comme dans la majeure partie des régions sahariennes, les précipitations sont marquées par leur caractère faible et irrégulier (Nadjah, 1971).

Les données pluviométriques enregistrées pour l'année de 2018 et pendant les dix dernières années (2009 à 2018), sont représentées dans le tableau 06.

**Tableau 06:** Précipitations enregistrées à la région d'étude durant l'année 2018 et pendant les dix dernières années (2009 à 2018)

Précipitation (mm)	Mois											
	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Jun	Juil	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
<b>2018</b>	0	22,1	2,28	0	1,02	0	0	3,05	0	1,02	0,51	0
<b>2009 Jusqu'à 2018</b>	2,62	7,12	8,72	8,36	1,23	0,23	0,21	0,74	9,63	3,66	6,53	0,97

(Tutiempo, 2020)

Dans notre région d'étude, le mois le plus pluvieux au cours de l'année 2018 est Février avec 22,1 mm (Tableau 06). Par contre, une sècheresse quasi permanente à caractériser le mois de Janvier, Avril, Juin, Juillet, Septembre et Décembre. Le cumul des précipitations annuelles est de 29,98 mm. Le nombre de jours de pluie durant l'année 2018 est 22 jours. La plus haute précipitation enregistrée au cours de cette année est de 14,99 mm le 20 Février 2018.

#### 2.6.4. Vent

Le vent est l'un des éléments les plus caractéristiques du climat (**Seltzer, 1946**). Selon **Dajoz (1996)**, le vent a une action indirecte en modifiant la température et l'humidité.

Dans la région d'étude, les vents sont fréquents et cycliques (**Nadjah, 1971**). Ils sont caractérisés par des directions dominantes variables en fonction des saisons. Les vents provenant de la méditerranée sont de direction Est-Nord. Ils sont appelés El-bahri, en raison de leur charge en humidité et soufflent généralement au printemps. Tandis que, les vents du Siroco ou Chihili apparaissent pendant la période estivale venant de Sud ou Sud-Ouest (**Halis, 2007**).

Les vents de Siroco se manifestent par des chaleurs excessives. Les valeurs de vitesse moyenne mensuelle du vent durant l'année 2018 et pendant les dix dernières années (2009 à 2018), sont annoncées dans le tableau 07.

**Tableau 07** : Valeurs de vitesse moyenne mensuelle du vent enregistrées dans la région d'étude durant l'année 2018 et pendant les dix dernières années (2009 à 2018)

Vents (Km/H)	Mois											
	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Jun	Juil	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
<b>2018</b>	11	10,2	15,8	14,4	16	13,1	13,6	11,4	11,9	11,5	11,1	8
<b>2009 Jusqu'à 2018</b>	9,67	9,32	9,07	8,99	8,94	9,17	9,35	9,59	45,61	51,91	58,97	66,15

(Tutiempo, 2020)

Selon le tableau 07, les vents sont fréquents durant toute l'année 2018. Les vitesses les plus élevées ont été enregistrées durant la période allant de Mars jusqu'au Juillet, avec une moyenne mensuelle maximale de 15,8 km/h enregistrée durant le mois de Mars. La vitesse maximale du vent enregistrée est de 74,1 km/h.

### 2.6.5. Humidité relative de l'air

L'humidité est un état de climat qui représente le pourcentage de la vapeur d'eau dans l'atmosphère. Elle dépend de plusieurs facteurs à savoir : la quantité d'eau tombée, le nombre de jours de pluie, la température, les vents et de la morphologie de la station considérée (**Faurie et al., 1980**).

Les taux d'humidité relative pour l'année 2018 et pour les dix dernières années (2009 à 2018) sont présentées dans le tableau 08.

**Tableau 08** : Moyennes mensuelles de l'humidité relative de l'air dans la région d'étude durant l'année 2018 et pendant les dix dernières années (2009 à 2018)

Humidité relative (%)	Mois											
	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Jun	Juil	Aou	Sep	Oct	Nov	Déc
<b>2018</b>	54,9	56,2	41,9	39,5	37,9	33,7	23,5	39,7	39,3	48,9	58	59,8
<b>2009 Jusqu'à 2018</b>	58,9	48,0	43,9	39,2	33,8	31,5	27,8	31,6	42,6	48,0	54,8	61,6

(Tutiempo, 2020)

L'humidité relative varie d'une saison à l'autre. La valeur de l'humidité moyenne maximale dans la région d'étude durant l'année 2018 a été enregistrée pendant le mois de Décembre avec 59,8 %. Alors que, la valeur de l'humidité moyenne minimale a été enregistrée pendant le mois de Juillet avec 23,5%. Quant à l'humidité moyenne annuelle, elle



est de 44,44 % (durant l'année 2018). Le taux d'humidité relative varie d'une saison à l'autre (Tableau 08).

### 2.6.6. Evaporation

L'évaporation dans la région d'étude est très importante. Elle est favorisée par les fortes températures et les vents desséchants.

Selon l'ONM d'El Oued (2017), la moyenne annuelle de l'évaporation est de 2311,51 mm. Le maximum d'évaporation est atteint au mois de Juillet (367,82 mm), alors que, le minimum est enregistré durant le mois de Décembre (78,65 mm).

### 2.6.7. Insolation

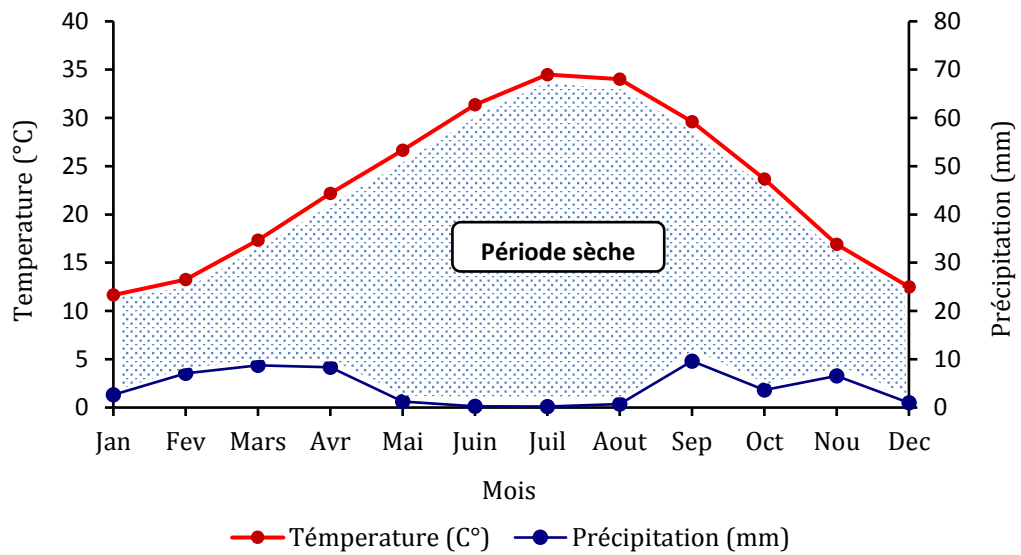
En raison, de la faible nébulosité de l'atmosphère, la quantité de lumière solaire est relativement forte, ce qui provoque un effet desséchant et augmente la température (Ozenda, 1983).

Les durées d'insolation sont évidemment très importantes au Sahara et varient assez notablement d'une année à l'autre, et même suivant les périodes de l'année envisagées. Selon l'ONM d'El Oued (2017), la durée moyenne d'insolation est d'environ 281,13 heures, avec un maximum de 375,19 heures au mois de Juillet, et un minimum de 218,46 heures au mois de Décembre.

### 2.6.8. Synthèse climatique

#### 2.6.8.1. Diagramme Ombrothermique de Bagnouls et Gaussen

Le Diagramme Ombrothermique de Bagnouls et Gaussen (1953) permet de suivre les variations saisonnières de la réserve hydrique. Il est présenté à travers une échelle où  $P=2T$ .



**Figure 14 :** Diagramme Ombrothermique de Bagnouls et Gaussen pour la région d'étude (2009-2018)

D'après le diagramme ombrothermique élaboré pour la région d'étude pour la période (2009-2018) (Figure 14), la période sèche s'étale sur toute l'année.

### 2.6.8.2. Climagramme d'Emberger

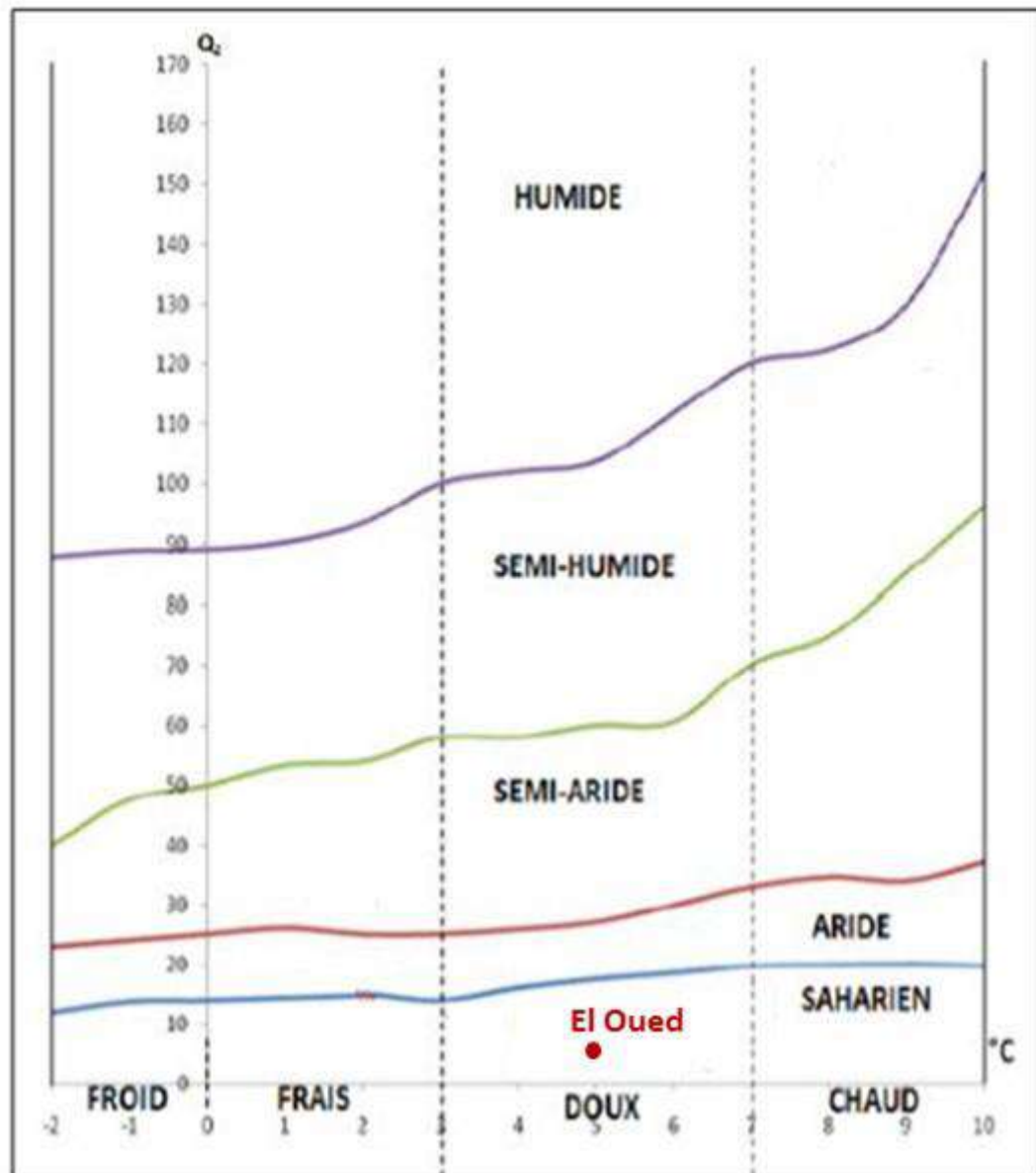
Le Climagramme d'Emberger (1955) permet de connaître l'étage bioclimatique de la région d'étude. Il est représenté en axe des abscisses par la moyenne des températures minimales du mois le plus froid et en axe des ordonnées par le quotient pluviothermique ( $Q_2$ ) d'Emberger (**Le Houerou, 1995**).

Pour la détermination de Climagramme d'Emberger, nous avons utilisé la formule de **Stewart (1974)** adaptée pour l'Algérie, qui se présente comme suit :

$$Q_2 = 3,43 \text{ p/ (M-m)}$$

- $P$  = Pluviométrie moyenne en (mm)
- $M$  = Moyenne des Maxima du mois le plus chaud en (°C)
- $m$  = Moyenne des minima du mois le plus froid en (°C)

Une lecture du Climagramme d'Emberger, située notre région d'étude dans l'étage bioclimatique Saharien, à hiver doux avec des quotients pluviothermique ( $Q_2$ ) de 4,63 (Figure 15).



**Figure 15** : Etage bioclimatique de la région de l'étude selon le Climagramme d'Emberger (2009-2018)

## 2.7. Pédologie

Les types de sols de la région d'Oued Souf sont constitués surtout par une seule formation d'apport éolien avec des caractères d'halomorphie et d'hydromorphie. En effet, la salinité des sols est fortement liée à la présence d'une nappe à faible profondeur. Ainsi, presque tous les sols halomorphes de la région se situent dans des dépressions où la nappe est proche de la surface du sol à une profondeur inférieure à 2 mètres (**Mustapha et al., 2011**).

Les sols dans cette région sont généralement des sols peu évolués. Ils sont caractérisés par une structure particulière et une texture sableuse. Le sol se compose de silice, gypse, de calcaire et parfois d'argile (Voisin, 2004). Au Nord de la région le gypse se rencontre sous forme des blocs rocheux profonds solides. A l'Ouest, la pierre gypseuse s'allonge vers la région de Hobba (Halis, 2007). Par ailleurs, les sols cette région sont peu fertiles, avec une très faible teneur en eau et en éléments nutritifs (BNEDER, 1998).

### 3. Facteurs biotiques

#### 3.1. Flore

La flore de la région d'étude est caractérisée par des arbustes et des touffes d'herbes espacées croîtront au pied des dunes. Les plantes spontanées sont caractérisées par de leur forte adaptation aux conditions pédoclimatiques de leur milieu. Ces plantes sont représentées par des *Poacées*, des *Cistacées*, des *Fabacées*, des *Cypéracées*, des *Astéracées* et des *Liliacées* (Halis, 2007).

Généralement, la végétation est présentée par cinquante-et-un (51) espèces réparties en vingt-quatre (24) familles (Nadjah, 1971 ; Voisen, 2004 ; Halis, 2007). Parmi les espèces végétales les plus connues on cite :

- **Les plantes spontanées** : *Aristida pungens*, *Cyperus conglomeratus* et *Ephedra alata*,
- **Les plantes cultivées** : *Solanum tuberosum*, *Lycopersicum exulentum* et *Phoenix dactylifera*.

#### 3.2. Faune

Le peuplement animal de la région d'étude est presque essentiellement composé des articulés ou des mammifères (Voisin, 2004). D'une manière générale, les deux principaux groupes d'animaux peuplant les différents milieux de la région d'étude sont les invertébrés (Insectes, arachnides) et les vertébrés (Mammifères, oiseaux et reptiles).

---

## **Chapitre II**

# **Méthodologie de travail**

---

Le chapitre méthodologie de travail est consacré à la description des sites d'étude et à la présentation de la démarche expérimentale adoptée pour la réalisation de ce travail. La structuration des différentes étapes de notre méthodologie est illustrée dans la figure 16.

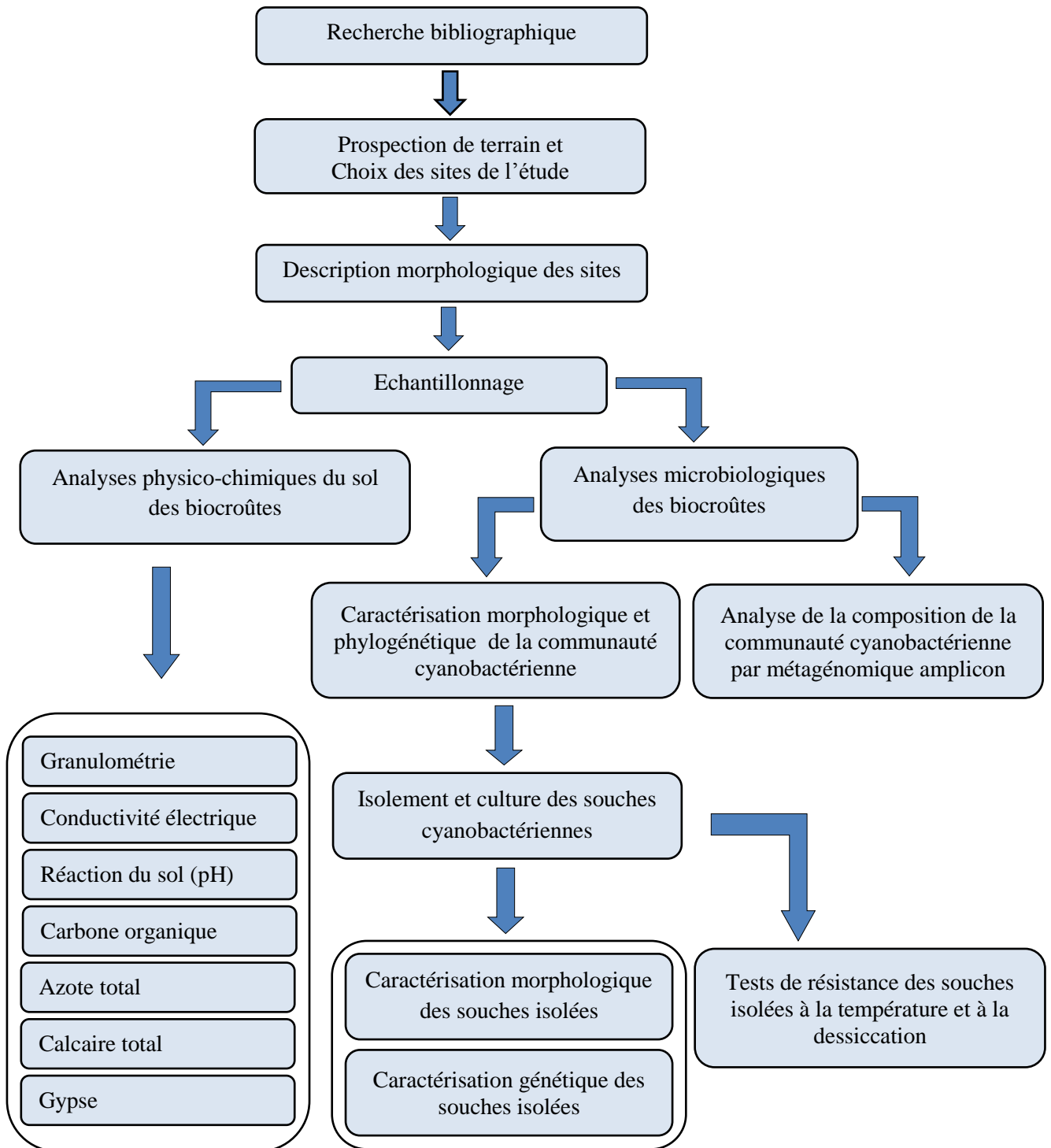


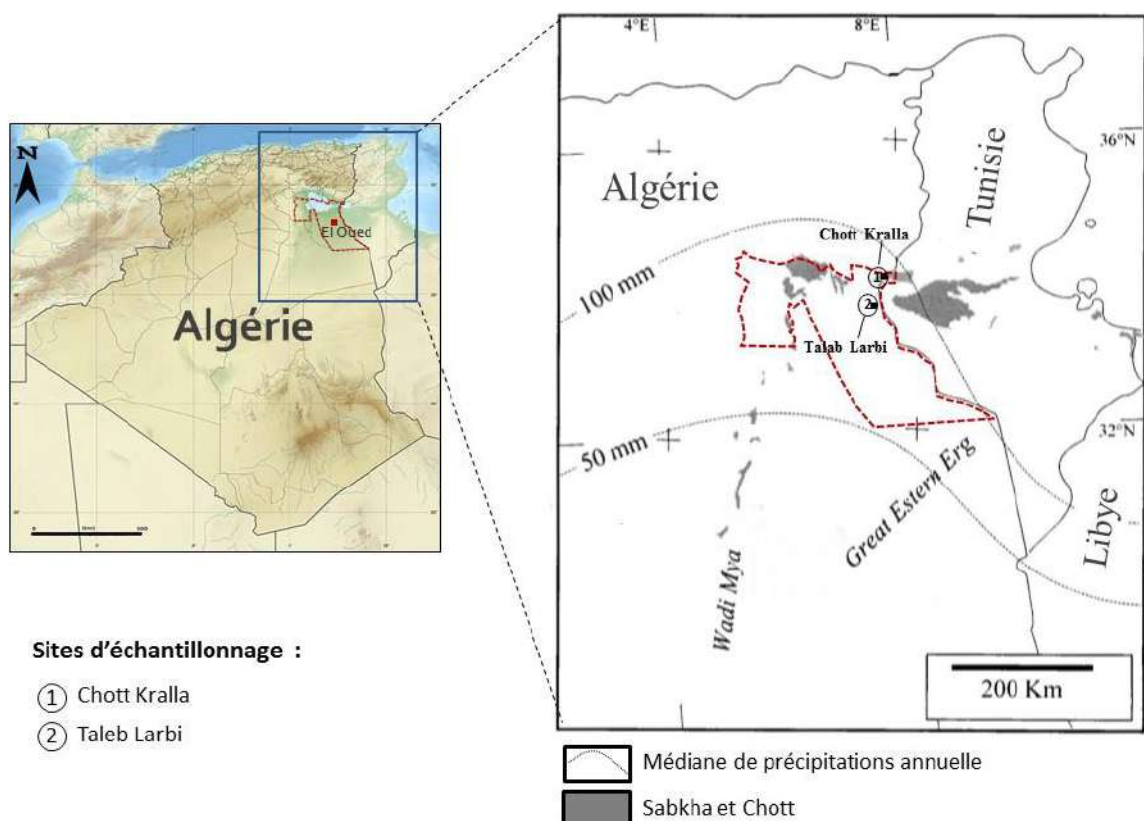
Figure 16 : Méthodologie de travail.

## 1. Choix et description des sites d'étude

La sélection des sites d'étude a été réalisée après une prospection de terrain effectuée le 26/Déc/2018. Ainsi, deux sites présentant des croûtes biologiques bien développées ont été retenus. Il s'agit du site Chott Kralla et du site Taleb Larbi.

Bien que, les deux sites sont géographiquement peu éloignés l'un de l'autre (47 km) ; il est évident qu'ils appartiennent à des unités géomorphologiques et éco-pédologiques différentes (Figure 17). Le choix de ces sites s'est basé sur les critères suivants:

- Situation en milieu désertique,
- Aspect géomorphologique différent,
- Teneur en sels différente.



**Figure 17 :** Localisation de la région d'étude et des sites d'échantillonnage

**Site 01 : Chott Kralla "SBC" (saline biocrusts)**

Le site Chott Kralla est situé près de la commune de Ben Guecha à l'intérieur de Chott Kralla (34° 04'08,6'' N / 7° 27'53,9''E) (Figure 17). Le sol du site est salé est caractérisé par une texture sableuse, une forte réaction avec HCl et une couleur de 10YR 7/3 à l'état sec. Il est classé, selon **IUSS Working Group WRB (2015)**, comme Gypsique Calcique Solonchak (Hypersalique, Aridique). La surface du sol est caractérisée par la présence d'une couche blanchâtre des sels (3 mm) et par des croûtes biologiques à la surface. Ces biocroûtes sont difficilement détectables en raison de la présence de croûtes de sel distinctives du Chott (Photo 01). En raison de la nature du site, les plantes halophytiques colonisent Chott Kralla (*Limoniastrum guyonianum* Dur, *Tamarix boveana* Bunge, *Zygophyllum album* L., *Sueda mollis* (Desf.) Del.).



**Photo 01:** Site de Chott Kralla "SBC"

**Site 02 : Taleb Larbi "LSB" (Less saline biocrusts)**

Le site Taleb Larbi est situé près de la commune de Taleb Larbi (33° 43'04,3'' N / 7° 26'28,2'' E). C'est une extension de sol sablonneux caractérisé par une texture sableuse et une réaction modérée avec l'HCl, sa couleur à l'état sec est de 10YR 6/4. Il est classé selon **IUSS Working Group WRB (2015)** comme Gypsique Calcique (Arénique, Aridique). La surface du sol est caractérisée par la présence de biocroûtes cyanobactériennes typiques (Photo 02). Le couvert végétal de ce site est relativement différent par rapport au site précédent, il est colonisé par: *Matricaria pubescens* (Desf.) Schultz., *Calligonum comosum* L'her., *Diploaxis harra* (Forsk.) Boiss., *Cornulaca monacantha* Del., *Malcolmia aegyptiaca* Spr., *Retama retam* Webb.





**Photo 02:** Site de Taleb Larbi "LSB"

## **2. Echantillonnage des croûtes biologiques**

Deux types de prélèvements des échantillons de croûtes biologiques ont été effectués au niveau de chaque site :

### **2.1. Prélèvements pour les analyses physicochimiques**

Pour la caractérisation physico-chimique du support pédologique (sol) des biocroûtes ; une aliquote du sol associée aux croûtes biologiques constituée par des échantillons représentatifs de chaque site a été prélevée, séchée aux conditions de laboratoire, tamisée à 2 mm et réservée pour la caractérisation physico-chimique du sol.

Les résultats de la caractérisation physico-chimique seront présentés et discutés dans la partie résultats et discussion.

### **2.2. Prélèvement pour les analyses microbiologiques**

Les échantillons des croûtes biologiques ont été collectés suivant la procédure décrite par **Muñoz-Martín *et al.* (2019)**. Au niveau de chaque site, une zone de 25 à 50 m<sup>2</sup> a été inspectée pour choisir les lieux contenant des biocroûtes bien développées (**Belnap *et al.*, 2008**).

En fait, cinq échantillons de croûtes biologiques au niveau de chaque site ont été prélevés en utilisant des boîtes de pétri (90 mm diamètre et 15 mm de profondeur). Le fond de ces boîtes a été inséré dans la surface pour prélever une partie circulaire de la biocroûte, en

collectant environ 1 cm du sol profond sans perturber la couche supérieure. Après, les boîtes de pétri ont été déposées dans des sacs en plastique hermétiquement fermées et stockées dans l'obscurité à température ambiante jusqu'au moment de l'utilisation.

### 3. Méthodes d'analyses des échantillons

#### 3.1. Analyse physicochimique du Sol

Les analyses physicochimiques du sol des deux sites ont été effectuées au niveau de laboratoire pédagogique de département des sciences agronomique de la faculté des sciences de la nature et de la vie de l'université de Ouargla.

##### 3.1.1. Granulométrie

La granulométrie représente le pourcentage des particules granulométriques inférieures à 2 mm (sable, limon, argile) dans un échantillon du sol. Dans le cadre de cette étude, la granulométrie a été déterminée par la méthode de tamisage (**Baize, 2000**).

##### 3.1.2. Conductivité électrique (CE)

La conductivité électrique permet l'estimation de la teneur globale en sels solubles dans la solution du sol. Elle a été mesurée par un conductimètre sur des extraits dont le rapport (terre/eau) est de 1/5 (**Visconti *et al.*, 2010**).

##### 3.1.3. Réaction du sol (pH)

Le pH du sol a été mesuré sur des extraits du rapport (terre/eau) 1/2,5. Il exprime la concentration des ions  $H^+$  libres dans la solution du sol (**Pétard, 1993**).

##### 3.1.4. Dosage du carbone organique et estimation de la matière organique

La teneur en carbone organique a été déterminée par la méthode Anne qui consiste en une oxydation de la matière organique par une quantité en excès de dichromate de potassium ( $K_2Cr_2O_7$ ) en milieu sulfurique à ébullition.

L'excès de bichromate est titré par une solution de sel de Mohr, en présence d'un indicateur coloré (diphénylamine). La teneur en carbone organique est exprimée en pourcent (**ISO-14235, 2003**).

Il est admis que la matière organique est égale à 1,72 fois la teneur en carbone organique (**Duchaufour, 2001**).

$$\text{MO}\% = \text{C}\% \times 1,72$$

### 3.1.5. Dosage de l'azote total

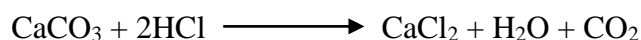
L'azote total est l'ensemble de toutes les formes d'azote minéral, et organique présent dans un échantillon du sol à l'exception de l'azote gazeux.

Le dosage de l'azote total a été effectué par la méthode de Kjeldahl; l'azote des composés organiques est transformé en azote ammoniacal; sous l'action de l'acide sulfurique concentré porté à l'ébullition, se comporte comme oxydant. Les substances organiques sont décomposés: le carbone se dégage sous forme de gaz carbonique, l'hydrogène donne de l'eau et l'azote est transformé en azote ammoniacal, ce dernier est fixé immédiatement par l'acide sulfurique sous forme de sulfate d'ammonium.

Pour accentuer l'action oxydante de l'acide sulfurique on élève la température d'ébullition, en ajoutant du sulfate de cuivre et du sulfate de potassium qui jouent le rôle de catalyseur. La matière organique totalement oxydée, la solution contenant de sulfate d'ammonium est récupérée. On procède ainsi à un dosage de l'azote ammoniacal par distillation après l'avoir déplacé de sa combinaison par une solution de soude en excès.

### 3.1.6. Calcaire total

Le taux de calcaire total a été déterminé par la méthode du calcimètre de Bernard (**Loeppert et Suarez, 1996**). Le principe de dosage est fondé sur la réaction caractéristique suivante:



C'est la mesure de CO<sub>2</sub> dégagé suite à l'action d'un excès d'acide Chlorhydrique sur un point connu de l'échantillon. Le volume de CO<sub>2</sub> dégagé est proportionnel à la quantité de carbonate de calcium existante dans l'échantillon analysé:

$$\text{Taux de CaCO}_3 \text{ en } \% = (\text{P}' \cdot \text{v}) / (\text{P} \cdot \text{V}) \times 100$$

- P: Poids de prise d'essai de l'échantillon.
- P': Poids de CaCO<sub>3</sub>.
- V: Volume de CO<sub>2</sub> dégagé par l'échantillon.
- v: Volume de CO<sub>2</sub> dégagé par CaCO<sub>3</sub>.

### 3.1.7. Dosage du gypse

Le dosage du gypse a été effectué la méthode gravimétrique. Le principe est basé sur le dosage des ions  $\text{SO}_4^{2-}$  libérés après une attaque aux carbonates d'ammonium et précipitation sous forme de chlorure de baryum (Coutinet, 1965).

## 3.2. Analyse microbiologique des biocroûtes

Les analyses microbiologiques ont été effectuées au niveau du laboratoire de département de Biologie, Université Autonome de Madrid – Espagne.

### 3.2.1. Caractérisation morphologique et phylogénétique des communautés de cyanobactéries dans les biocroûtes

#### 3.2.1.1. Observation microscopique préliminaire

Une détermination préliminaire des principaux morphotypes des cyanobactéries et de leur abondance relative a été effectuée par observation microscopique directe des échantillons humides prélevés des deux sites. Ensuite, des sous-échantillons représentatifs, selon l'inspection microscopique, et de taille égale, ont été sélectionnés, mélangés et homogénéisés avec un mortier et un pilon pour obtenir un échantillon composite pour chaque site.

Ces échantillons composite ont été utilisés pour l'isolement et l'étude des communautés cyanobactériennes colonisant chaque site (Muñoz-Martín *et al.*, 2019 ; Becerra-Absalón *et al.*, 2019 ; Roncero-Ramos *et al.*, 2020).

#### 3.2.1.2. Méthode d'isolement et de conditionnement des cultures des souches des cyanobactéries

L'isolement des souches de cyanobactéries de biocroûtes des deux sites a été réalisé par deux méthodes :

- **Dans la première méthode** : L'isolement des filaments de cyanobactéries a été effectué par micromanipulation direct des échantillons, à l'aide une pince d'horloger et sous un stéréomicroscope, après les avoir réactivés par l'ajout d'eau distillée comme il est décrit par Garcia-Pichel *et al.* (2013) ; Becerra-Absalón *et al.* (2019). Les faisceaux ou filaments isolés ont été séparés et nettoyés en les faisant glisser sur le milieu d'agarose solide, et observés sous microscope pour confirmer la présence d'un seul morphotype.

Ensuite, les souches ont été inoculées dans des plaques multi-puits contenant le milieu de culture (BG11) liquide (*Milieu d'isolement des cyanobactéries non hétérocystes*) (Annexe 1) et incubées à 28 °C et exposées à une irradiation de 20 à 50 mmol de photon  $m^{-2} s^{-1}$  jusqu'à ce qu'une croissance adéquate des cyanobactéries soit atteinte.

Pour éviter la contamination fongique, le milieu de culture a été enrichi par le cycloheximide à raison de 0.1 mg  $mL^{-1}$ .

- **Dans la deuxième méthode** (Méthode d'isolement habituelle en utilisant le milieu de culture BG11 et BG11<sub>0</sub>): Dans cette méthode 0.2 g de chaque échantillon composite déjà préparés, ont été broyés, mélangés avec 0.5 mL de milieu de culture BG11<sub>0</sub> (*Milieu d'isolement des cyanobactéries hétérocystes*) (Annexe 1) (**Rippka et al., 1979**), incubés 30 min à température ambiante puis centrifugés (3000 g, 30 s). Ensuite deux aliquotes de 0.2 ml du surnageant ont été cultivées séparément sur des boîtes de pétri contenant les milieux de culture (BG11<sub>0</sub>) et (BG11) auxquels on a ajouté du cycloheximide (0.1 mg  $mL^{-1}$ ) afin d'éviter la contamination fongique. L'opération d'isolement a été effectuée en trois répétitions.

Les boîtes de pétriensemencées, ont été incubées dans une chambre de croissance à 28 °C et exposées à 20 à 50 mmol de photon  $m^{-2} s^{-1}$  pendant 3 à 4 semaines jusqu'à ce qu'une croissance adéquate des cyanobactéries soit atteinte. Les boîtes ont été contrôlées afin d'éviter le chevauchement des colonies.

Après une période d'incubation qui varié selon l'échantillon et le milieu de culture utilisé, les souches ont été isolées selon la méthode décrite par **Rippka (1988)**, en extrayant des échantillons des colonies (un seul filament pour les colonies des cyanobactéries filamenteuse / groupes de cellules pour les colonies des cyanobactéries unicellulaires) avec un capillaire très fin fabriqué à partir d'une pipette pasteur ou bien en utilisant des pinces stériles.

Les échantillons grattés à partir de chaque colonie ont étéensemencés séparément dans des nouvelles boîtes de pétri contenant le même milieu de culture utilisé pour le premier isolement et conservées à nouveau dans la chambre de croissance dans les mêmes conditions de culture décrites précédemment par **Loza (2011)** jusqu'à leur croissance. La procédure a été reproduite pour isoler un grand nombre de souches pures de cyanobactéries

Les souches purifiées (dans les boîtes de pétri) ont été transférées vers des plaques multi-puits contenant le même milieu utilisé pour l'isolement, ensuite elles ont été maintenues à 28 °C et exposées à 20 à 50 mmol de photon m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> jusqu'à ce qu'une croissance adéquate des cyanobactéries soit atteinte dans les plaques multi-puits (**Becerra-Absalón *et al.*, 2019**).

Après cette deuxième incubation supplémentaire des souches dans les plaques multi-puits ; les cultures obtenues par les deux méthodes ont été transférées dans des erlenmeyers avec leur même milieu de culture et cultivées dans les mêmes conditions.

Tous le matériel utilisé pour les étapes d'isolement a été préalablement lavé avec du HCl et stérilisé pour éviter toute contamination pouvant nuire au processus d'isolement.

Les cultures ont été nommées d'après le site où la souche a été isolée, suivi d'un chiffre et incluses dans la collection des cultures de l'université Autónoma de Madrid.

### **3.2.1.3. Caractérisation morphologique des souches isolées**

L'analyse morphologique a été réalisée par observation macroscopique et microscopique des souches isolées. L'observation macroscopique des colonies développées sur les boîtes de pétri a été réalisée par une loupe binoculaire.

Quant à l'analyse microscopique (incluant l'apparition de cellules spécialisées, telles que les hétérocystes, les akinètes, la présence de gaines, les caractéristiques des trichomes... etc) a été réalisée à l'aide d'un photomicroscope Olympus BH2-RFCA (Olympus, Tokyo, Japon) équipé d'un système de contraste de phase, d'épifluorescence et d'un système de caméra vidéo (Leica DC Camera, Leica Microsystems, Wetzler, Allemagne).

Les caractéristiques macroscopiques et microscopiques des cyanobactéries isolées des échantillons naturels et des cultures préparées ont été comparées aux informations fournies dans les clés taxonomiques de **Komárek et Anagnostidis (1999, 2005) ; Komárek (2013)**.

### **3.2.1.4. Caractérisation génétique des souches isolées**

#### **3.2.1.4.1. Extraction de l'ADN et amplification du gène de l'ARNr 16S**

L'extraction de l'ADN génomique total des cultures isolées a été effectuée avec un kit d'isolement d'ADN microbien Ultra Clean® (MO BIO Laboratories, Inc., Carlsbad, CA,

USA). Alors que, la couche des exopolysaccharides entourant les nombreuses cellules cyanobactériennes a été brisée suivant la méthode de **Loza et al. (2013)** ; **Becerra-Absalón et al. (2019)** modifiée. Cette opération s'est effectuée en trois étapes qui ont consisté à congeler des aliquotes de 0.3 ml de suspensions cyanobactériennes de culture (à étudier) dans l'azote liquide, à les décomposer avec une perceuse adaptée et à les faire fondre dans un bain-marie à 60 °C (Les trois étapes ont été répétées trois fois pour chaque échantillon).

Les concentrations des extraits de l'ADN obtenues ont été contrôlées à l'aide d'un NanoDrop et elles ont été stockées à 6 °C jusqu'à leur utilisation.

Le gène de l'ARNr 16S a été amplifié par PCR en utilisant l'amorce 27F (5'-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3') comme amorce sens (**Wilmotte et al., 1993**) et l'amorce B23SR (5'-CTTCGCCTCTGTGTGCCTAGGT-3') comme inverse (**Lepère et al., 2000**).

L'amplification a été réalisée avec un thermocycleur (PCR) selon la méthode décrite par **Mateo et al. (2011)**: 94 °C pendant 5 minutes, suivies de 29 cycles de: 94 °C / 45 secondes, 57 °C / 45 secondes et 68 °C / 2 min et une dernière extension à 68 °C / 7 min. Un mélange réactionnel contenant: 2.5 µl de tampon de PCR 10X, 1.5 mM de MgCl<sub>2</sub>, 50 µM de chaque désosinucléotide triphosphate, 10 pmol de chaque amorce, 1 mg ml<sup>-1</sup> de sérum d'albumine bovine (BSA), 1 µl de ADN polymérase Ultratools (Biotools, Espagne), de l'eau mili-Q stérile et 10 ng d'ADN matrice pour un volume réactionnel final de 25 µl. Cette réaction a produit des fragments d'amplification d'environ 2000 pb qui couvrent le gène de l'ARNr 16S et la région intergénique entre les gènes de l'ARNr 16S et 23S.

Les concentrations des fragments amplifiés obtenue ont été contrôlées à l'aide d'un NanoDrop et résolus par électrophorèse dans des gels d'agarose horizontaux à 1.5%, en utilisant un marqueur de poids moléculaire Gene Ruler de 1 Kb de MBL Biotools comme standard. Enfin, les produits amplifiés ont été purifiés avec le kit Real Clean Spin (Real, Durviz, États-Unis, Espagne) en suivant les recommandations du fabricant relatives à la séquence et stockés à 6 °C jusqu'à leur utilisation.

#### **3.2.1.4.2. Clonage de fragments amplifiés du gène de l'ARNr 16S**

Les fragments amplifiés ont été ligaturés dans un vecteur (plasmide) et avec celui-ci la souche DH5- $\alpha$  d'*Escherichia coli* a été transformée (*Une explication détaillée de la préparation des cellules compétentes à partir des cellules E. coli DH5- $\alpha$  est présentée dans*

*l'annexe II*). Le vecteur utilisé pour le clonage est le plasmide pGEMR-T à forte copie du système pGEMR-T Easy Vector Systems (Promega, Madison, WI, États-Unis), qui contient le gène conférant la résistance à l'antibiotique ampicilline. Ce vecteur présente les promoteurs de l'ARN polymérase T7 et SP6 encadrant une région de clonage multiple avec plusieurs sites de reconnaissance de l'endonucléase de restriction dans la région codante du peptide  $\alpha$  de l'enzyme  $\beta$ -galactosidase (*lacZ*) (Loza, 2011).

Le processus de ligature a été effectué conformément aux recommandations du fabricant, figurant dans le manuel d'instructions de chaque système utilisé.

Pour transformer les cellules d'*E. coli* avec le plasmide, 10  $\mu$ l de mélange de ligature (plasmide avec l'insert d'intérêt) ont été ajoutés à une aliquote de 100  $\mu$ l de cellules compétentes de *E. coli* DH5- $\alpha$  (Sambrook *et al.*, 1989). Ce mélange a été incubé dans la glace pendant 30 minutes, afin de permettre aux molécules d'ADN d'entrer en contact avec les cellules compétentes et de pouvoir ainsi passer à l'intérieur de cellule.

Les cellules d'*E. coli* ont été soumises à un choc thermique consistant en une incubation à 42 °C sans agitation pendant 1,5 minutes, suivie d'une incubation sur de la glace pendant 10 minutes. Ensuite, 400  $\mu$ l de milieu (LB) liquide (milieu d'isolement des bactéries *E. coli*) (Annexe I) a été ajouté et maintenu sous agitation à 150 tr / min pendant une heure à 37 °C dans un incubateur.

Après la période d'incubation, 100  $\mu$ l de chaque mélange de transformation ont étéensemencés dans une boîte de pétri contenant le milieu (LB) solide avec X-Gal et l'antibiotique approprié (l'ampicilline). Les boîtes ont été incubées pendant une nuit dans une étuve à 37 °C (Loza, 2011).

La croissance des bactéries transformées sur une plaque contenant de la X-gal nous permettra de distinguer les colonies bactériennes formées de cellules contenant un plasmide avec insert de celles contenant un plasmide sans insert. Toute colonie contenant le plasmide deviendra bleue, en raison de l'activité du gène de la  $\beta$ -galactosidase sur le plasmide.

Les colonies contenant des plasmides avec un insert peuvent être différenciées de celles sans insert par la couleur de la colonie (blanc contre bleu). Dans le premier cas, l'insert a perturbé le gène de la  $\beta$ -galactosidase, et donc ces colonies restent blanches. En plus du marqueur  $\beta$ -galactosidase, la plupart des plasmides de clonage contiendront également un gène qui



confère une résistance à un antibiotique tel que l'ampicilline. L'utilisation d'ampicilline (ou d'un autre antibiotique approprié) dans le milieu de croissance devrait empêcher la croissance des bactéries qui n'ont pas absorbé le plasmide pendant la transformation. De cette façon, nous pouvons être assez sûrs que les colonies blanches que nous voyons sur nos boîtes de Pétri contiennent un plasmide avec insert.

#### **3.2.1.4.3. Obtention du fragment cloné et séquençage du gène de l'ARNr 16S**

Pour bien vérifier que le plasmide contient le fragment d'intérêt, la technique de PCR a été utilisée. Ainsi, quelques cellules (3 à 4) d'une colonie blanche (normalement positif) ont été ensemencées séparément dans une nouvelle boîte de pétri contenant (LB) en ajoutant une petite quantité de colonies dans 25 µl de mélange réactionnel au tube de PCR. Ensuite, une PCR a été réalisée avec les amorces universelles T7 (5'-TAATACGACTCACTATAGGG-3') et SP6 (5'-ATTTAGGTGACACTATAG-3') avec les conditions suivantes: 94 °C pendant 5 minutes, suivies de 30 cycles de: 94 °C / 1 min, 49 °C / 1 min et 68 °C / 2 min et une dernière extension à 68 °C/7 min. La taille des fragments amplifiés a été vérifiée sur un gel à 1,5% d'agarose (Loza, 2011).

L'ADN plasmidique des clones positifs (1 ou 2 pour chaque souche) a été extrait à l'aide d'un kit Wizard Miniprep (Promega, Madison, USA) et séquencés commercialement par le Parque Científico de Madrid, Unidad de Genómica y Proteómica, Facultad CC Biológicas-UCM en utilisant les amorces T7 et SP6 susmentionnées et l'amorce 16S 684F (5'GTGTAGCGGTGAAATGCGTAGA-3'). Les séquences partielles ont été alignées en contigs et ont été corrigées manuellement pour supprimer les sites ambigus à l'aide de BIOEDIT (version 7.2.5; Hall, 1999).

#### **3.2.1.4.4. Analyses phylogénétiques des séquences génétiques de l'ARNr 16S des souches isolées**

Les séquences obtenues ont été comparées à celles déposées dans la base de données GenBank du Centre national d'information en biotechnologie (NCBI), à l'aide de l'outil de recherche et d'alignement local de base (BLAST) (Altschul *et al.*, 1990). Grâce à ce programme, nous pouvons visualiser la similitude de notre séquence avec d'autres espèces de cyanobactéries.

Afin de dresser l'arbre phylogénétique, les séquences du gène de l'ARNr 16S de nos souches (d'environ 1500 pb) ont été alignées par alignement multiple ClustalW avec des séquences à une valeur possédant d'identité supérieure à 97,5% et avec d'autres séquences représentatives de cyanobactéries terrestre téléchargées à partir de la base de données NCBI.

Les arbres phylogénétiques ont été calculés avec MEGA version 7.0.21 (**Kumar et al., 2016**) en utilisant la méthode de voisinage (**Saitou et Nei, 1987**) et la séquence du gène de l'ARNr 16S d'*Escherichia coli* comme sous-groupe.

Les distances évolutives ont été calculées à l'aide du modèle Tajima-Nei (**Tajima et Nei, 1984**) avec une suppression par paire des lacunes et des données manquantes. L'erreur standard a été estimée avec le test de phylogénie bootstrap (**Felsenstein, 1985**) en utilisant 1000 répétitions. Le pourcentage de similitude entre les séquences a été déterminé comme  $(1 - p\text{-distance}) * 100$ .

### **3.2.2. Analyse de la composition de la communauté cyanobactérienne par métagénomique amplicon**

L'ADN génomique du sol a été extrait et purifié comme décrit précédemment par **Muñoz-Martín et al. (2019)**. La région variable V3–V4 du gène de l'ARNr 16S a été amplifiée par PCR en utilisant les amorces spécifiques aux cyanobactéries qui sont: CYA359F et 781Ra / 781Rb (**Nubel et al., 1997**) dans des réactions séparées, puis le séquençage Illumina MiSeq a été utilisé pour évaluer la diversité et la composition de la communauté cyanobactérienne dans les échantillons.

Les amplicons pour chaque échantillon ont été traités au service génomique de l'Université Autonome de Madrid en utilisant un séquenceur MiSeq (Illumina Inc., San Diego, CA, USA) d'une longueur de lecture de 2 x 300 pb. Au moins 100 000 séquences ont été obtenues pour chaque amplicon. Les données des séquences ont été traitées à l'aide de QIIME v.1.9.0 (**Caporaso et al., 2010**) suivant le pipeline UPARSE (**Edgar, 2013**) implémenté par le logiciel USEARCH v.8.1 comme décrit par **Muñoz-Martín et al. (2019)**.

Les unités taxonomiques opérationnelles (OTUs) ont été regroupées en utilisant une valeur seuil de similarité de 97 %. Les séquences représentatives des OTUs (avec abondance relative supérieure à 0,5% ) dans chaque site ont été attribuées en les comparant avec les séquences des cultures isolées, des résultats de la base des données NCBI, des arbres

phylogénétiques, ainsi qu'à avec les bases de données Green gènes et SILVA, comme décrit par **Muñoz-Martín *et al.* (2020)**.

Les indices de diversité alpha (Chao1, couverture de Good et OTUs observées) ont été calculés à l'aide de QIIME. Les séquences OTUs ont été déposées dans la base de données GenBank sous les numéros d'accès MW404155-MW404176. Les données brutes de séquençage ont été déposées dans l'archive de lecture de séquence NCBI sous le numéro d'accès PRJNA701160.

### 3.3. Tests de résistance des souches isolées à la température et à la dessiccation

Pour déterminer la survie des souches isolées à partir des biocroûtes des deux sites à la température et à la dessiccation, une série d'essais biophysiques a été réalisée comme décrit par **Becerra-Absalón *et al.* (2019)**.

La résistance aux températures relativement élevées a été testée en incubant les souches isolées à 35 °C et à 40 °C dans le milieu de culture (BG11) pour les cyanobactéries non hétérocystes et dans le milieu (BG11<sub>0</sub>) pour les cyanobactéries hétérocystes pendant 25 jours.

Pour éviter un effet possible de limitation des nutriments et/ou de dessiccation pendant la période d'incubation, le milieu de culture a été renouvelé une fois par semaine pour toutes les cultures.

Les incubations ont été effectuées dans des plaques multi-puits (de 25 puits) stériles en polystyrène (IWAKI Microplate, Tokyo Japon) dans une période lumière: obscurité de 16: 8 h avec une irradiance de photon de 30 mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>. Ensuite, les cultures ont été laissées à 35 °C et 40 °C jusqu'à dessiccation totale et maintenues dans ces conditions pendant deux mois.

La résilience (la capacité des cyanobactéries à se récupérer après dessiccation) a été testée en ajoutant le milieu de culture approprié aux souches desséchées et en les maintenant à température ambiante (22-24 °C) pendant cinq mois. La survie a été évaluée par la rétention, perte partielle ou totale de pigmentation verte comme décrit par **Zhou *et al.* (2016)** ; **Becerra-Absalón *et al.* (2019)** et par l'observation microscopique des cultures.

---

## *Partie III*

# *Résultats Et Discussion*

---

## 1. Caractéristiques physicochimiques du sol des deux sites échantillonnage de biocroûtes

La diversité, la composition et l'activité des microorganismes qui vivent dans le sol, dépendent des propriétés physicochimiques de ce dernier, qui sont-elles mêmes influencées par les facteurs de l'environnement. Ainsi, la variabilité de la salinité, de la texture et d'autres caractéristiques dépend du climat, de l'hydrogéologie et de la géomorphologie de l'habitat (microenvironnement) des microorganismes. Ces paramètres influent fortement sur la structure et l'abondance des communautés microbiennes peuplant les milieux extrêmes (**Fierer *et al.*, 2003**), tel est le cas des cyanobactéries qui colonisent les croûtes biologiques du sol dans les zones hyperarides (**Pointing et Belnap, 2012**).

La caractérisation physicochimique des sites d'échantillonnage des croûtes biologiques constitue un principal paramètre pour l'étude de la diversité et de l'abondance des cyanobactéries. En fait, plusieurs nouveaux taxons ont été décrits dans des écosystèmes extrêmes. Il s'agit notamment des souches tolérantes et/ou résistantes aux conditions sévères caractérisant ces milieux (**Wierzchos *et al.*, 2006 ; Finstad *et al.*, 2017 ; Sayed *et al.*, 2020 ; Cordeiro *et al.*, 2020**).

Les résultats de la caractérisation physicochimique des sols aux niveaux des deux sites d'échantillonnage sont présentés dans le tableau 09.

L'analyse granulométrique des sols dans les deux sites montre une similitude texturale bien évidente. La fraction sableuse constituée la classe texturale la plus dominante au niveau des deux sites. Toutefois, un taux plus élevé de sable grossier a été enregistré dans le site de Taleb Larbi.

Selon **Halitim (1988) ; Halis (2007)**, la texture du sol dans la région d'étude est caractérisée par la dominance de la texture sableuse par rapport aux autres fractions plus fines (limon et argile).

La prédominance de la fraction grossière peut être liée à la teneur élevée en gypse qui engendre, d'une part, la formation d'une texture à dominance de sable en raison d'une cristallisation grossière, d'autre part elle induit une diminution des teneurs en argile (**Poch, 1992**).

La fraction minérale dans les zones sahariennes est formée dans la quasi-totalité de sables. Ces derniers recouvrent de grandes étendues dans les régions sahariennes, ils ont malheureusement une faible fertilité. Ils sont caractérisés par une absence de plasticité et d'une grande sensibilité à l'érosion éolienne. Leur stabilité structurale est médiocre et les processus d'érosion sont fréquents. Leur capacité de rétention en eau est faible et ils sont pauvres en éléments nutritifs (**Halitim, 1988**).

Quant à la réaction du sol, les valeurs de pH enregistrées au niveau des deux sites sont de  $(7,44 \pm 0,05)$  et  $(7,51 \pm 0,08)$  respectivement pour le sol du site Taleb Larbi et Chott Kralla.

D'après la classification de pH de l'extrait aqueux au 1/2,5 (**CRAAQ, 2005**), les deux sols sont considérés comme légèrement alcalins. Cette faible alcalinité peut être liée à la présence d'une quantité appréciable du gypse au niveau des deux sites. Les valeurs de pH dans les deux sites sont favorables à la prolifération des cyanobactéries.

La salinité du sol semble être le facteur pédologique le plus variable entre les deux sites. Les valeurs de la conductivité électrique enregistrées sont de  $(1,76 \pm 0,04 \text{ dS/m})$  et  $(3,28 \pm 0,12 \text{ dS/m})$  respectivement pour le site Taleb Larbi et site Chott Kralla.

D'après l'échelle de la classification de la salinité du sol d'**Aubert (1978)**, le sol au niveau des sites appartient aux classes du sol peu salé et très salé respectivement pour site Taleb Larbi et site Chott Kralla.

La différence de concentration en sels entre les deux sites nous a amené à nommer les souches isolées à partir de Chott Kralla comme SBC (Saline Biocrust) et les souches isolées à partir de Taleb Larbi comme LSB (Less Saline Biocrust).

Par ailleurs, les teneurs en gypse enregistrées par le sol des deux sites sont de  $(7,82 \pm 0,20\%)$  et  $(13,76 \pm 0,25\%)$  respectivement pour le sol du site Taleb Larbi et site Chott Kralla.

Selon l'échelle de **Barzanji (1973)**, le sol des deux sites Taleb Larbi et Chott Kralla appartient à la classe du sol moyennement gypsifère et gypsifère respectivement.

Quant à la teneur en calcaire, les teneurs enregistrées sont de  $(9,81 \pm 0,23\%)$  et  $(11,16 \pm 0,31\%)$  respectivement pour les sites Taleb Larbi et Chott Kralla. Selon la norme de **Baize (2000)**, les sols des deux sites sont considérés comme des sols moyennement calcaires.

Par ailleurs, l'examen des résultats obtenus montre que les deux sols présentent une faible fertilité. En fait, la teneur de la matière organique est faible dans les deux sites, soient des teneurs de  $(0,58 \pm 0,07\%)$  et  $(0,45 \pm 0,04\%)$  respectivement pour le site de Taleb Larbi et Chott Kralla. Ces faibles teneurs en matière organique sont mises en évidence étant dans les dosages de carbone et de l'azote, soient des teneurs de  $(0,34 \pm 0,07\%)$  et  $(0,26 \pm 0,04\%)$  pour le carbone organique et  $(0,042 \pm 0,01\%)$  et  $(0,019 \pm 0,01\%)$  pour l'azote total respectivement pour le sol du site Taleb Larbi et site Chott Kralla.

**Tableau 09** : Caractéristiques physicochimiques du sol de deux sites échantillonnage des biocroûtes

		Site	
		Taleb Larbi (LSB)	Chott Kralla (SBC)
Granulométrie	Sable Grossier (%)	$61,34 \pm 4,22$	$43,97 \pm 3,06$
	Sable Fin (%)	$33,17 \pm 5,11$	$48,32 \pm 2,57$
	Limon Grossier (%)	$3,21 \pm 1,01$	$4,12 \pm 1,27$
	Limon Fin (%)	$1,45 \pm 0,32$	$2,64 \pm 0,76$
	Argile (%)	Traces	Traces
	pH <sub>(1/2,5)</sub>	$7,44 \pm 0,05$	$7,51 \pm 0,08$
	CE <sub>(1:5)</sub> (dS/m)	$1,76 \pm 0,04$	$3,28 \pm 0,12$
	Salinité (%)	$1,99 \pm 0,04$	$3,71 \pm 0,12$
	Calcaire total (%)	$9,81 \pm 0,23$	$11,16 \pm 0,31$
	Gypse (%)	$7,82 \pm 0,20$	$13,76 \pm 0,25$
	Matière organique (%)	$0,58 \pm 0,07$	$0,45 \pm 0,04$
	Carbone organique (%)	$0,34 \pm 0,07$	$0,26 \pm 0,04$
	Azote total (%)	$0,042 \pm 0,01$	$0,019 \pm 0,01$

## 2. Analyse microbiologique des biocroûtes étudiées

L'analyse microbiologique a montré une diversité appréciable des cyanobactéries au niveau de biocroûte des deux sites de l'étude. Les résultats de cette analyse sont structurés comme suit :

### 2.1. Caractérisation macroscopique et microscopique préliminaire des biocroûtes

L'examen des biocroûtes des deux sites de l'étude a montré la présence des couches vertes de cyanobactéries développées sur la surface de ces croûtes. Ces cyanobactéries étaient clairement visibles dans les échantillons de site Taleb Larbi, alors qu'elles étaient presque invisibles dans les échantillons de site Chott Kralla. Un diagnostic général des biocroûtes au niveau de chaque site est présenté ci-dessous :

#### 2.1.1. Biocroûte de site Taleb Larbi (LSB)

L'inspection macroscopique des croûtes biologiques collectées à partir du site Taleb Larbi (LSB) a montré une couche verte visible à l'œil nu constituée par plusieurs millimètres sous la surface du sol avec des faisceaux ou des filaments disposés perpendiculairement à la surface des croûtes (Figure 18a). Ces faisceaux ont migré vers la surface après mouillage de la biocroûte par quelques gouttes d'eau distillée (Figure 18b). Ce constat a été déjà signalé dans les travaux de **Garcia-Pichel et Pringault (2001)** qui ont signalé la migration de certaines cyanobactéries vers la surface en réponse aux événements de mouillage des croûtes biologiques du sol.

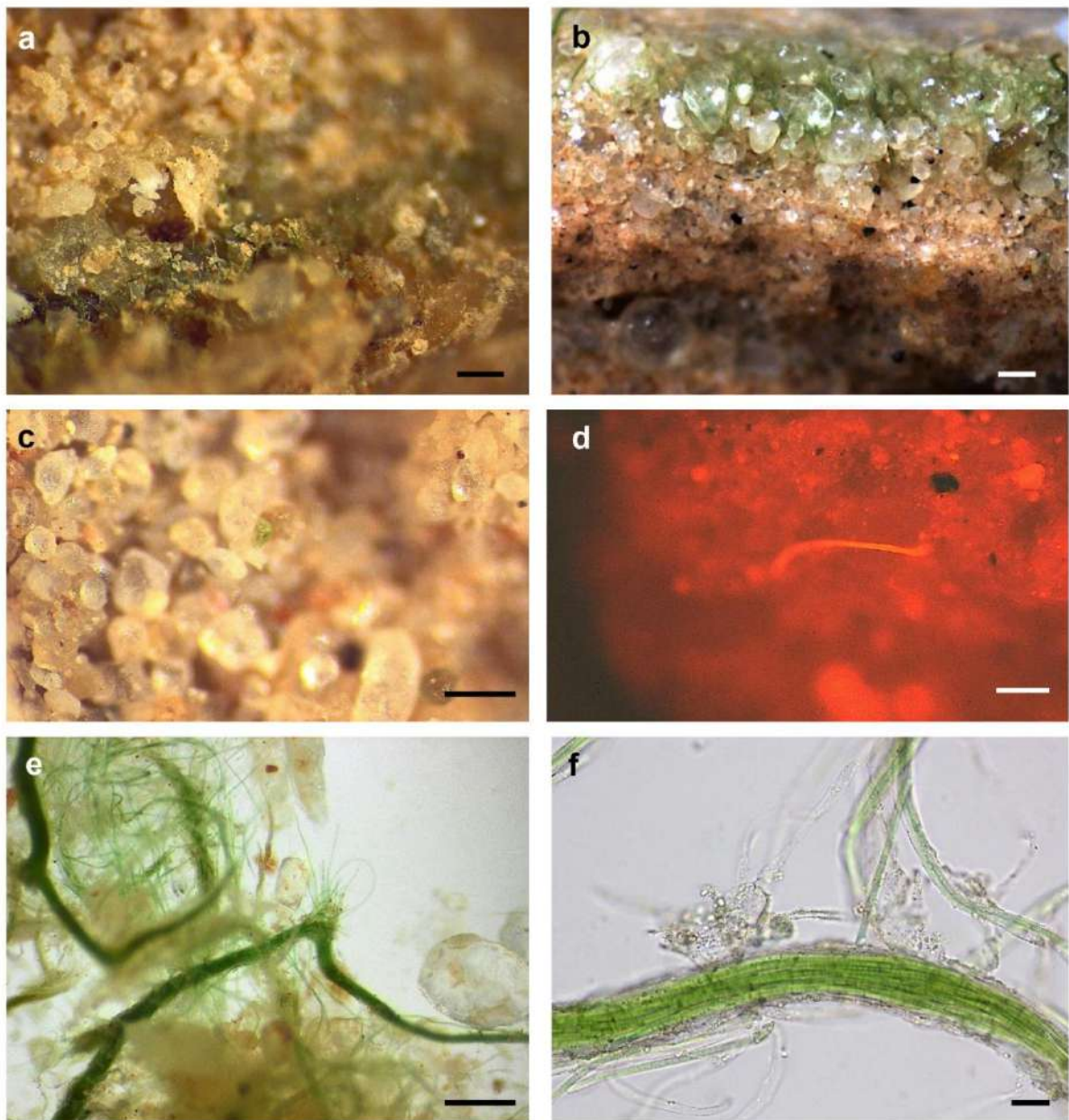
Quant à l'observation microscopique de ces biocroûtes, elle a permis de mettre en évidence plusieurs faisceaux cyanobactériennes correspondant aux *Microcoleus* spp., ainsi que, des filaments migrant à partir de ces faisceaux (Figure 18e,f).

#### 2.1.2. Biocroûte de site Chott Kralla (SBC)

Contrairement aux échantillons de Taleb Larbi où la grande quantité de la biomasse des cyanobactéries a été visible à l'œil nu, dans les échantillons de Chott Kralla (SBC), il était très difficile d'observer une biomasse cyanobactérienne. Néanmoins, plusieurs points ou tâches vertes ont été observées en utilisant un stéréomicroscope (Figure 18c).

L'inspection microscopique de cette biocroûte effectuée à l'aide d'un microscope à fluorescence a montré certains filaments à la surface de la croûte (Figure 18d).





**Figure 18** : Microphotographies des biocroûtes de deux sites de l'étude. (a) et (b) biocroûte sec et humide de Taleb Larbi (LSB). (c) biocroûte de Chott Kralla (SBC). (d) microscopie à fluorescence de biocroûte de Chott Kralla. (e) et (f) faisceaux en biocroûte de Taleb Larbi. (Barre d'échelle 200  $\mu$ m, sauf en (f) 20  $\mu$ m)

## 2.2. Analyse morphologique et moléculaire (gène ARNr 16S) des cultures: identification polyphasique de souches isolées

L'identification des souches des cyanobactéries consiste à assigner à un isolat l'identité à une espèce précédemment décrite dans les bases de données. Elle se base premièrement sur une caractérisation morphologique générale (voir ci-dessus). Cette dernière est une étape très utile lors de l'étude et l'identification. Toutefois, ce type de caractérisation est déficient quant à la différence entre les genres qui ont une similarité phénotypique élevée.

Le séquençage du gène codant de l'acide ribonucléique ribosomique (ARNr 16S) est très recommandé, si les tests morphologiques précédemment réalisés ne permettent pas de déterminer le genre ou l'espèce auxquels appartient l'isolat cyanobactérienne.

### 2.2.1. Identification morphologique de souches isolées

Au total vingt-trois (23) souches ont été isolées des deux sites (microenvironnements), dont seize (16) obtenues à partir du site Taleb Larbi (LSB) et sept (07) à partir du site Chott Kralla (SBC) (Tableau 10).

Parmi, les vingt-trois (23) souches isolées, cinq (05) souches appartiennent aux cyanobactéries hétérocystes et dix-huit (18) souches appartiennent aux cyanobactéries non hétérocystes. Ces souches ont été caractérisées phénotypiquement et phylogénétiquement.

La plupart des souches non hétérocystes isolées correspondent aux cyanobactéries filamenteuses des genres *Microcoleus* et *Trichocoleus*, alors que trois souches sont attribuées au genre *Nodosilinea*.

Les figures (19 et 20) et le tableau 10 montrent les caractéristiques morphologiques des souches isolées, tout en incluant le site d'isolement et le numéro de collection de la culture attribuée.

**Tableau 10 :** Caractéristiques morphologiques des cellules cyanobactériennes des souches isolées à partir des biocroûtes de deux sites (*Les mesures sont données sous forme de moyenne ± écart-type/intervalle, n = 100*).

Taxon	Souche	N° de Collection	Site	Type de Cellule	Largeur (µm)	Longueur (µm)	
<i>Microcoleus vaginatus</i>	LSB45*	UAM 886	Taleb Larbi	Cell. végétatives	3.6 ± 0.3/2.9–4.1	4.4 ± 0.9/2.6–6.9	
	LSB44*	UAM 887	Taleb Larbi	Cell. végétatives	3.8 ± 0.3/3.2–4.5	3.9 ± 0.7/2.8–5.6	
	LSB10*	UAM 888	Taleb Larbi	Cell. végétatives	5.1 ± 0.4/4.3–5.8	3.9 ± 0.5/2.6–5.9	
	LSB11*	UAM 889	Taleb Larbi	Cell. végétatives	5.5 ± 0.5/4.7–6.8	4.4 ± 0.6/3.2–5.9	
<i>Microcoleus</i> sp.	LSB13*	UAM 885	Taleb Larbi	Cell. végétatives	4.8 ± 0.6/3.5–5.9	3 ± 0.6/2.1–4.6	
Cluster	SBC109	UAM 872	Chott Kralla	Cell. végétatives	2.7 ± 0.2/2–3.7	3.9 ± 0.6/2.7–5.9	
	IVa	SBC72	UAM 873	Chott Kralla	Cell. végétatives	3.6 ± 0.4/2.8–4.4	3.6 ± 0.4/2.7–4.6
<i>Microcoleus</i>	Cluster	LSB112*	UAM 874	Taleb Larbi	Cell. végétatives	5.3 ± 0.4/4.3–6.4	8 ± 1.3/5.1–11.2
<i>Steenstrupii</i>	Cluster	LSB116*	UAM 877	Taleb Larbi	Cell. végétatives	6.1 ± 1.1/4.2–8.6	5.6 ± 0.9/3.5–8.1
Cluster	LSB78*	UAM 875	Taleb Larbi	Cell. végétatives	6.8 ± 0.5/5.3–7.7	4.6 ± 0.6/3.4–6.7	
	IVd	LSB38*	UAM 876	Taleb Larbi	Cell. végétatives	6 ± 0.9/4.4–8.4	6.3 ± 1.2/4–9.4
<i>Trichocoleus sociatus</i>	LSB16	UAM 883	Taleb Larbi	Cell. végétatives	5.2 ± 0.2/4.6–5.8	3.3 ± 0.4/2.6–4.3	
	LSB101	UAM 884	Taleb Larbi	Cell. végétatives	4.5 ± 0.8/3.2–7.1	4.2 ± 0.7/3.2–6.1	
<i>Trichocoleus desertorum</i>	SBC54	UAM 890	Chott Kralla	Cell. végétatives	2.8 ± 0.2/2.4–3.3	2.8 ± 0.4/2–3.6	
	LSB90	UAM 891	Taleb Larbi	Cell. végétatives	3.9 ± 0.3/3.2–4.5	3 ± 0.5/2.2–4.5	
<i>Nodosilinea</i> sp.	SBC127	UAM 892	Chott Kralla	Cell. végétatives	2 ± 0.2/1.6–2.6	2.5 ± 0.3/1.7–3.3	
	SBC126	UAM 893	Chott Kralla	Cell. végétatives	2.1 ± 0.3/1.4–2.8	3.6 ± 0.5/2.4–5	
	LSB133	UAM 894	Taleb Larbi	Cell. végétatives	2 ± 0.3/1.4–2.9	3.1 ± 0.6/2–4.3	
<i>Nostoc commune</i>	LSB51	UAM 881	Taleb Larbi	Cell. végétatives	4.4 ± 0.8/3.2–6.2	4.3 ± 0.9/2.9–6.8	
				Hétérocystes	3.9 ± 0.4/3.1–5.1	4.5 ± 0.8/3.2–6.6	
	LSB84	UAM 882	Taleb Larbi	Cell. végétatives	3.7 ± 0.3/3–4.5	3.4 ± 0.5/2.3–5.1	
				Hétérocystes	3.8 ± 0.3/3–4.7	4.5 ± 0.5/3–5.8	
<i>Tolypothrix distorta</i>	LSB87	UAM 878	Taleb Larbi	Cell. végétatives	9.7 ± 1/7.4–12.3	4.3 ± 0.7/2.6–6.2	
				Hétérocystes	9.7 ± 0.7/8.3–11.6	9.9 ± 1.3/7–13.5	
				Intercalaire			
				Hétérocystes Terminale	9.5 ± 1.1/7.6–12	9.7 ± 0.7/8.5–10.8	
<i>Trichormus</i> sp.	SBC124	UAM 879	Chott Kralla	Cell. végétatives	4.5 ± 0.4/3.7–5.8	4.3 ± 0.6/3–5.8	
				Hétérocystes	6.2 ± 0.2/5.9–7	6.3 ± 0.2/5.8–6.6	
				Akinète	8.3 ± 0.7/7–11	9.3 ± 1.3/5.7–12.3	
	SBC125	UAM 880	Chott Kralla	Cell. végétatives	3.5 ± 0.3/2.8–4.1	5.3 ± 0.6/3.9–6.9	
				Hétérocystes	5.7 ± 0.4/4.9–6.5	6.5 ± 0.8/4.8–8.9	
			Akinète	6.9 ± 0.6/5.4–8	9.8 ± 1.4/6.2–12.6		

\* Faisceaux isolés directement à partir des croûtes biologiques

### 2.2.2. Analyse phylogénétique des séquences de l'ARNr 16S des souches isolées

La figure 21 présente la position phylogénétique des séquences de l'ARNr 16S des souches isolées à partir des biocroûtes des deux sites d'étude.

Il est à signaler que deux autres souches (isolées à partir de microhabitats endolithiques et hypolithiques à proximité de Chott Kralla) ont été également analysées, et ceci, en raison de leur apparition en tant que composantes importantes de la croûte biologique de la zone d'étude par l'analyse métagénomique (voir ci-dessous). Il s'agit de la souche *Scytonema hyalinum* et *Pseudophormidium* sp.

#### 2.2.2.1. Souches non hétérocystes

- Les séquences génétiques de l'ARNr 16S des quatre souches (LSB10, LSB11, LSB44 et LSB45) identifiées comme *Microcoleus vaginatus* et isolées directement par micromanipulation des faisceaux à partir des échantillons de biocroûtes de Taleb Larbi, ont été regroupées dans l'arbre phylogénétique dans le cluster (I) avec des représentants connus de *Microcoleus vaginatus* (Figure 21; Tableau 10). La similitude au sein de ce groupe varié de 98,9 à 100%.

Les caractéristiques morphologiques sont très similaires aux *Microcoleus vaginatus* telles que la présence des filaments sans faisceaux en culture, avec des extrémités formants parfois de calypstre (Figure 19a-c) et des cellules de taille semblable à celle de *Microcoleus vaginatus* (Tableau 10).

- La souche (LSB13) a été également isolée directement à partir des faisceaux des croûtes du même site (Taleb Larbi), et incluse dans l'arbre phylogénétique dans le cluster (II) avec une cyanobactérie non cultivée (Figure 21). Ce cluster, bien qu'il soit apparent au cluster de *Microcoleus vaginatus* avec un très bon bootstrap, n'a montré qu'une similitude de 91,2 à 93,2% avec celle-ci.

Les caractéristiques morphologiques de cette souche sont similaires au *Microcoleus vaginatus*, néanmoins, elles se différencient par la taille de ses cellules légèrement plus petites (Tableau 10) et de sa particularité de former des faisceaux en culture de sorte qu'elle a été identifiée comme *Microcoleus* sp. (Figure 19d,e).

- Les souches (LSB16) et (LSB101), isolées à partir de Taleb Larbi, incluses dans le cluster (III), correspondent au *Trichocoleus sociatus* (Figure 21). La similitude au sein de ce groupe varié de 96,5 à 99,9 %.

Ces souches présentent des filaments solitaires, non ramifiés, des gaines incolores ouvertes aux extrémités, contiennent parfois 8 à 13 trichomes ou plus, enroulées en spirale ou enchevêtrées. Les cellules sont presque carrées, légèrement resserrées et arrondies au sommet (Tableau 10, Figure 19f,g).

- Six souches (LSB38, LSB78, LSB112, LSB116, SBC72 et SBC109) présentant des caractéristiques morphologiques semblables au *Microcoleus steenstrupii* (Figure 19h-j) ont été regroupées dans le cluster (IV), incluant les séquences *Microcoleus* sp. et *Microcoleus steenstrupii* téléchargés à partir de la base de données NCBI (Figure 21). La similitude au sein de ce groupe varié de 90,9 à 98,5 %.

Ces résultats rejoignent ceux de **Garcia-Pichel et al. (2013)** qui montrent que ce groupe (*Microcoleus steenstrupii*) est morphologiquement et phylogénétiquement très hétérogène avec des similitudes de séquences allant de 90 à 100%, ce qui nécessite une révision taxonomique de ce groupe. Ce dernier peut donc être divisé en plusieurs sous-groupes (subcluster) (Tableau 10 ; Figure 21).

- La souche *Pseudophormidium* sp. a été placée dans le cluster (V) avec d'autres représentants de ce genre téléchargés à partir de NCBI (Figure 21). Cette souche présente des caractéristiques phénotypiques typiques de *Pseudophormidium*, telles que des filaments présentant de fausses branches et des trichomes souvent désintégrés en courts et nombreux segments. Les gaines sont minces, incolores, avec des trichomes resserrés aux parois transversales et des cellules nettement plus courtes que larges (Figure 19k,l).
- Deux souches, l'une isolée à partir du site Chott Kralla (SBC54) et l'autre à partir du site Taleb Larbi (LSB90) sont identifiées comme *Trichocoleus desertorum* car elles ont été placées dans l'arbre phylogénétique dans le cluster (VI) avec d'autres souches de *Trichocoleus desertorum* (Figure 21) et présentant des traits morphologiques typiques de ce taxon. La similitude au sein de ce groupe varié de 97,5 à 99,9 %.

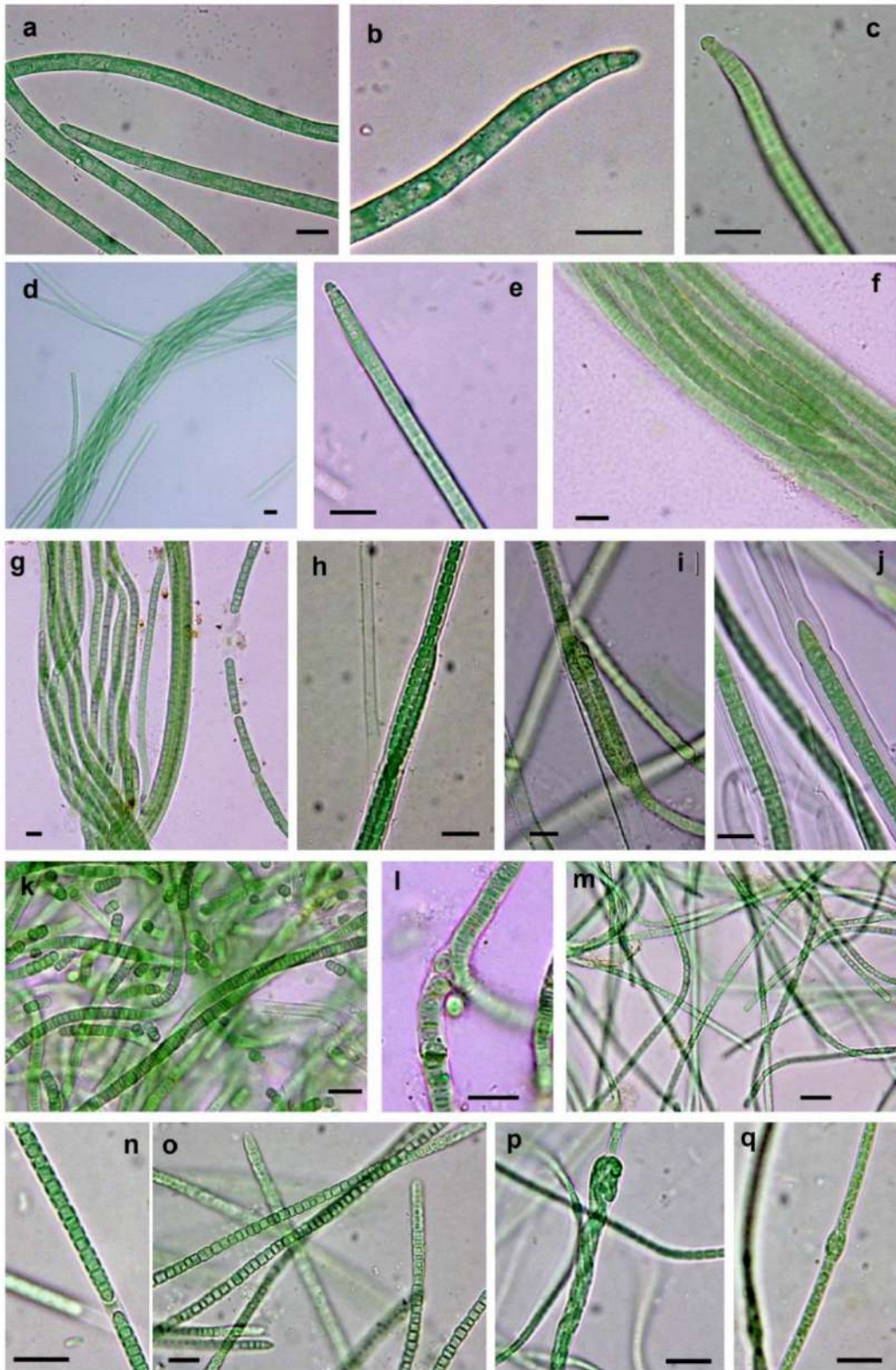
Les cellules de ces souches sont généralement plus larges que longues (Tableau 10) et forment de minces trichomes seuls ou en faisceaux entourés d'une gaine incolore. Les cellules terminales sont arrondies ou coniques sans calypstre. Les cellules sont légèrement resserrées et certaines entre elles contiennent des inclusions (Figure 19m-o).

Il est à signaler que la souche isolée à partir de la biocroûte saline de Chott Kralla (SBC54) est légèrement plus mince que celle isolée à partir de site Taleb Larbi (LSB90) (Tableau 10).

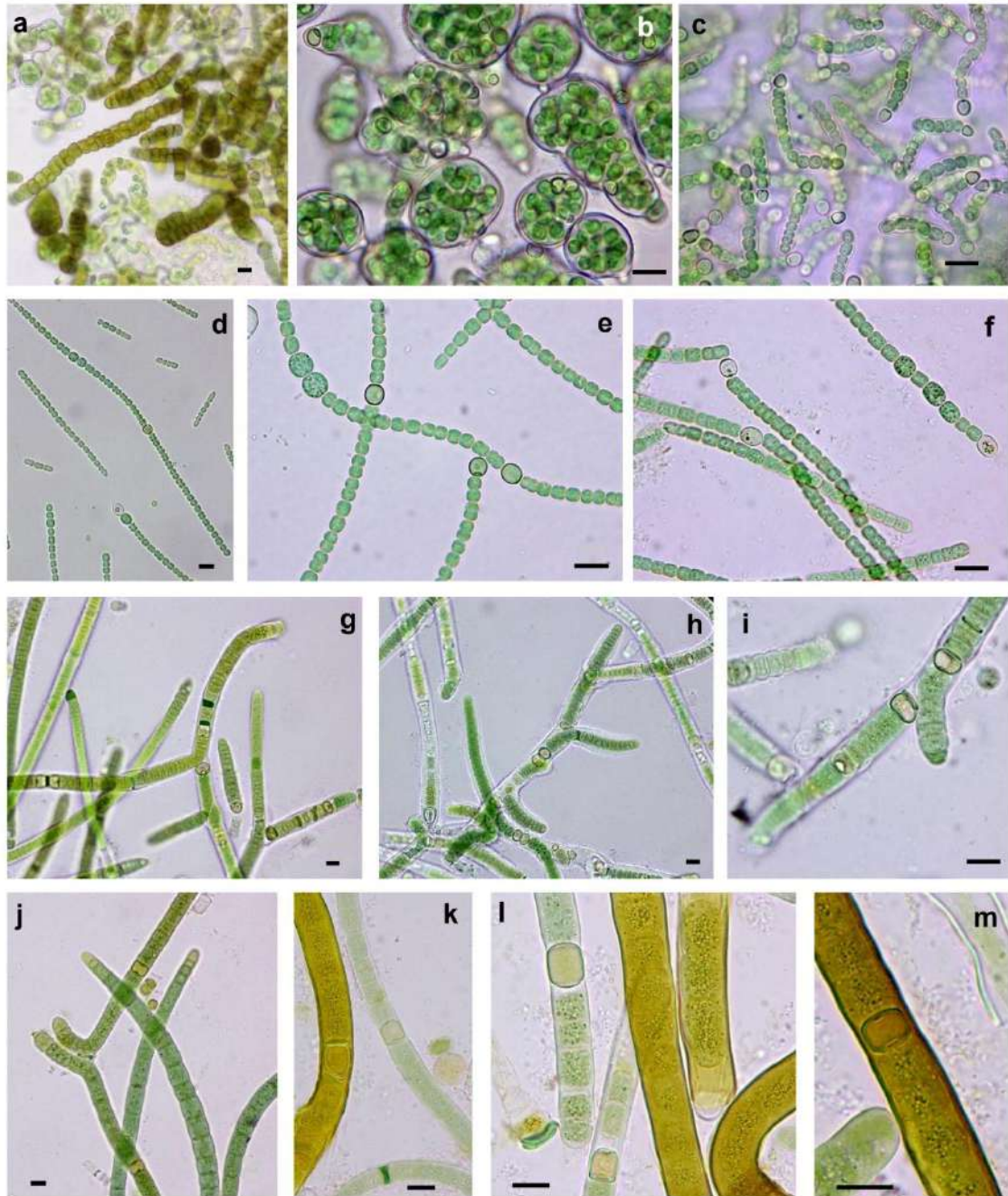
- Les trois dernières souches de cyanobactéries non hétérocystes analysées appartiennent au genre *Nodosilinea*. Deux souches ont été isolées à partir de Chott Kralla (SBC126 et SBC127) et une à partir de Taleb Larbi (LSB133). Les séquences d'ARNr 16S de ces souches ont été placées dans l'arbre phylogénétique dans le cluster (VII) avec d'autres *Nodosilinea* spp. téléchargés à partir de la base de données NCBI (Figure 21). La similitude au sein de ce groupe varié de 98,1 à 99,9 %.

Ces souches présentent de minces filaments non ramifiés, ou rarement pseudo-ramifiés, qui forment parfois des nœuds, enfermés dans de fines gaines transparentes, avec des cellules plus longues que larges (Tableau 10, Figure 19p,q).





**Figure 19 :** Microphotographies des souches de cyanobactéries non hétérocystes isolées à partir de deux biocroûtes étudiées. (a) et (b) *Microcoleus vaginatus* NSB45. (c) *M. vaginatus* NSB11. (d) et (e) *Microcoleus* sp. LSB13. (f) et (g) *Trichocoleus sociatus* LSB101. (h) *Microcoleus steenstrupii* SBC72. (i) *M. steenstrupii* LSB116. (j) *M. steenstrupii* LSB112. (k) et (l) *Pseudophormidium* sp. SIK74. (m) et (n) *Trichocoleus desertorum* SBC54. (o) *T. desertorum* LSB90. (p) *Nodosilinea* sp. SBC126. (q) *Nodosilinea* sp. LSB127. (Barre d'échelle 10 µm)



**Figure 20** : Microphotographies des souches cyanobactériennes hétérocystes isolées à partir de deux biocroûtes étudiées. (a) et (b) *Nostoc commune* NSB51. (c) *Nostoc commune* LSB84. (d) et (e) *Trichormus* sp. SBC124. (f) *Trichormus* sp. SBC125. (g), (h) et (i) *Tolypothrix distorta* LSB87. (j), (k), (l) et (m) *Scytonema hyalinum* MAR43. Barre d'échelle 10 µm.



### 2.2.2.2. Souches hétérocystes

- Deux souches (LSB51 et LSB84) ont été isolées à partir du site Taleb Larbi. Ces souches montrent des caractéristiques morphologiques typiques de *Nostoc commune*. Elles présentent des cellules presque sphériques, des trichomes enchevêtrés observés individuellement ou ensemble. Ces souches sont entourées d'une gaine visible et comportant un hétérocyste à l'extérieur de celle-ci (Tableau 10, Figure 20a-c).

Les séquences de l'ARNr 16S de ces souches sont très similaires et placées dans l'arbre phylogénétique dans le cluster (VIII) avec d'autres séquences de *Nostoc commune* téléchargées à partir de la base de données (NCBI). La similitude au sein de ce groupe varié de 98,6 à 99 %.

- Deux autres souches isolées à partir de Chott Kralla, (SBC124 et SBC125) et elles ont été regroupées dans le cluster (IX), avec des séquences de *Trichormus* et *Anabaena* téléchargées à partir de NCBI (Figure 21). La similitude au sein de ce groupe varié de 96,2 à 98,8 %.

D'après **Komárek (2013)**, les genres *Trichormus* et *Anabaena* sont morphologiquement similaires, toutefois, la stratégie de formation des akinètes est complètement différente:

- Chez le genre *Anabaena*, les akinètes se développent à côté des hétérocystes ou légèrement éloignés d'elles,
- Chez le genre *Trichormus*, les akinètes commencent à se développer plus ou moins au milieu entre deux hétérocystes distants, comme il est le cas de nos souches (Figure 20d-f). De ce fait, ces dernières ont été identifiées comme *Trichormus* sp.

Les filaments de ces souches ne possèdent ni gaines, ni enveloppes gélatineuses. Ils forment des trichomes cylindriques, irrégulièrement enroulés, resserrés aux parois transversales et non atténués ou légèrement rétrécis aux extrémités.

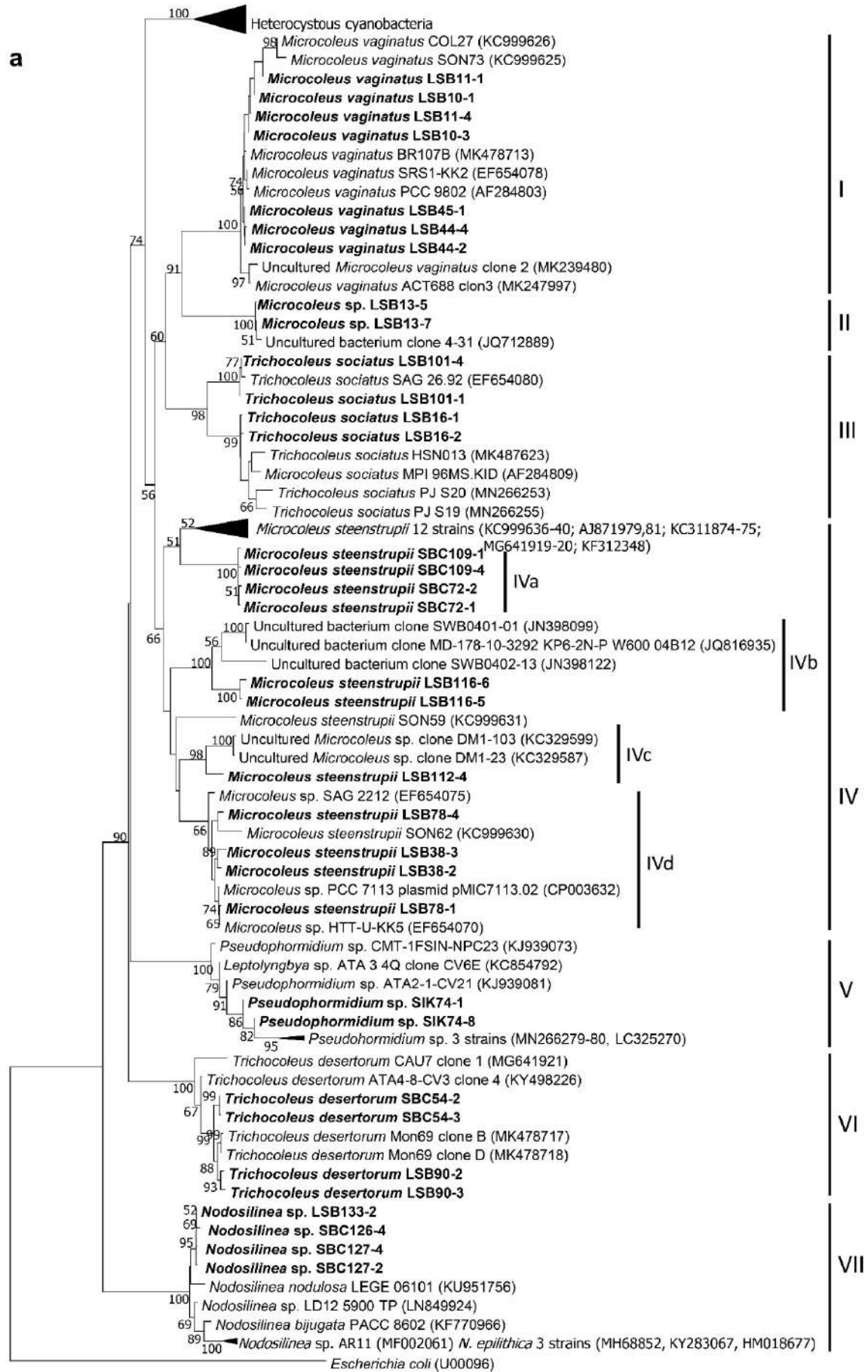
Les cellules végétatives sont en forme de tonneau et les cellules terminales sont arrondies ou coniques. Les hétérocystes sont intercalaires, solitaires, presque sphériques ou légèrement allongés. Les akinètes sont ovales, plus longues que larges, avec une paroi cellulaire lisse, incolores à jaune-brun (Figure 20d-f).

- Une souche de *Tolypothrix distorta* (LSB87) isolée à partir du site de Taleb Larbi, avec des filaments faux ramifiés typiques. Généralement, l'hétérocyste se place à la base de la branche (Figure 20g-i). Cette souche est incluse dans le cluster (X) avec d'autres souches de *Tolypothrix distorta* téléchargées à partir de la base de données NCBI avec une similarité de 99,4% (Figure 21).

Les cellules de cette souche sont généralement plus courtes que larges (Tableau 10) avec des gaines incolores. Les trichomes sont légèrement rétrécis, avec de nombreuses fausses branches divergeant du filament principal à près de 45° avec des cellules terminales arrondies.

Les hétérocystes sont plus longs que larges, solitaires, bien que parfois en paires, et sont observés typiquement à la base des branches.

- La souche *Scytonema hyalinum* a été incluse dans le cluster (XI) avec d'autres représentants de ce genre téléchargés à partir de NCBI (Figure 21). Elle présente des caractéristiques phénotypiques du genre telles que : (i) la présence de doubles fausses branches communes avec la même largeur que les filaments primaires, (ii) des cellules cylindriques non resserrées formant des filaments avec des gaines incolores et des cellules terminales arrondies, (iii) des hétérocystes cylindriques et typiquement solitaires (Figure 20j-m).



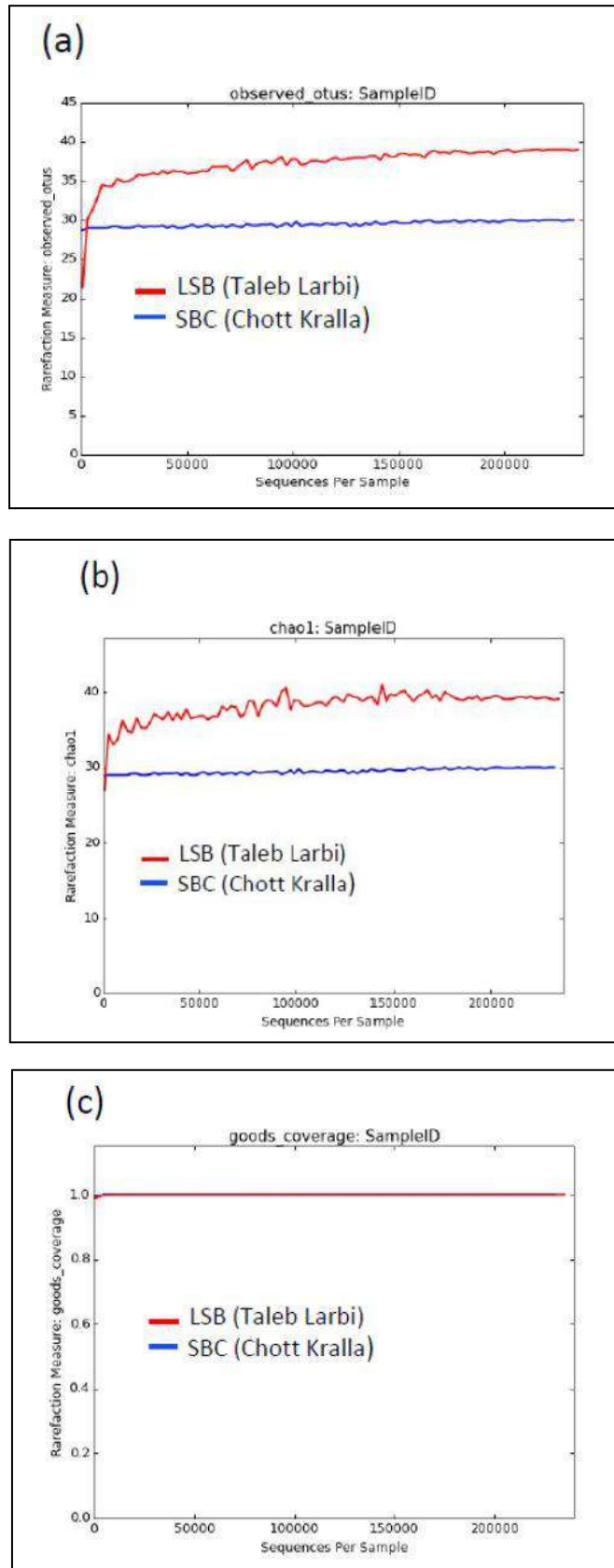


### **2.3. Analyse métagénomique de la communauté cyanobactérienne dans les biocroûtes étudiées**

Afin d'apporter une meilleure interprétation taxonomique des souches isolées, l'analyse phylogénétique a été couplée à une analyse métagénomique. Ainsi, le séquençage haut-débit d'Illumina (Illumina Miseq) a été effectué pour l'étude de la diversité et de l'abondance relative des cyanobactéries dans les biocroûtes des deux sites d'étude.

Les estimations couverture de Good ont atteint 99,99% dans les échantillons des deux sites, ce qui indique que la majorité de la diversité cyanobactérienne a été capturée.

La courbe de raréfaction a également indiqué que le nombre d'OTUs observé pour les échantillons de LSB (Taleb Larbi) a été plus élevé qu'au nombre de OTUs de chott Kralla de SBC (Chott Kralla) (Figure 22).



**Figure 22** : Courbes de raréfaction pour l'évaluation de la diversité cyanobactérienne. (a) les unités taxonomiques opérationnelles (OTUs) observées, (b) Indice de ChaO1, et (c) Indice de la diversité alpha de la couverture de Good.

La figure 23 (page N° 111) montre l'arbre phylogénétique dans lequel se sont groupées les OTUs obtenues, les séquences des souches isolées et les séquences similaires téléchargées à partir de la base de données. Cette position a permis les affectations taxonomiques affichées dans la figure 24, ainsi que les abondances relatives des OTUs pour chaque site.

### 2.3.1. Biocroûte de site Taleb Larbi (LSB)

Dans l'échantillon de la biocroûte du site Taleb Larbi, toutes les unités taxonomiques opérationnelles (OTUs) analysées correspondent aux cyanobactéries filamenteuses non hétérocystes, à l'exception de OTU14, affilié au *Chroococciopsis* sp. qui s'est présenté sous forme unicellulaire et en faible abondance (1%).

Les OTUs les plus abondantes dans la biocroûte de ce site sont :

- Les OTUs (OTU1, OTU2 et OTU7) correspondent au *Microcoleus steenstrupii* avec un pourcentage d'abondance de 69,8% (Figure 24).
- L'OTU8 correspond au *Microcoleus vaginatus* et deux OTUs de *Microcoleus* sp. (OTUs 9 et 10) étaient présentes en faibles abondances presque similaires de l'ordre de 6 et 8% respectivement.
- Les OTUs (OTU13 et OTU16) de *Microcoleus steenstrupii* étaient présentes en faibles abondances de 2 et 1% respectivement.
- Deux autres OTUs (OTU17 et OTU18) étaient également présentes en faibles abondances (d'environ 1%) correspondant aux :
  - ✓ *Microcoleus* sp. pour (OTU17)
  - ✓ *Microcoleus paludosus* pour (OTU18).

### 2.3.2. Biocroûte de site Chott Kralla (SBC)

La composition de la communauté cyanobactérienne dans la biocroûte du site Chott Kralla semble être plus diversifiée que le site Taleb Larbi, avec une nette dominance des cyanobactéries hétérocystes (Figure 24).

Les unités taxonomiques opérationnelles (OTUs) les plus abondantes correspondent au *Pseudophormidium* (OTU3), avec une abondance relative de 22%. Elle est suivie par trois (03) OTUs avec des abondances d'environ 15% pour chacune :

- ✓ L'OTU4 correspond au *Scytonema hyalinum*
- ✓ L'OTU5 correspond au *Tolypothrix distorta*
- ✓ L'OTU6 identifiée comme *Acaryochloris* cf sp. (unicellulaire).

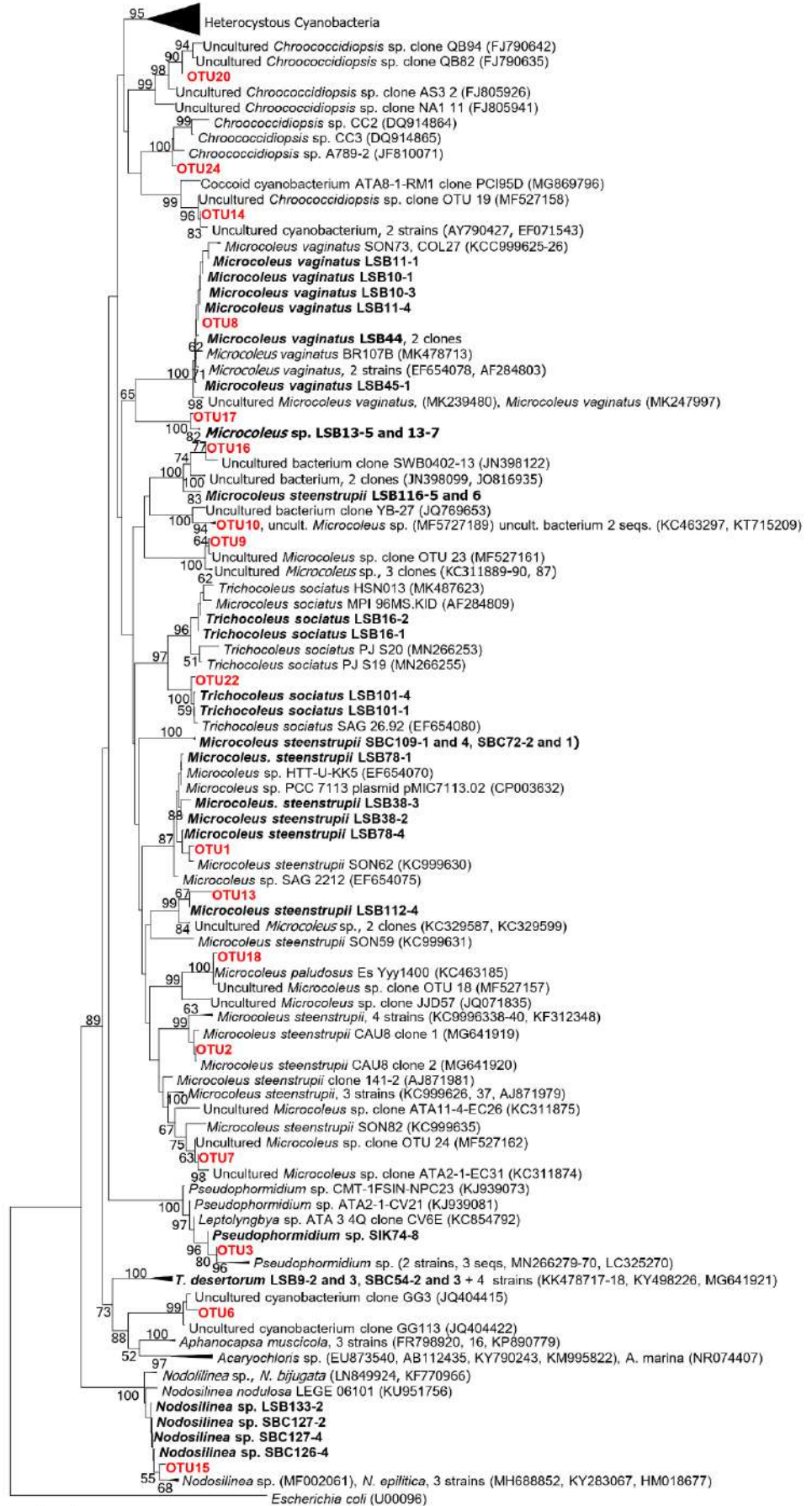
Deux cyanobactéries hétérocystes, *Calothrix* (OTU11) et *Trichormus* (OTU12) étaient présentes avec des abondances d'environ 5% pour chacune, tandis que trois (OTUs) attribuées comme *Microcoleus steenstrupii* (OTUs: 1, 2 et 13) ont montré des abondances relatives comprises entre 2 et 2,5%.

D'autres OTUs étaient présentes avec de faibles abondances comprises entre 0,5 et 1,5%. Ces OTUs ont été affiliées aux :

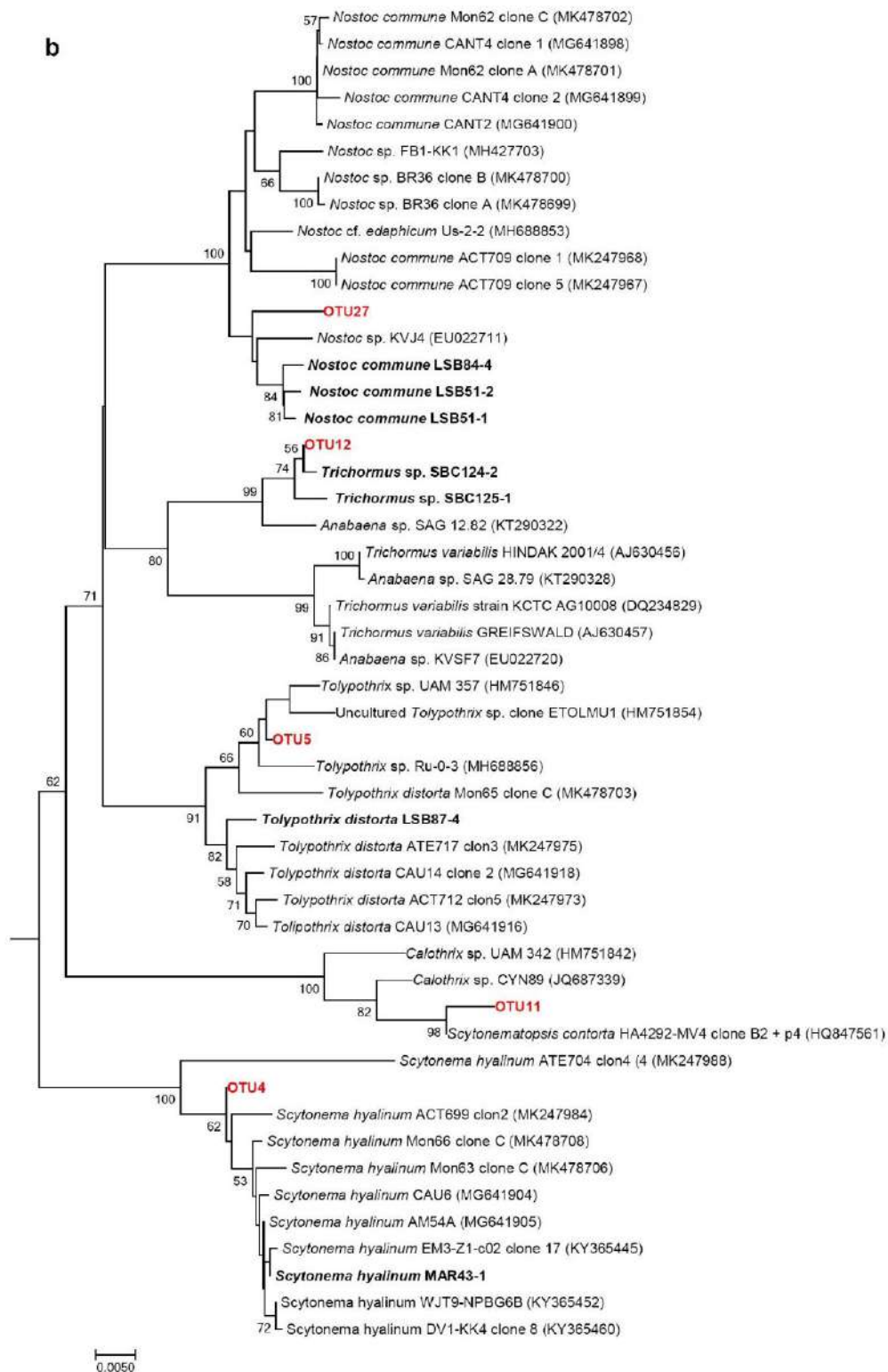
- ✓ *Microcoleus* spp. pour les OTUs (9, 10 et 17),
- ✓ *Microcoleus steenstrupii* pour les OTUs (7 et 16),
- ✓ *Chroococidiopsis* spp. pour les OTUs (14, 20 et 24),
- ✓ *Microcoleus vaginatus* pour l'OTU8,
- ✓ *Nodosilinea* sp. pour l'OTU15,
- ✓ *Trichocoleus sociatus* pour l'OTU22,
- ✓ *Nostoc commune* pour l'OTU27.



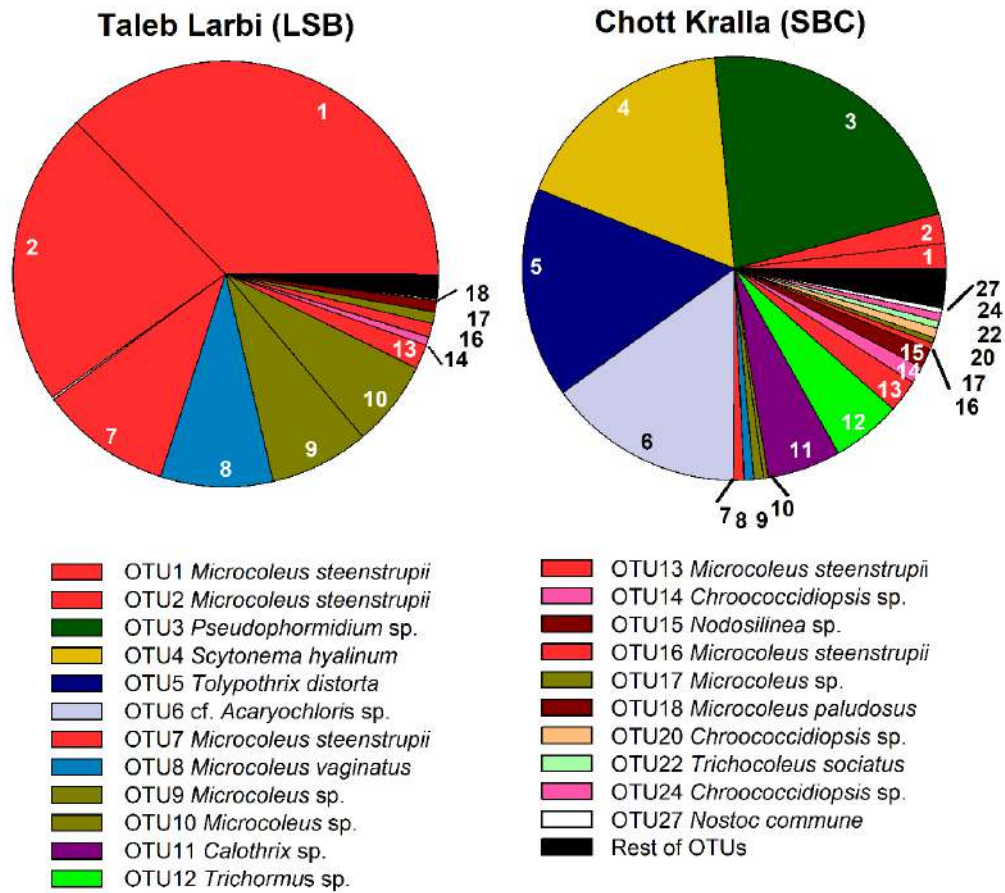
a



0.020



**Figure 23 :** (a) Arbre phylogénétique obtenu par la méthode de neighbor-joining basée sur l'analyse du gène de l'ARNr 16S, montrant la position des séquences des souches isolées obtenues dans la présente étude (en gras) et les unités taxonomiques opérationnelles (OTUs) déterminée par l'analyse métagénomique (en rouge). (b) des cyanobactéries hétérocystes expansées. (Les nombres près du nœud indiquent des valeurs bootstrap supérieures ou égales à 50).



**Figure 24 :** Composition de la communauté cyanobactérienne dans les biocroûtes des deux sites de l'étude

#### 2.4. Résistance des souches isolées à la température et à la dessiccation

Les essais physiologiques effectués sur les souches isolées montrent que la température et la dessiccation sont les principaux paramètres limitant la survie des cyanobactéries.

Les résultats des essais physiologiques de la résistance des souches isolées à ces deux paramètres sont illustrés dans la figure 25.

#### 2.4.1. À la température de 35 °C

La majorité des souches isolées ont montré une résistance à la température de 35 °C (Photo 03) et à la dessiccation à l'exception de deux souches de *Trichormus* ssp., bien qu'elles ont été résilientes, en raison de leur récupération après réhydratation de leurs cultures.

Cependant, la souche de *Microcoleus vaginatus* n'a montré aucune résistance à la dessiccation à 35 °C, par conséquent elle n'a pas pu se récupérer après la réhydratation de la culture.

#### 2.4.2. À la température de 40 °C

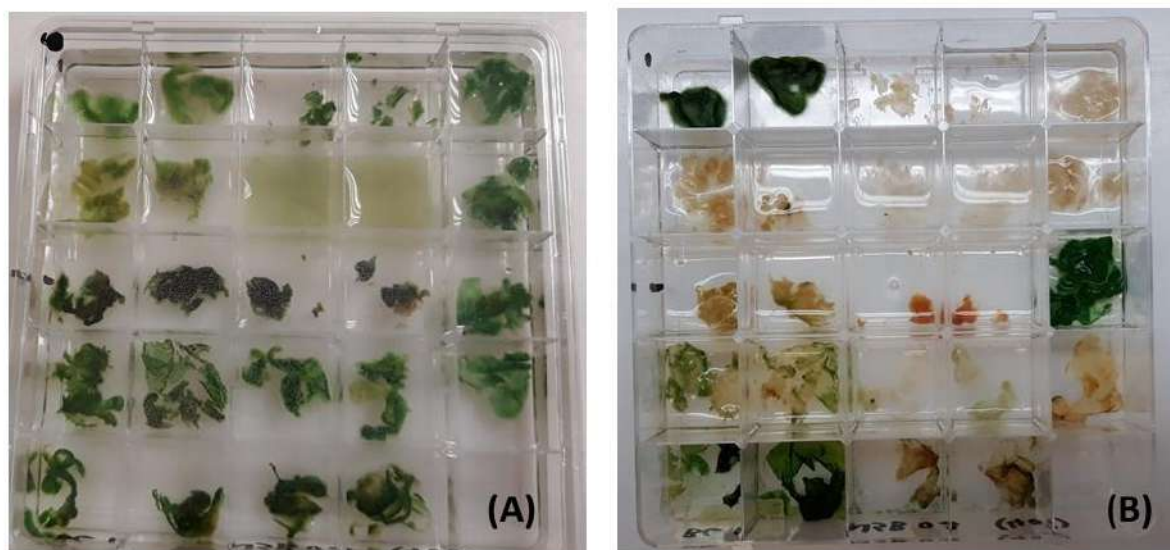
La majorité des souches n'ont pas pu résister à la température de 40 °C (Photo 04) et aux conditions de dessiccation notamment *Microcoleus vaginatus* et *Trichormus* sp. En fait, des chloroses claires commencent à apparaître sur ces souches après un intervalle de temps de 9 à 12 jours.

En revanche, certaines souches telles que *Microcoleus steenstrupii*, *Nodosilinea*, et *Scytonema hyalinum* ont pu résister à cette température tout au long de la durée d'incubation (25 jours). Ces souches et d'autres souches telles que : *Pseudophormidium* sp., *Nostoc commune* sont montrées résilientes et ont pu se récupérer après la réhydratation de leur cultures.



**Photo 03:** Survie des souches isolées à la température de 35° C pendant 25 jours (A) 1<sup>er</sup> jour, (B) 25<sup>ème</sup> jour.





**Photo 04** : Survie des souches isolées à la température de 40 °C pendant 25 jours. (A) 1<sup>er</sup> jour, (B) 25<sup>ème</sup> jour.

Généralement, une variété de réponse à la température et à la dessiccation a été observée pour les différentes souches isolées des deux sites. Le comportement individuel de chaque souche aux conditions de l'essai est résumé dans la figure 25 et le tableau 11.



**Tableau 11:** Synthèse de la résistance des souches de cyanobactéries isolées à la température (35 et 40 °C) et leur résilience après dessiccation.

Souche	à la température de 35 °C			à la température de 40 °C		
	Survie	Dessiccation	Résilience	Survie	Dessiccation	Résilience
<i>Microcoleus vaginatus</i>	+	±	-	-	-	-
<i>Microcoleus</i> sp.	+	±	-	-	-	-
<i>Microcoleus steenstrupii</i>	+	+	+	+	±	±
<i>Trichocoleus sociatus</i>	+	+	+	+	-	-
<i>Trichocoleus desertorum</i>	+	+	+	+	-	-
<i>Nodosilinea</i> sp. (SBC)	+	+	+	+	+	+
<i>Nodosilinea</i> sp. (LSB)	+	-	-	+	-	-
<i>Pseudophormidium</i> sp.	+	+	+	±	±	+
<i>Nostoc commune</i>	+	+	+	-	-	+
<i>Tolypothrix distorta</i>	+	±	+	-	-	-
<i>Trichormus</i> sp.	-	-	+	-	-	-
<i>Scytonema hyalinum</i>	+	+	+	+	+	+

(+): Capable

(-) : Incapable

(±): Plus ou moins capable

### 3. Discussion générale

Les cyanobactéries sont les principaux producteurs primaires et les principaux colonisateurs photosynthétiques du sol dans les biocroûtes (**Garcia-Pichel et Wojciechowski, 2009**).

Dans ce cadre, l'identification des cyanobactéries pertinentes dans les biocroûtes des zones arides a des implications importantes sur le fonctionnement des écosystèmes dans ces régions. Une compréhension des différences de composition des communautés microbiennes dans les biocroûtes sera cruciale pour leur gestion (**Belnap, 2013**).

Par ailleurs, vue l'importance écologique des cyanobactéries peuplant les croûtes biologiques dans le fonctionnement des écosystèmes des milieux hyperarides chauds, tel est le cas des zones sahariennes, l'étude de la composition et de la diversité de ces cyanobactéries paraît une étape essentielle pour la réhabilitation de ces écosystèmes fragiles.

Dans la présente étude une approche polyphasique basée sur la combinaison des données morphologiques, moléculaires et écologiques nous a permis d'identifier des cyanobactéries colonisants les biocroûtes de deux microenvironnements dans la région d'Oued Souf située au Sahara de l'Algérie.

Il est bien connu que la composition de la communauté cyanobactérienne dans les biocroûtes est influencée par des facteurs abiotiques tels que le climat, les propriétés du sol, ainsi que, par des facteurs biotiques, notamment les différents types d'interactions biologiques, soit avec d'autres microorganismes cohabitants le même milieu ou même avec la végétation (**Garcia-Pichel *et al.*, 2013 ; Capkova *et al.*, 2016 ; Chilton *et al.*, 2018**).

En fait, les croûtes biologiques du sol dans les régions sahariennes sont exposées à des conditions extrêmes, telles que les hautes températures, la dessiccation, la forte intensité des rayonnements ultraviolets et récemment aux grands changements climatiques. En plus, la plupart des sols dans ces des régions sont salins, voir hypersalins.

En raison, de ces conditions climatiques et pédoclimatiques extrêmes, les régions sahariennes sont considérées comme des environnements polyextrêmes exceptionnels, influant la structure des communautés cyanobactériennes colonisants les croûtes biologiques au milieu saharien. En fait, seules les cyanobactéries capables de tolérer et/ou résister aux conditions sévères seront en mesure de maintenir leur vie.



Dans ce cas-là, les cyanobactéries issues de ces biocroûtes doivent être considérées comme des cyanobactéries polyextrémotolérants ou polyextrêmophiles.

L'étude des échantillons de croûtes biologiques au niveau de deux sites de l'étude a révélé des différences dans la composition et dans la diversité cyanobactérienne.

L'approche expérimentale adoptée a permis de montrer que la communauté de cyanobactéries isolée des deux sites d'étude présente une richesse spécifique élevée avec vingt-trois (23) souches identifiées.

Néanmoins, il est bien clair d'après les résultats obtenus que le site Chott Kralla montre une diversité relativement plus élevée que celle enregistrée dans le site Taleb Larbi.

Les résultats obtenus montrent une nette dominance des cyanobactéries non hétérocystes notamment le genre *Microcoleus* avec une abondance de (96.4%) dans le sol du site le moins salé (LSB) de Taleb Larbi, avec une abondance élevée de *Microcoleus steenstrupii* (72.8%).

Par ailleurs, une faible abondance de *Microcoleus vaginatus* a été observée au niveau de ce site, soit un taux d'abondance de l'ordre de 8.6%. Ce qui peut être liée aux conditions environnementales chaudes et sèches de la région d'étude. Selon **Garcia-Pichel et al. (2013)**, le *Microcoleus vaginatus* domine dans les sols du désert froid.

En revanche, dans la croûte biologique des sols de site salé (SBC) de Chott Kralla, les cyanobactéries hétérocystes dominant, avec un taux d'abondance de 44.4%.

Les souches les plus dominantes au niveau de ce site sont la souche *Pseudophormidium* sp. et la souche unicellulaire cf. *Acaryochloris* sp., soient des taux d'abondance de 22 et 15% respectivement.

La faible diversité enregistrée au niveau du site Taleb Larbi peut être due à la grande dominance de *Microcoleus* au niveau de ce site. En fait, la dominance du genre *Microcoleus* dans les croûtes biologiques moins salines constatée dans le cadre de cette étude confirme les observations de **Garcia-Pichel et al. (2013)** ; **Muñoz-Martin et al. (2019)** qui ont signalé la dominance de *Microcoleus steenstrupii* au niveau des croûtes biologiques développées dans des environnements chauds.

La forte dominance de *Microcoleus* au niveau de ce site peut être due au taux relativement élevée du sable grossier au niveau du site de Taleb Larbi (61.34 %) contre (43.97%) dans le site Chott Kralla.

Selon **Belnap et al. (2001)**, les croûtes biologiques présentant une dominance de la texture grossière sont caractérisées par la présence de cyanobactéries formants de larges filaments très mobiles tels que le genre *Microcoleus*.

Cette forte abondance de *Microcoleus* dans le site Taleb Larbi peut être également expliqué par leur haut pouvoir compétitif par rapport aux autres genres de cyanobactéries, et ceci en raison probablement de sa capacité de produire des antibiotiques pour s'opposer au développement d'autres genres de cyanobactéries (**Van Goethem et al., 2021**).

D'après **Büdel (2005)**, les espèces, *Microcoleus steenstrupii* et *Microcoleus vaginatus*, sont typiques pour les croûtes du sol peu ou non salées.

Par ailleurs, la forte abondance de cyanobactéries hétérocystes dans le sol du site Chott Kralla était surprenante vue la forte concentration en sels à son niveau. Toutefois, elle est en concordance avec **Becerra-Absalón et al. (2019)** qui montre une abondance de ce type de cyanobactéries dans le semi-désert du centre de Mexique où règnent des conditions climatiques contraignantes à savoir: les fortes températures, la dessiccation, le fort ensoleillement et fortes concentrations en sels.

**Whitton (2012)**, considère les cyanobactéries comme des microorganismes ubiquistes (omniprésentes) puisqu'elles ont été détectées dans presque tous les écosystèmes des régions polaires et dans les habitats thermiques, quel que soit la complexité du milieu édaphique.

A titre d'exemple, *Nostoc commune* est une cyanobactérie cosmopolite largement répandue dans les biocroûtes du désert (**Evans et Johansen, 1999**). Il a été génétiquement identifiée en Amérique du Nord (**Garcia- Pichel, Lopez-Cortes et Nubel, 2001 ; Yeager et al., 2007**), au sud-ouest de l'Afrique (**Büdel et al., 2009**), dans les déserts chinois (**Zhang et al., 2016**), et dans les sols semi-arides d'Australie et en Espagne (**Williams et al., 2014 ; Aboal et al., 2016**).

Par ailleurs, *Scytonema hyalinum* a été déjà identifié génétiquement dans des biocroûtes des sites arides en Afrique du Sud et en Namibie (**Dojani et al., 2014**), en Amérique du Nord (**Yeager et al., 2007 ; Yeager et al., 2012**), au désert hyperaride

d'Atacama (**Patzelt et al., 2014**), et morphologiquement identifié en Amérique du Nord (**Flechtner et al., 2002 ; Flechtner, Johansen et Belnap, 2008**).

*Scytonema* sp. a été également observé en Chine (**Zhang et al., 2016**), dans le désert du Néguev (**Hagemann et al., 2015**), récemment au Chili (**Baumann et al., 2018**), et en Europe (**Williams et al., 2016**).

Néanmoins, ce caractère ubiquiste ne peut pas être généralisé pour tous les taxons de cyanobactéries. D'après **Komárek et Anagnostidis, (1999) ; Loza et al. (2014)**, des traits écophysologiques spécifiques permettent aux cyanobactéries d'occuper des niches écologiques distinctes, ce qui explique leur distribution géographique différentielle.

L'effet de la position géographique sur la composition de la communauté cyanobactérienne des croûtes biologiques du sol a été déjà signalé par plusieurs études. A titre d'exemple, le genre *Leptolyngbya* et *Porphorosiphon* dominent dans les biocroûtes subtropicales (**Machado-de-Lima et al., 2019**), alors que, *Leptolyngbya* et *Trichocoleus* dominent dans les croûtes des sols dégradés (**Roncero-Ramos et al., 2020**).

Mise à part, la distribution géographique, l'hétérogénéité des microenvironnements ou des gradients pédoclimatiques peuvent également influencer la diversité cyanobactérienne au sein des croûtes biologiques du sol.

A ce titre, dans notre étude, la structure de la communauté cyanobactérienne semble dépendra des caractéristiques spécifiques des microenvironnements des sites d'étude, plutôt que de leur localisation géographique, notamment que les deux sites sélectionnés sont localisés dans la même zone géographique.

En fait, bien que les deux microhabitats (site Taleb Larbi et Chott Kralla) sont très proches l'un de l'autre, on a pu mettre en évidence une variabilité dans la diversité de la flore cyanobactérienne entre eux.

La variabilité de la dominance des cyanobactérienne en fonction des facteurs environnementaux même au niveau de la même zone a été déjà signalée par **Jung et al. (2019) ; Becerra-Absalón et al. (2019) ; Sepehr et al. (2019)**.

Nos résultats expliquent l'effet de la variation des conditions microenvironnementales sur la composition de la communauté cyanobactérienne dans les croûtes biologiques des

déserts hyperarides, ce qui fournit des informations précieuses pour évaluer le fonctionnement et le développement des écosystèmes dans ces environnements polyextrêmes.

D'une manière générale la variabilité de la composition et la diversité des souches des cyanobactéries dans les environnements chauds, tel est le cas de nos sites d'étude est en fonction de plusieurs paramètres pédoclimatiques à savoir : la Température, l'humidité, les rayonnements solaires, les concentrations salines, la texture, la teneur en gypse ...etc.

Ces conditions environnementales polyextrêmes exercent des contraintes interactives et sélectives sur la composition et la diversité des cyanobactéries.

En réponse à ces conditions, plusieurs mécanismes adaptatifs et/ou des stratégies de protection ont été développés par les cyanobactéries pour se protéger contre les températures élevées, le fort rayonnement solaire, aux alternances de dessiccation et de réhumidification et/ou de dessiccation prolongée et à la forte concentration saline du sol.

A ce titre d'exemple, la température est considérée parmi les principaux facteurs influant la composition et la distribution des communautés cyanobactériennes dans les croûtes biologiques du sol (**Garcia-Pichel *et al.*, 2013** ; **Becerra-Absalón *et al.*, 2019** ; **Muñoz-Martin *et al.*, 2019** ; **Machado-de-Lima *et al.*, 2019**).

Ces auteurs indiquent la dominance des espèces cyanobactériennes thermophiles dans les environnements chauds comme les cyanobactéries *Microcoleus steenstrupii* et *Scytonema hyalinum*. Ce qui confirme nos résultats, par le biais des quels, on a pu montrer une dominance de ces espèces dans nos échantillons.

D'après **Garcia –Pichel *et al.*, (2013)**, les températures optimales de la croissance des cyanobactéries oscillent entre 18-30 °C. Toutefois, certaines cyanobactéries sont capables de se survivre et se développer également à des températures plus élevées.

Partant de là, les cyanobactéries qui supportent les fortes températures des zones hyperarides chaudes doivent être considérées comme thermotolérantes plutôt que thermophiles (**Muñoz-Martin *et al.*, 2019**).

Malgré l'importance de la température comme facteur de stress en milieu aride, la dessiccation reste le premier facteur limitant la vie et l'activité de la flore cyanobactérienne dans les régions hyperarides. Les effets de la dessiccation sont étroitement liés à la salinité. En

fait, ces deux facteurs de stress reflètent deux formes différentes de privation de l'eau pour les cyanobactéries.

La combinaison de ces deux facteurs de stress entraîne une forte déshydratation cellulaire. Cette dernière, endommage gravement les structures membranaires, les protéines et les acides nucléiques, principalement en raison du stress oxydatif résultant de la libération d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) pendant la dessiccation qui sont mortelles pour la plupart des organismes (**Billi et Potts, 2002**).

Un certain nombre de cyanobactéries sont connues pour avoir la capacité de survivre dans des conditions de sécheresse sévère, et de développer différents mécanismes pour se protéger contre les éventuels dommages de dessiccation (**Büdel, 2011**).

Toutefois, la stratégie générale semble être la capacité de survivre de manière inactive pendant la dessiccation et de se récupérer rapidement après celle-ci.

La décélération de l'activité vitale ou l'inhibition presque complète de l'activité métabolique, connue sous le nom d'anhydrobiose (**Feofilova, 2003**), permet aux cellules de subir une déshydratation presque absolue pendant le dessèchement à l'air sans être tuées. Par conséquent, les cellules entrent dans un état de dormance au début de la dessiccation et reprennent leurs activités métaboliques lorsque l'eau devient disponible (**Billi, 2012**).

La capacité des cyanobactéries anhydrobiotiques à faire face à une dessiccation prolongée à des températures extrêmes explique leur prédominance dans les habitats hostiles, car elles sont résilientes à ces conditions environnementales.

A titre d'exemple, des études de longues périodes sur la survie de *Nostoc* spp., après des décennies de dessiccation, ont montré que les cellules peuvent reprendre leurs activités physiologiques quelques minutes après le mouillage (**Coxson et Kershaw, 1983 ; Scherer et al., 1984**), étant capables de développer des mécanismes de protection pour s'échapper aux dommages causés par une dessiccation cellulaire prolongée (**Shirkey et al., 2003**).

En outre, des études réalisées récemment sur *Leptolyngbya ohadii*, en tant qu'organisme typique des cyanobactéries filamenteuses habitant les biocroûtes du désert, ont montré une reprise rapide de l'activité photosynthétique lors de la réhumidification contrairement à un changement lent du profil de transcription, suggérant que, lors de la déshydratation, les cellules se préparent un prochain remouillage (**Oren et al., 2019 ; Gwizdala et al., 2021**).

En relation avec ce mécanisme de protection à la dessiccation, il faut noter que les espèces recensées dans notre étude présentent des couches épaisses de mucilage extracellulaire dues à l'excrétion d'EPS, ce qui leur permet de surmonter les longues périodes de sécheresse. Ceci suggère un mécanisme d'adaptation supplémentaire des cyanobactéries contre les conditions hyperarides du Sahara.

C'est le cas par exemple, des populations naturelles de *Microcoleus vaginatus* qui après un fort dessèchement peuvent reprendre rapidement leur activité photosynthétique juste après leur hydratation, avec l'induction rapide des gènes liés à la réponse au stress de dessiccation, tels que les gènes du stress oxydatif et ceux liés à la synthèse des exopolysaccharides (EPS) (Muñoz-Martín *et al.*, 2019).

La production de polymère extracellulaire (EPS) est considéré comme un facteur essentiel contribuant à l'acquisition et à la rétention de l'eau (Chan *et al.*, 2012 ; Wierzchos *et al.*, 2015).

D'après Mugnai *et al.* (2018), le caractère amphiphile et hygroscopique des EPS permet de maintenir l'hydratation au sein de la biocroûte et de tolérer la dessiccation.

Un grand nombre de fonctions ont été attribuées au (EPS) en matière de protection des cyanobactéries contre la dessiccation (Pointing, 2016). Il s'agit notamment de la rétention de grandes quantités d'eau (Benard *et al.*, 2019) et à la formation d'un gel qui stabilise les composants macromoléculaires (Xu *et al.*, 2021).

Les résultats relatifs aux essais biophysiques montrent que parmi les cyanobactéries hétérocystes, le *Scytonema hyalinum* et *Nostoc communes* sont montrés les plus tolérants à l'effet du traitement thermique et à la dessiccation. Ces résultats expliquent bien leur forte abondance dans les environnements hyperarides tel est le cas de nos sites d'étude.

Cette forte tolérance aux conditions extrêmes peuvent être expliquer par le développement de cellules spécialisées, telles que les akinètes (ressemblant à des spores), qui sont des stades de survie cellulaire connus uniquement chez les cyanobactéries hétérocystes et conduisent à une plus grande tolérance à la sécheresse (Hu *et al.*, 2012).

Le développement de ces akinètes chez nos souches hétérocystes explique la survie observée après deux mois de dessiccation. Certaines études montrent même que le *Nostoc* peut supporter une période de dessiccation d'un an à 40 °C (**Hu et al., 2012**).

Les résultats des essais thermophysologiques réalisés par **Becerra-Absalón et al. (2019)** sur le *Scytonema hyalinum* et *Nostoc commune* confirment nos constatations.

Ces auteurs ont montré que ces deux espèces ont pu survivre à 40 °C et ont présenté des abondances élevées au centre de Mexique où la température maximale peut atteindre (47 °C).

Nos résultats sont également en ligne avec d'autres travaux qui montrent que le *Scytonema* est un genre de cyanobactéries typique des zones chaudes. En fait, il a été isolé du désert du Néguev (**Hagemann et al., 2015**), de désert hyperaride d'Atacama (**Patzelt et al., 2014**) et d'autres sites du sud de l'Espagne (**Williams et al., 2016**).

Une grande partie du succès de *Nostoc* dans les habitats des terres arides est liée à sa capacité à rester desséché pendant des mois, des années, voire plusieurs décennies (**Hu et al., 2012**) et à récupérer complètement son activité métabolique en quelques heures à quelques jours après la réhydratation avec de l'eau (**Dodds et al., 1995**).

**Scherer et al. (1984)** rapporte que *Nostoc commune* des habitats terrestres s'est rétabli après une période de sécheresse de 2 ans, avec réactivation de la respiration, de la photosynthèse et de la fixation de l'azote.

En plus, la dessiccation offre une certaine protection à haute température pour les cyanobactéries de la biocroûte, ce qui pourrait également expliquer la résilience à cette perturbation (**Lan et al., 2014**).

Alors que, pour les cyanobactéries non hétérocystes, les souches les plus tolérantes et les plus résilientes sous nos conditions expérimentales semblent être *Nodosilinea* sp. *Pseudophormidium* sp. et *Microcoleus steenstrupii*.

Ces résultats rejoignent les observations précédemment faites sur *Nodosilinea* isolé à partir des biocroûtes d'habitats extrêmement salés, Ce qui confirme la capacité de ce genre à résister à la forte salinité (**Sommer et al., 2020**).

Nos résultats sont également en accord avec les travaux de **Jung et al. (2019)** ; **Samolov et al. (2020)** sur *Pseudophormidium* isolé à partir de biocroûtes de désert hyperaride d'Atacama. Ces auteurs considèrent cette souche en tant que cyanobactérie résistante à la dessiccation.

Dans le même ordre d'idées, d'après **Garcia-Pichel et al. (2013)**, *Microcoleus steenstrupii*, est plus abondant dans les environnements plus chauds, en raison de sa forte tolérance aux conditions hyperarides, ce qui confirme nos résultats.

En revanche, les résultats des essais physiologiques ont montré que les souches *Microcoleus vaginatus* et *Microcoleus* sp. et *Tolypothrix distorta* sont les souches les plus sensibles aux conditions de dessèchement.

D'après **Muñoz-Martín et al. (2019)**, le *Microcoleus vaginatus* est très abondant dans les environnements les plus froids, en raison sa forte sensibilité aux conditions hyperarides. Ces affirmations sont en concordance avec nos résultats.

Par ailleurs, il est à signaler que des cyanobactéries coccoïdes, telles que *Acaryochloris* et *Chroococciopsis*, ont été isolés de nos échantillons. La présence de ces cyanobactéries unicellulaires a été mise en évidence dans d'autres conditions environnementales désertiques extrêmes dans le monde entier (**Bahl et al., 2011** ; **Rego et al., 2019** ; **Billi, 2019**).

La présence de *Acaryochloris* spp. a été signalé dans les déserts chauds et froids. Ils sont considérés comme des espèces endolithiques vivant à l'intérieur des roches, en les utilisant autant que abris (**Behrendt et al., 2011** ; **Wierzchos et al., 2018**). Alors que *Chroococciopsis* spp. sont généralement considérés comme des organismes vivants dans des habitats hypolithiques ou endolithiques (**Billi, 2019**), bien que leur présence a été signalée dans les croûtes biologiques du sol (**Becerra-Absalón et al., 2019** ; **Muñoz-Martín et al., 2019**).

L'apparition de ces cyanobactéries dans les croûtes biologiques du sol du Sahara démontre leur extrémotolérance.

Cependant, ce qui est étonnant dans ce travail expérimental, c'est l'abondance de *Tolypothrix distorta* dans le sol salé du site Chott Kralla, bien que, les résultats des travaux précédents ainsi que, les résultats expérimentaux de cette étude n'ont montré aucune



thermotolérance pour cette espèce (**Garcia-Pichel et al., 2013 ; becerra-absalón et al., 2019 ; Giraldo-silva et al., 2020**). Ce qui peut être lié à son pouvoir de production de formes de survie cellulaires (akinètes), généralement trouvées, par exemple, chez *Nostoc* spp., mais pas bien observées chez le genre *Tolypothrix*.

Cette explication est en accord avec **Kützing (1843)** qui a indiqué la présence des akinètes chez l'espèce *Tolypothrix distorta* et d'autres espèces de ce genre (**Perona et al., 2003 ; Geitler, 1932**).

La capacité de développer des cellules de type akinètes permet à cette espèce de cyanobactérie hétérocyste d'entrer à un état de repos cellulaire (anhydrobiose comme il est déjà signalé ci-dessus) pour résister à la chaleur extrême et à la dessiccation dans les environnements extrêmes.

La germination et le développement de nouveaux filaments peuvent avoir lieu, lorsque les conditions deviennent favorables. Autrement dit que, la résilience et la récupération de cette souche sont toujours possibles en cas de changement des conditions environnementales limitantes.

Dans ce cadre, une étude récente a révélé que l'espèce *Tolypothrix distorta* des biocroûtes arides résiste aux conditions extrêmes des sols dégradés (**Roncero-Ramos et al., 2020**).

Par conséquent, certaines cyanobactéries vivants dans les conditions polyextrêmes peuvent résister à ces conditions, tandis que, d'autres sont résilientes et restent dormantes jusqu'au changement des conditions extrêmes.

En ce qui concerne la résistance aux forts rayonnements ultraviolets (UV), la flore cyanobactérienne à développer plusieurs mécanismes pour s'adapter aux fortes radiations lumineuses caractérisant le milieu saharien.

A titre d'exemple d'après **Garcia-Pichel et al. (2016)**, le *Microcoleus* spp. a la capacité de migrer vers les couches plus profondes du sol, ce qui lui permet de s'échapper aux fortes intensités lumineuses.

Quant aux genres hétérocystes, tels que ceux isolés de nos échantillons à savoir, *Scytonema*, *Tolypothrix*, *Calothrix* et *Nostoc*, qui colonisent généralement la couche superficielle du sol, ils ont recours à la production de grandes quantités de pigments, tels que

le pigment liposoluble scytonemin (pigment jaune-brun) et d'autres pigments hydrosolubles absorbants les rayons UV et protégeant les composants cytosoliques contre la photodégradation (**Pentecost et Whitton, 2012 ; Garcia-Pichel et al., 2016**).

D'après **Gómez-Silva (2018) ; Orellana et al. (2020)**, les communautés microbiennes qui habitent les substrats halites dans le désert hyperaride d'Atacama augmentent la biosynthèse du scytonemin en réponse à l'augmentation des irradiations ultravioletes. Ce mécanisme physiologique est considéré comme une stratégie évolutive et adaptative résiliente pour assurer une photoprotection.

Ainsi, les cyanobactéries productrices de scytonémin jouant un rôle important dans la protection des sols contre les rayonnements solaires, ombrageant la communauté environnante et permettant la colonisation par d'autres espèces (**Garcia-Pichel et Castenholz, 1991 ; Singh et al., 2010**). Il s'agit d'une relation synergique entre les microorganismes cohabitants la même croûte.

Il est à signaler que l'accumulation de scytonémin diminue significativement l'albédo du sol, augmentant ainsi la température de la surface, ce qui à son tour, peut induire le remplacement des espèces thermosensibles par des formes thermotolérantes (**Couradeau et al., 2016**).

Parmi les cyanobactéries les plus adaptés au fort ensoleillement on cite *te* *Chroococcidiopsis*. La présence de *Chroococcidiopsis* dans nos habitats, notamment au niveau des échantillons du site de Chott Kralla (1,5%) a été également signalée en faible abondance dans la localité d'Atexcac au centre de Mexique (**Becerra-Absalón et al., 2019**).

Bien que, les représentants de ce genre sont généralement considérés comme des organismes hypolithiques (**Roncero-Ramos et al., 2020**), on a pu mettre en évidence leur présence à la surface du sol, ce qui témoigne leur capacité à tolérer la dessiccation et les fortes radiations solaires.

D'après **Dillon et al. (2002)**, le *Chroococcidiopsis* développe des gaines contenant des pigments pour se protéger contre la dessiccation et les rayons UV.

Le *Chroococcidiopsis* spp. a déjà été identifié dans des biocroûtes d'environnements très arides, tels que le désert d'Atacama ou l'Arctique (**Patzelt et al., 2014 ; Pushkareva et al., 2015**).

La présence de *Chroococidiopsis* spp. dans ces biocroûtes peut contribuer au cycle des nutriments à travers la fixation d'azote réalisée par ces cyanobactéries (**Fewer et al., 2002 ; Roncero-Ramos et al., 2020**).

Mise à part, les effets des températures élevées, de la dessiccation et de l'effet des radiations ultraviolets qui sont des facteurs de stress liés directement au climat, les cyanobactéries dans l'environnement hyper aride chaud (Saharien) sont sous la dépendance d'un autre facteur de stress qui est la salinité. Cette dernière est considérée comme une conséquence indirecte du climat.

En fait, il existe un large éventail d'espèces halophiles et halotolérantes reconnue depuis longtemps. D'après **Oren (2012)**, certaines cyanobactéries sont considérées même plus performantes dans les environnements salins.

Selon **Chen et al. (2003) ; Lan et al., (2010)**, la résistance des cyanobactéries à la salinité peut-être due à la production de substances polymères extracellulaires (EPS) assurant un effet de tampon vis-à-vis à la salinité, ce qui augmente la tolérance des cellules des cyanobactéries aux sels. Il a été rapporté qu'en cas de stress salin, la quantité d'EPS augmente jusqu'à 65% du poids sec chez un *Nostoc* sp. (**Yoshimura et al., 2012**).

La couche d'EPS entourant les cellules crée un microenvironnement qui tamponne le déséquilibre osmotique à travers la membrane cellulaire en préservant les conditions hypersalines dans les algues marines (**Liu et Buskey, 2000**).

L'EPS libéré par les cyanobactéries peut se lier aux ions sodium et forme des biofilms, protégeant les plantes du stress salin (**Singh et al., 2019**). Cette capacité s'étend aux trichomes cyanobactériens qui éliminent le sodium soluble du sol par biosorption (**Li et al., 2019**).

Par ailleurs, l'accumulation d'osmolytes organiques, tels que le saccharose et le tréhalose et même de la proline, joue également un autre rôle important dans la tolérance des cyanobactéries à la salinité (**Chen et al., 2003 ; Oren, 2012**).

La production de ces osmolytes organiques est suivie de l'exportation d'ions inorganiques tel que les ions sodiques, qui diffusent régulièrement le long de gradients électrochimiques dans le cytoplasme (**Pade et Hagemann, 2015 ; Kirsch et al., 2019**).

D'après **Dommergues et Mangenot (1970)**, il existe des cyanobactéries halophiles dans les terrains arides telles que : *Nostoc luscarum* et certains cyanophycées appartenant au genre *Anabaena* et certains *Chlorococcales*.

Ces cyanobactéries (à savoir le *Nostoc* et *Anabaena*) possèdent des caractéristiques uniques pour l'assainissement des sols affectés par les sels (**Rocha et al., 2020**).

Les résultats de cette étude montrent une nette différence dans la composition des communautés des deux sites d'étude en fonction de la salinité comme il est déjà signalé ci-dessus. En fait, une dominance des cyanobactéries hétérocystes a caractérisé le site le plus salé, alors que, des cyanobactéries non hétérocystes ont dominé le site le moins salé.

La salinité induit une compétition interspécifique entre les différentes cyanobactéries peuplant la même biocroûte. C'est le cas probablement de la dominance de *Micrococcus* dans le site peu salé par rapport aux autres cyanobactéries.

Ces résultats sont en accord avec **Tsujimura et al. (1998)** ; **Sommer et al. (2020)** qui montrent la forte adaptation des Nostocales qui sont des cyanobactéries hétérocystes à différentes gammes de salinité du sol.

Enfin, il convient de noter que la distinction entre les cyanobactéries halophiles et halotolérantes, dans lesquelles les cyanobactéries halophiles se distinguent par leur exigence en fortes concentrations en sels pour la croissance, tandis que les halotolérants sont ceux qui peuvent se développer en présence et en absence de concentrations élevées en sels (**Golubic, 1980**).

Les cyanobactéries détectées dans le cadre de ce travail expérimental, sont également largement réparties dans d'autres zones géographiques non soumises à l'effet de sels à travers le monde (**Büdel et al., 2016**), ce qui, indique que les cyanobactéries isolées de nos échantillons sont des microorganismes halotolérants plutôt que véritablement halophiles.

Les résultats obtenus de cette étude ont bien montré l'effet de la variation des conditions microenvironnementales sur la composition de la communauté cyanobactérienne dans les biocroûtes des déserts hyperarides chauds, ce qui fournit des informations précieuses pour évaluer le fonctionnement et le développement des écosystèmes dans ces environnements polyextrêmes.

La diversité cyanobactérienne relativement élevée enregistrée dans le sol du site Chott Kralla malgré la forte concentration en sels est probablement due à la richesse du sol au niveau de ce site en gypse. D'après **Friedmann (1982)**, le gypse peut potentiellement fournir un microenvironnement qui protège ces micro-organismes de l'exposition à des températures extrêmes, au flux UV et à la dessiccation, et il est suffisamment translucide pour permettre la photosynthèse

Enfin, il est à signaler que de nombreuses OTUs cyanobactériennes mises en évidence notamment au niveau du sol très salé de Chott Kralla n'ont pas de représentants phylogénétiquement proches dans les bases de données, ce qui entraîne une forte proportion de diversité non attribuée. Cela indique qu'une composante unique importante de la biodiversité au niveau de ce site reste à caractériser.

---

## Conclusion générale et perspectives

---

Au terme de notre étude nous jugeons utile de rappeler l'objectif principal de ce travail de recherche qui consiste à caractériser la composition et la diversité des cyanobactéries colonisant les croûtes biologiques de surface du sol dans certains écosystèmes hyperarides chauds de l'Algérie.

Ce type de caractérisation peut fournir des informations précieuses pour évaluer le fonctionnement des cyanobactéries peuplant les croûtes biologiques du sol dans les environnements hyperarides.

Dans cette étude, l'analyse des caractéristiques morphologiques des souches isolées en combinaison avec l'analyse phylogénétique (basée sur les séquences du gène de l'ARNr 16S) et métagénomique, nous a permis de caractériser les cyanobactéries formatrices de la biocroûte dans deux sites situés dans la région d'Oued Souf au Sahara septentrional de l'Algérie. L'un des sites correspond à une Sebkhha "chott" caractérisé par un sol très salé (Chott Kralla) et l'autre correspond à une extension de sol sablonneux légèrement salin (Taleb Larbi).

L'étude de la diversité des cyanobactéries a révélé une communauté abondante et diversifiée au niveau des deux sites, incluant des taxons très importants qui peuvent être utilisés comme agents promoteurs dans les programmes de restauration des sols dégradés. Toutefois, les résultats obtenus ont montré une différence de diversité cyanobactérienne qui a caractérisé les deux sites.

Dans ce cadre, une nette dominance des cyanobactéries des hétérocystes a été signalée dans le site très salé (Chott Kralla), alors que, les cyanobactéries non hétérocyste ont dominé le site le moins salé (Taleb Larbi).

Ainsi, au total vingt-trois (23) souches ont été isolées de nos échantillons, dont seize souches (16) isolées à partir de site Taleb Larbi (LSB) et sept souches (7) à partir de site Chott Kralla (SB).

Parmi les vingt-trois (23) souches isolées, cinq (5) souches appartiennent aux cyanobactéries hétérocystes et les dix-huit (18) souches restantes appartiennent aux cyanobactéries filamenteuses non hétérocystes. La plupart des souches non hétérocystes correspondent à des cyanobactéries formant des faisceaux (espèces *Microcoleus* et *Trichocoleus*) et trois souches sont attribuées au genre *Nodosilinea*.

Les genres *Pseudophormidium*, *Scytonema hyalinum*, *Tolypothrix distorta*, et *Acaryochloris* cf sp. étaient présents en forte abondance dans le sol très salé de Chott Kralla. Cependant, le *Microcoleus* spp. (surtout le *Microcoleus steenstrupii* et *Microcoleus vaginatus*) étaient plus abondants dans le sol peu salé (Talab Larbi).

Nous rappelons également la présence d'autres genres de cyanobactéries, qui ont été détectées avec des abondances relativement faibles au niveau des deux sites, mais qui ont un rôle écologique très important tels que : *Calothrix*, *Trichormus*, *Nostoc*, *Nodosilinea*, *Chroococcidiopsis*, *Trichocoleus*, *Microcoleus paludosus*.

Il est à noter, qu'à l'exception de deux souches de cyanobactéries, *Chroococcidiopsis* sp. et *Acaryochloris* cf sp., qui présentent des formes unicellulaires, le reste des cyanobactéries isolées des deux sites sont des cyanobactéries filamenteuses.

Les résultats relatifs aux essais physiologiques ont montré que certaines cyanobactéries résistent aux conditions extrêmes du milieu aride, tandis que, d'autres sont résilientes et peuvent entrer en phase de dormance, tout en gardant le pouvoir de récupérer leurs activités métaboliques, dès que, les conditions limitantes disparaissent.

D'une manière générale l'abondance de cette flore diversifiée a montré un pouvoir d'adaptation appréciable aux conditions écologiques extrêmes des zones sahariennes.

### **Limites et perspectives de recherche de cette étude**

#### ***Limites techniques du travail expérimental :***

Les résultats obtenus à l'issue de cette étude sont très intéressants et encourageants notamment que la caractérisation des communautés cyanobactériennes peuplant les croûtes

biologiques est très peu étudiées voir non étudiées dans le contexte Saharien. Néanmoins, cette étude présente certaines limites permettant de proposer des perspectives à ce travail et d'ouvrir la voie vers la poursuite et l'approfondissement de ces premières expériences.

Parmi les problèmes rencontrés on cite :

- Des difficultés de l'échantillonnage des croûtes dans le Chott Kralla en raison de la présence des accumulations salines à la surface du sol, ce qui nous a amené à prélever nos échantillons aux bordures du Sebkha. C'est probablement à cause de ce problème d'échantillonnage que la conductivité électrique mesurée dans le sol de site chott Kralla paraît très faible par rapport à celle enregistrée généralement dans les sebkhas d'autres régions.
- L'incubation des souches isolées a été réalisée à 28°C et à une irradiation de 20 à 50 mmol de photon  $m^{-2} s^{-1}$ . Ces seuils de température et de luminosité ne permettent pas la croissance de tous les genres de cyanobactéries présents dans nos échantillons. De ce fait, nous pensons que nous avons limité le développement d'autres genres de cyanobactéries qui n'ont été pas stimulées par les conditions expérimentales adoptées.
- Des difficultés ont été rencontrées également lors de l'extraction de l'ADN de certaines souches, ce qui peut être lié à la forte protection des cellules de ces cyanobactéries par une paroi des exopolysaccharides (EPS).
- Les essais physiologiques ont obéi aux protocoles expérimentaux du laboratoire d'accueil. Ces derniers qui testent la résistance des souches isolées à la température et de leur résilience après dessèchement en commençant par des températures relativement faibles jusqu'aux températures élevées. Toutefois, à cause de l'insuffisance de la biomasse pour toutes les souches isolées on n'a pas pu tester la capacité de résistance et de résilience de ces souches à des températures plus élevées ( $>40\text{ C}^\circ$ ), et on s'est limité à des températures de 35 et 40  $\text{C}^\circ$ , ce qui ne reflète pas généralement les conditions du milieu hyperaride étudié.



### *Perspectives:*

Les cyanobactéries vivants dans les zones hyperarides sont capables de survivre dans des conditions extrêmes, et de ce fait, sont considérées comme les premiers colonisateurs du sol nu.

Ces cyanobactéries, autant que, producteurs primaires ont une grande importance écologique et agronomique. Leur rôle dans la restauration des terres dégradées a attiré l'attention de plusieurs chercheurs ces dernières années, en raison de leur rôle essentiel dans l'amélioration de la fertilité des sols et prévention de l'érosion.

En fait, plusieurs études ont été menées pour déterminer le potentiel des cyanobactéries en tant que solution naturelle pour la restauration des écosystèmes, en raison de leurs caractéristiques uniques, par exemple leur capacité à fixer l'azote et de séquestrer le carbone, leur pouvoir de stabilisation des agrégats du sol, soit directement par leurs firmaments ou bien par la production des substances polymères extracellulaires (EPS). De plus, les cyanobactéries forment une matrice superficielle complexe d'EPS, d'eau, lipides, protéines et autres composés qui favorisent la colonisation du sol en réduisant la perte d'humidité et améliorant l'agrégation des particules du sol. Elles jouent également un rôle dans le dessalement et dans la dépollution des sols (en raison de diverses protéines et récepteurs de polysaccharides à leur surface). Récemment plusieurs études s'intéressent à leurs rôles dans la récupération des sols dans les zones brûlées (incendies des forêts).

Par ailleurs, les bactéries photosynthétiques améliorent l'activité et la diversité de la communauté microbienne en créant des associations symbiotiques. En plus, les cyanobactéries peuvent excréter plusieurs hormones, acides aminés et vitamines, ce qui améliore la croissance et le développement des plantes.

Sur le plan écologique, les cyanobactéries peuvent être utilisées comme des indicateurs de changements climatiques et de degré de dégradation du sol.

Dans ce cadre, la coculture de cyanobactéries peut être un outil biotechnologique puissant pour l'amélioration de la fertilité du sol pour préserver l'environnement dans nos écosystèmes fragiles. Nous appelons, les agronomes et les écologues d'explorer le potentiel des cyanobactéries isolés des croûtes biologiques dans la restauration du sol dégradés des zones arides.

En fait, les biocroûtes de nos sites d'étude comprennent une communauté de cyanobactéries dominée par des formes filamenteuses (hétérocystes et non hétérocystes) capables de stabiliser les agrégats fragmentés du sol sableux. A titre d'exemple, les faisceaux des filaments de *Microcoleus*, entourés d'une gaine gélatineuse collante, forment une structure en forme de filet qui lie les particules de sol ensemble et améliore la stabilité structurale du sol. La formation de filaments permet la colonisation par des cyanobactéries hétérocystes telles que *Nostoc*, *Tolypothrix* et *Scytonema*.

Nous pensons que le *Microcoleus* trouvé dans nos sites d'étude pourrait avoir la même fonction écologique que les autres *Microcoleus* isolés des biocroûtes d'autres régions.

Quant au *Scytonema*, ce genre de cyanobactérie est capable de croître et de survivre dans des habitats exposés à une forte irradiation en produisant un pigment (scytonemin) protecteur contre les UV. L'accumulation de ce pigment réduit considérablement l'albédo du sol, avec des conséquences immédiates pour les autres microorganismes du sol. Ce qui induit le remplacement des espèces bactériennes thermosensibles par d'autres formes thermotolérantes.

Par ailleurs, autant que cyanobactérie hétérocyste, le *Scytonema* isolé de nos échantillons peut contribuer à l'enrichissement du sol en azote d'une façon gratuite. Mise à part, le *Scytonema*, cette activité est réalisée par des cyanobactéries hétérocystes dont leur présence a été signalée dans nos échantillons à savoir *Nostoc*, *Tolypothrix*, *Calothrix*, *Trichormus*. Ces cyanobactéries jouent un rôle important dans le cycle de l'azote et dans d'autres fonctions dans les sols des zones arides.

En plus, le genre *Nostoc* en dehors, de son pouvoir de résistance aux conditions climatiques extrêmes des environnements hyperarides chauds, il possède des caractéristiques uniques pour l'assainissement des sols affectés par les sels. Son inoculation aux sols sahariens permet de résoudre le problème de salinisation du sol.

En tenant compte de toutes ces considérations, la technologie de l'inoculation du sol dans les zones arides par des cyanobactéries isolées des croûtes biologiques ouvre un large éventail d'opportunités d'application dans des programmes de restauration du sol.

Les informations fournies dans cette étude sont intéressantes pour une sélection plus adéquate des espèces cyanobactériennes pour produire un inoculum qui augmente le succès de

restauration des sols dans les zones arides chaudes en fonction de type de dégradation du sol à restaurer.

Le choix des inoculants cyanobactériens est une étape très importante avant de tenter un projet d'inoculation. Les inoculants doivent correspondre à un type de sol et à un environnement donné, de sorte qu'un traitement soit fait sur mesure pour un environnement spécifique à réhabiliter.

Dans ce cadre, les caractéristiques physiologiques de la souche à inoculer sont très importantes et donnent des informations intéressantes sur sa capacité de survivre et de former des croûtes biologiques stables.

Les résultats des essais physiologiques ont montré que certaines espèces de cyanobactéries peuvent être incorporées avec succès dans des programmes de restauration à grande échelle en raison de leur faculté de survivre sur des sols dégradés, et de leur pouvoir d'adaptation aux conditions extrêmes des milieux hyperarides chauds (exemple : *Microcoleus*, *Scytonema*, *Nostoc*....).

Cette technologie est prête à être testée et affinée par le biais d'essais sur le terrain, ouvrant ainsi un large éventail de possibilités d'application dans des programmes de restauration des sols à grande échelle.

Dans ce cas, nous recommandons de multiplier les essais de terrains dans d'autres régions sahariennes pour tirer des conclusions définitives sur la maîtrise de l'application de la technologie d'inoculation.

Enfin, l'utilisation combinée des techniques culturales et métagénomiques a démontré que les deux microenvironnements sahariens étudiés sont caractérisés par une diversité inattendue de cyanobactéries adaptés aux conditions extrêmes des milieux hyperarides.

La valorisation des biotopes étudiés et d'autres biotopes extrêmes au Sahara de l'Algérie permet la mise en évidence de nouveaux taxons qui peuvent être utilisée dans les progrès d'inoculation, et ceci, en diversifiant les échantillons, les milieux de culture d'isolement et même les conditions de culture (Photoradiation, Température ... etc.).

## Références Bibliographiques

- Aboal, M., Werner, O., García-Fernández, M. E., Palazón, J. A., Cristóbal, J. C., & Williams, W. (2016). Should ecomorphs be conserved? The case of *Nostoc flagelliforme*, an endangered extremophile cyanobacteria. *Journal for Nature Conservation*, 30, 52-64.
- Adams, D. G., & Duggan, P. S. (1999). Tansley Review No. 107. Heterocyst and akinete differentiation in cyanobacteria. *New Phytologist*, 144(1), 3-33.
- Allen, M. M., & Smith, A. J. (1969). Nitrogen chlorosis in blue-green algae. *Archiv für Mikrobiologie*, 69(2), 114-120.
- Al-Maliki, S. M., Jasim, H. A., & Abdulabbas, A. A. W. A. (2014). Changes in organic matter content, aggregate stability and microbial activity under tillage and no-tillage system in Babylon province. *Euphrates Journal of Agriculture Science*, 6, 19-33.
- Al-Maliki, S., AL-Mammory, H., & Scullion, J. (2018). Interactions between humic substances and organic amendments affecting soil biological properties and growth of *Zea mays* L. in the arid land region. *Arid Land Research and Management*, 32(4), 455-470.
- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., & Lipman, D. J. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of molecular biology*, 215(3), 403-410.
- Anagnostidis, K., & Komárek, J. (1990). Modern approach to the classification system of Cyanophytes 5-Stigonematales. *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband. Monographische Beiträge*, 86, *Algological Studies* 59, 1-73.
- ANRH, (2009). Agence Nationale des Ressources Hydrauliques. Direction Régionale Sud-Ouargla. Rapports et compagne des mesures , p90.
- Aubert, G. (1960). Les sols de la zone aride: étude de leur formation, de leurs caractères, de leur utilisation et de leur conservation.
- Aubert, G. (1978). *Methodes d'analyses des sols* ; Centre régional de documentation pédagogique de Marseille: Marseille, France, 1978.
- Azúa-Bustos, A., González-Silva, C., Mancilla, R. A., Salas, L., Gómez-Silva, B., McKay, C. P., & Vicuña, R. (2011). Hypolithic cyanobacteria supported mainly by fog in the coastal range of the Atacama Desert. *Microbial Ecology*, 61(3), 568-581.
- Badger, M. R., & Price, G. D. (1990). Carbon oxysulfide is an inhibitor of both CO<sub>2</sub> and HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> uptake in the cyanobacterium *Synechococcus* PCC7942. *Plant physiology*, 94(1), 35-39.
- Bagnouls, F., & Gaussen, H. (1953). Saison sèche et indice xéothermique: document pour les cartes de production végétale. *Série généralité cartographie de l'unité écologique. Edition Edward. Privat Toulouse*. 47p.
- Bahl, J., Lau, M. C., Smith, G. J., Vijaykrishna, D., Cary, S. C., Lacap, D. C., ... & Pointing, S. B. (2011). Ancient origins determine global biogeography of hot and cold desert cyanobacteria. *Nature communications*, 2(1), 1-6.

- Baize, D. (2000). Guide des analyses en pédologie, 2ème édition revue et augmentée. INRA, Paris; 257p.
- Balesdent, J., Dambrine, É., & Fardeau, J. C. (2015). *Les sols ont-ils de la mémoire?: 80 clés pour comprendre les sols*. Editions Quae. France 176p.
- Barzanji, A. F. (1973). *Gypsiferous soils of Iraq*; Doctoral dissertation, Ghent University, Ghent, Belgium, 1973.
- Bauld, J. (1981). Occurrence of benthic microbial mats in saline lakes. *Hydrobiologia*, 81(1), 87-111.
- Baumann, K., Jung, P., Samolov, E., Lehnert, L. W., Büdel, B., Karsten, U., ... & Leinweber, P. (2018). Biological soil crusts along a climatic gradient in Chile: Richness and imprints of phototrophic microorganisms in phosphorus biogeochemical cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, 127, 286-300.
- Becerra-Absalón, I., Muñoz-Martín, M., Montejano, G., & Mateo, P. (2019). Differences in the cyanobacterial community composition of biocrusts from the drylands of Central Mexico. Are there endemic species?. *Frontiers in microbiology*, 10, 937.
- Behrendt, L., Larkum, A. W., Norman, A., Qvortrup, K., Chen, M., Ralph, P., ... & Kühl, M. (2011). Endolithic chlorophyll d-containing phototrophs. *The ISME Journal*, 5(6), 1072-1076.
- Belnap J, Budel B, Lange OL. (2003). Biological soil crusts: characteristics and distribution. In *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, Belnap J, Lange OL (eds). Springer-Verlag: Berlin; 3–30.
- Belnap J, Prasse R, and Harper KT. (2001). Influence of biological soil crusts on soil environments and vascular plants. In: Belnap J and Lange OL (Eds). *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Berlin: Springer-Verlag. p 281–300.
- Belnap, J. (1994). Potential role of cryptobiotic soil crust in semiarid rangelands. In *Proceedings—Ecology and Management of Annual Rangelands* (pp. 179-185).
- Belnap, J. (2001). Factors influencing nitrogen fixation and nitrogen release in biological soil crusts. In *Biological soil crusts: structure, function, and management* (pp. 241-261). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Belnap, J. (2001). Microbes and microfauna associated with biological soil crusts. In *Biological soil crusts: structure, function, and management* (pp. 167-174). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Belnap, J. (2002). Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. *Biology and fertility of soils*, 35(2), 128-135.
- Belnap, J. (2003). The world at your feet: desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(4), 181-189.
- Belnap, J. (2006). The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrological Processes: An International Journal*, 20(15), 3159-3178.
- Belnap, J., & Eldridge, D. (2001). Disturbance and recovery of biological soil crusts. In *Biological soil crusts: structure, function, and management* (pp. 363-383). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Belnap, J., & Gardner, J. S. (1993). Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *The Great Basin Naturalist*, 40-47.

- Belnap, J., & Lange, O. L. (Eds.). (2013). *Biological soil crusts: structure, function, and management* (Vol. 150). Springer Science & Business Media.
- Belnap, J., Büdel, B., & Lange, O. L. (2001). Biological soil crusts: characteristics and distribution. In *Biological soil crusts: structure, function, and management* (pp. 3-30). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Belnap, J., Hawkes, C. V., & Firestone, M. K. (2003). Boundaries in miniature: two examples from soil. *BioScience*, *53*(8), 739-749.
- Belnap, J., Kaltenecker, J. H., Rosentreter, R., Williams, J., Leonard, S., & Eldridge, D. (2001). Biological soil crusts: ecology and management. *US Department of the Interior, Bureau of Land Management, National Science and Technology Center. Denver, Colorado*, 110.
- Belnap, J., Munson, S. M., & Field, J. P. (2011). Aeolian and fluvial processes in dryland regions: the need for integrated studies. *Ecohydrology*, *4*(5), 615-622.
- Belnap, J., Phillips, S. L., & Miller, M. E. (2004). Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia*, *141*(2), 306-316.
- Belnap, J., Phillips, S. L., Witwicki, D. L., & Miller, M. E. (2008). Visually assessing the level of development and soil surface stability of cyanobacterially dominated biological soil crusts. *Journal of Arid Environments*, *72*(7), 1257-1264.
- Belnap, J., Prasse, R., & Harper, K. T. (2001). Influence of biological soil crusts on soil environments and vascular plants. In *Biological soil crusts: structure, function, and management* (pp. 281-300). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Benard, P., Zarebanadkouki, M., Brax, M., Kaltenbach, R., Jerjen, I., Marone, F., ... & Carminati, A. (2019). Microhydrological niches in soils: How mucilage and EPS alter the biophysical properties of the rhizosphere and other biological hotspots. *Vadose Zone Journal*, *18*(1), 180211.
- Bertani, G. (1951). Studies on lysogenesis I: the mode of phage liberation by lysogenic *Escherichia coli*. *Journal of bacteriology*, *62*(3), 293-300.
- Billi, D. (2012). Anhydrobiotic rock-inhabiting cyanobacteria: potential for astrobiology and biotechnology. In *Adaption of Microbial Life to Environmental Extremes* (pp. 119-132). Springer, Vienna.
- Billi, D. (2019). Desert cyanobacteria under space and planetary simulations: a tool for searching for life beyond Earth and supporting human space exploration. *International Journal of Astrobiology*, *18*(5), 483-489.
- Billi, D., & Potts, M. (2002). Life and death of dried prokaryotes. *Research in microbiology*, *153*(1), 7-12.
- BNEDER., (1998). Plan Directeur Général de Développement des Régions Sahariennes: les ressources en sols. Edit, BNEDER et BRL Ingénierie, pp:11-26
- Bold, H. C., & Wynne, M. J. (1985). introduction to the Algae: Structure and Reproduction, 2nd Edition. *Prentice-Hall, Inc, Toronto*, 445(5), 12.
- Boone, D. N. y Castenholz, R. W. (1989). *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 2<sup>a</sup> ed, vol. 3 (Eds.) *Springer Verlag*, New York.

- Boone, D. N. y Castenholz, R. W. (2001). *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 2<sup>a</sup> ed, vol. 1 (Eds.) Springer Verlag, New York.
- Bornet, E. y Flahault, C. (1886-1888). Revision des Nostocaceasheterocystés. *Ann Sci Nat Bot.* 7, be, 3: 323-381, 4: 343-373, 5: 51-129, 7: 171-262.
- Borowitzka, L. J. (1986). Osmoregulation in blue-green algae. In Round and Chapman (Editors), *Progress in Phycological Research*, Vol. 4, Biopress Ltd., Great Britain. pp. 243–256.
- Bowker, M. A., Reed, S. C., Maestre, F. T., & Eldridge, D. J. (2018). Biocrusts: the living skin of the earth.
- Büdel B, Lange OL. 2003. Synopsis: comparative biogeography and ecology of soil-crust biota and communities. In *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, Belnap J, Lange O (eds). Springer-Verlag: Berlin; 141–152.
- Büdel, B. (1999). Ecology and diversity of rock-inhabiting cyanobacteria in tropical regions. *European Journal of Phycology*, 34(4), 361-370.
- Büdel, B. (2001). Synopsis: comparative biogeography of soil-crust biota. In *Biological soil crusts: structure, function, and management* (pp. 141-152). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Büdel, B. (2002). Diversity and ecology of biological crusts. *Progress in Botany*, 386-404.
- Büdel, B. (2005). Microorganisms of biological crusts on soil surfaces. In *Microorganisms in soils: roles in genesis and functions* (pp. 307-323). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Büdel, B. (2011). Cyanobacteria: Habitats and Species. In *Plant Desiccation Tolerance*; Lüttge, U., Beck, E., Bartels, D., Eds.; Springer: Berlin, Germany; pp. 11–21.
- Büdel, B., & Wessels, D. C. (1991). Rock inhabiting blue-green algae/cyanobacteria from hot arid regions. *Algological Studies / Archiv für Hydrobiologie, Supplement Volumes*, 385-398.
- Büdel, B., Darienko, T., Deutschewitz, K., Dojani, S., Friedl, T., Mohr, K. I., ... & Weber, B. (2009). Southern African biological soil crusts are ubiquitous and highly diverse in drylands, being restricted by rainfall frequency. *Microbial ecology*, 57(2), 229-247.
- Büdel, B., Dulić, T., Darienko, T., Rybalka, N., & Friedl, T. (2016). Cyanobacteria and algae of biological soil crusts. In *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands* (pp. 55-80). Springer, Cham.
- Bush, J. K., & Van Auken, O. W. (1991). Importance of time of germination and soil depth on growth of *Prosopis glandulosa* (Leguminosae) seedlings in the presence of a C4 grass. *American Journal of Botany*, 78(12), 1732-1739.
- C.R.A.A.Q (Centre de Référence en Agriculture et Agroalimentaire du Québec), 2005. Guide de référence en fertilisation. 11<sup>ème</sup> édition. Première mise à jour (Avril 2005). Ed. C.R.A.A.Q, Sainte-Foy. 294 p.
- Calvet, R. (2013). edit France agricole. 678p.
- Cameron, R. E., & Blank, G. B. (1966). *Desertalgae: soilcrusts and diaphanous substrata as algal habitats* (No. 32). Pasadena, CA, USA: Jet Propulsion Laboratory, California Institute of Technology.

- Čapková, K., Hauer, T., Řeháková, K., & Doležal, J. (2016). Some like it high! Phylogenetic diversity of high-elevation cyanobacterial community from biological soil crusts of western Himalaya. *Microbial ecology*, *71*(1), 113-123.
- Caporaso, J. G., Kuczynski, J., Stombaugh, J., Bittinger, K., Bushman, F. D., Costello, E. K., ... & Knight, R. (2010). QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature methods*, *7*(5), 335-336.
- Cardemil, L., & Wolk, C. P. (1981). Isolated heterocysts of *Anabaena variabilis* synthesize envelope polysaccharide. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, *674*(2), 265-276.
- Cary, S. C., McDonald, I. R., Barrett, J. E., & Cowan, D. A. (2010). On the rocks: the microbiology of Antarctic Dry Valley soils. *Nature Reviews Microbiology*, *8*(2), 129-138.
- Castenholz, R. W. (2015). General characteristics of the cyanobacteria. In: *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*, pp.1-23.
- Castenholz, R. W., & Garcia-Pichel, F. (2000). The ecology of cyanobacteria: Their diversity in time and space. *The ecology of cyanobacteria*. eds AB Whitton, M. Potts, 593-603.
- Catier, O., & Roux, D. (2007). Botanique pharmacognosie phytothérapie. *Cahiers du préparateur en pharmacie. Groupe Liaisons*.
- Chamizo, S., Canton, Y., Lázaro, R., Solé-Benet, A., & Domingo, F. (2012). Crust composition and disturbance drive infiltration through biological soil crusts in semiarid ecosystems. *Ecosystems*, *15*(1), 148-161.
- Chamizo, S., Cantón, Y., Miralles, I., & Domingo, F. (2012). Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, *49*, 96-105.
- Chamizo, S., Mugnai, G., Rossi, F., Certini, G., & De Philippis, R. (2018). Cyanobacteria inoculation improves soil stability and fertility on different textured soils: gaining insights for applicability in soil restoration. *Frontiers in Environmental Science*, *6*, 49.
- Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Román, J. R., & Cantón, Y. (2017). Effects of biocrust on soil erosion and organic carbon losses under natural rainfall. *Catena*, *148*, 117-125.
- Chan, Y., Lacap, D. C., Lau, M. C., Ha, K. Y., Warren-Rhodes, K. A., Cockell, C. S., ... & Pointing, S. B. (2012). Hypolithic microbial communities: between a rock and a hard place. *Environmental microbiology*, *14*(9), 2272-2282.
- Chen, L., Li, D., & Liu, Y. (2003). Salt tolerance of *Microcoleus vaginatus* Gom., a cyanobacterium isolated from desert algal crust, was enhanced by exogenous carbohydrates. *Journal of Arid Environments*, *55*(4), 645-656.
- Chilton, A. M., Neilan, B. A., & Eldridge, D. J. (2018). Biocrust morphology is linked to marked differences in microbial community composition. *Plant and soil*, *429*(1), 65-75.
- Cirés, S. (2012). *Ecofisiología, ciclos de vida anual y cianotoxinas de las cianobacterias planctónicas Anabaena, Aphanizomenon y Microcystis en embalses españoles*. Thèse de doctorat. Universidad Autónoma de Madrid.
- Claesson, M. J., Wang, Q., O'Sullivan, O., Greene-Diniz, R., Cole, J. R., Ross, R. P., & O'Toole, P. W. (2010). Comparison of two next-generation sequencing technologies for resolving highly complex



- microbiota composition using tandem variable 16S rRNA gene regions. *Nucleic acids research*, 38(22), e200.
- Cohen-Bazire, G., & Bryant, D. A. (1982). Phycobilisomes: Composition and Structure. In *The Biology of Cyanobacteria*. Vol. 19, p. 143-191. (Eds. N. G. Carr y B. A. Whitton). *Blackwell Scientific Publications*, Oxford.
- Colesie, C., Felde, V. J. M. N. L., & Büdel, B. (2016). Composition and macrostructure of biological soil crusts. In *Biological soil crusts: An organizing principle in drylands* (pp. 159-172). Springer, Cham.
- Concostrina-Zubiri, L., Huber-Sannwald, E., Martínez, I., Flores, J. F., Reyes-Agüero, J. A., Escudero, A., & Belnap, J. (2014). Biological soil crusts across disturbance–recovery scenarios: effect of grazing regime on community dynamics. *Ecological Applications*, 24(7), 1863-1877.
- Concostrina-Zubiri, L., Pescador, D. S., Martínez, I., & Escudero, A. (2014). Climate and small scale factors determine functional diversity shifts of biological soil crusts in Iberian drylands. *Biodiversity and conservation*, 23(7), 1757-1770.
- Cordeiro, R., Luz, R., Vasconcelos, V., Gonçalves, V., & Fonseca, A. (2020). Cyanobacteria phylogenetic studies reveal evidence for polyphyletic genera from thermal and freshwater habitats. *Diversity*, 12(8), 298.
- Couradeau, E., Karaoz, U., Lim, H. C., Da Rocha, U. N., Northen, T., Brodie, E., & Garcia-Pichel, F. (2016). Bacteria increase arid-land soil surface temperature through the production of sunscreens. *Nature communications*, 7(1), 1-7.
- Coutinet, S. (1965). Méthodes d'analyses utilisables pour les sols salés, calcaires et gypseux. Analyses d'eaux. *Agronomie tropicale*. I.R.A.T.C.V. Paris. 144p
- Coxson, D. S., & Kershaw, K. A. (1983). Rehydration response of nitrogenase activity and carbon fixation in terrestrial Nostoc commune from Stipa–Bouteloa grassland. *Canadian journal of botany*, 61(10), 2658-2668.
- Dajoz R., (1971). Précis d'écologie. Ed. Dunod, Paris, 434 p.
- Dajoz, R. (1996). *Précis d'écologie: 2e et 3e cycles universitaires*. Dunod.
- Desikachary, T. V. (1959). *Cyanophyta* (Vol. 2), Indian Council of Agricultural Research, New Delhi
- DHW, (2007). Bulletin d'information hydraulique -Ed. direction de l'hydraulique de la Wilaya d'El Oued 22 p.
- Dillon, J. G., Tatsumi, C. M., Tandingan, P. G., & Castenholz, R. W. (2002). Effect of environmental factors on the synthesis of scytonemin, a UV-screening pigment, in a cyanobacterium (*Chroococcidiopsis* sp.). *Archives of microbiology*, 177(4), 322-331.
- Dodds, W. K., Gudder, D. A., & Mollenhauer, D. (1995). The ecology of Nostoc. *Journal of Phycology*, 31(1), 2-18.
- Dojani, S., Kauff, F., Weber, B., & Büdel, B. (2014). Genotypic and phenotypic diversity of cyanobacteria in biological soil crusts of the Succulent Karoo and Nama Karoo of southern Africa. *Microbiological ecology*, 67(2), 286-301.
- Dommergues, Y., & Mangenot, F. (1970). *Ecologie microbienne du sol*. Masson et Cie Editeurs, Paris, 796 p.

- Duchaufour P. (2001). Introduction à la science du sol : sol, végétation, environnement. 6ème édition. Ed. Dunod, Paris, 331p.
- Edgar, R. C. (2013). UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature methods*, 10(10), 996-998.
- Elbert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Andreae, M. O., & Pöschl, U. (2012). Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience*, 5(7), 459-462.
- Eldridge, D. J., Reed, S., Travers, S. K., Bowker, M. A., Maestre, F. T., Ding, J., ... & Zhao, Y. (2020). The pervasive and multifaceted influence of biocrusts on water in the world's drylands. *Global change biology*, 26(10), 6003-6014.
- Elhaï, H., (1968). Photopériode et photopériodisme, *Biogéographie*, Paris, Armand Colin, pp. 30-32.
- Emberger, L. (1955). Une classification biogéographique des climats. *Recl. Trav. Lab. Bot. Geol. Zool. Univ. Montpellier*, 7, 3-43.
- Evans, R. D., & Johansen, J. R. (1999). Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Critical reviews in plant sciences*, 18(2), 183-225.
- Evans, R. D., & Lange, O. L. (2001). Biological soil crusts and ecosystem nitrogen and carbon dynamics. In *Biological soil crusts: structure, function, and management* (pp. 263-279). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Evans, R. D., & Ehleringer, J. R. (1993). A break in the nitrogen cycle in aridlands? Evidence from  $\delta$  p15 N of soils. *Oecologia*, 94(3), 314-317.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *evolution*, 39(4), 783-791.
- Feofilova, E. P. (2003). Deceleration of vital activity as a universal biochemical mechanism ensuring adaptation of microorganisms to stress factors: a review. *Applied biochemistry and microbiology*, 39(1), 1-18.
- Fewer, D., Friedl, T., & Büdel, B. (2002). Chroococciopsis and heterocyst-differentiating cyanobacteria are each other's closest living relatives. *Molecular phylogenetics and evolution*, 23(1), 82-90.
- Fierer, N., Schimel, J. P., & Holden, P. A. (2003). Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(1), 167-176.
- Finstad, K. M., Probst, A. J., Thomas, B. C., Andersen, G. L., Demergasso, C., Echeverría, A., ... & Banfield, J. F. (2017). Microbial community structure and the persistence of cyanobacterial populations in salt crusts of the hyperarid Atacama Desert from genome-resolved metagenomics. *Frontiers in microbiology*, 8, 1435.
- Flechtner, V. R., Boyer, S. L., Johansen, J. R., & DeNoble, M. L. (2002). *Spirirestisrafaelensis* gen. et sp. nov. (Cyanophyceae), a new cyanobacterial genus from arid soils. *Nova Hedwigia*, 74(1-2), 1-24.
- Flechtner, V. R., Johansen, J. R., & Belnap, J. (2008). The biological soil crusts of the San Nicolas Island: enigmatic algae from a geographically isolated ecosystem. *Western North American Naturalist*, 68(4), 405-436.
- Fourrie C., Ferra C. et Medori P., (1980). Ecologie. Ed. Baillièrre JB, Paris, 168 p.

- Frank, H., Lefort, M., & Martin, H. (1962). Chemical analysis of a mucopolymer component in cell walls of the blue-green alga *Phormidium uncinatum*. *Biochemical and biophysical research communications*, 7(4), 322-325.
- Fray, P. (1983). The blue-greens (Cyanophyta-Cyanobacteria). *Studies in biology/Institute of Biology*, (160), 5-83. (Ed. E. Arnold) Ltd. London.
- Friedmann, E. I. (1982). Endolithic microorganisms in the Antarctic cold desert. *Science*, 215(4536), 1045-1053.
- Garcia-Pichel, F. (2008). Molecular ecology and environmental genomics of cyanobacteria. *The cyanobacteria: molecular biology, genomics and evolution*, In: Herrero, A. & Flores, E., (Eds.), pp. 59-88. Caister Academic Press, Norfolk, UK.
- Garcia-Pichel, F. (2009). Cyanobacteria. In *Encyclopedia of microbiology* (pp. 107-124). Elsevier Inc..
- Garcia-Pichel, F., & Wojciechowski, M. F. (2009). The evolution of a capacity to build supra-cellular ropes enabled filamentous cyanobacteria to colonize highly erodible substrates. *PLoS One*, 4(11), e7801.
- Garcia-Pichel, F., & Belnap, J. (1996). Microenvironments and microscale productivity of cyanobacterial desert crusts. *Journal of phycology*, 32(5), 774-782.
- Garcia-Pichel, F., & Castenholz, R. W. (1991). Characterization and biological implications of scytonemin, a cyanobacterial sheath pigment 1. *Journal of Phycology*, 27(3), 395-409.
- Garcia-Pichel, F., & Pringault, O. (2001). Cyanobacteria track water in desert soils. *Nature*, 413 (6854), 380-381.
- Garcia-Pichel, F., López-Cortés, A., & Nübel, U. (2001). Phylogenetic and morphological diversity of cyanobacteria in soil desert crusts from the Colorado Plateau. *Applied and environmental microbiology*, 67(4), 1902-1910.
- Garcia-Pichel, F., Loza, V., Marusenko, Y., Mateo, P., & Potrafka, R. M. (2013). Temperature drives the continental-scale distribution of key microbes in topsoil communities. *Science*, 340(6140), 1574-1577.
- Garcia-Pichel, F., Nübel, U., & Muyzer, G. (1998). The phylogeny of unicellular, extremely halotolerant cyanobacteria. *Archives of Microbiology*, 169(6), 469-482.
- Garcia-Pichel, F.; Felde, V.J.M.N.L.; Drahorad, S.L.; Weber, B. (2016). Microstructure and Weathering Processes Within Biological Soil Crusts. In *Mediterranean-Type Ecosystems*; Springer: Berlin, Germany, 2016; Volume 226, pp. 237–255.
- Geitler, L. (1932). Cyanophyceae. In: *Kryptogramenflora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz*, vol.14, pp. 130-148. (Eds. L. Rabenhorst) Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft.
- Giraldo-Silva, A., Fernandes, V., Bethany, J., & Garcia-Pichel, F. (2020). Niche partitioning with temperature among heterocystous cyanobacteria (*Scytonema* spp., *Nostoc* spp., and *Tolypothrix* spp.) from biological soil crusts. *Microorganisms*, 8(3), 396.
- Giraldo-Silva, A., Nelson, C., Barger, N. N., & Garcia-Pichel, F. (2019). Nursing biocrusts: isolation, cultivation, and fitness test of indigenous cyanobacteria. *Restoration Ecology*, 27(4), 793-803.
- Gobat, J. M., Aragno, M., & Matthey, W. (2010). *Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols* (Vol. 14). PPUR Presses polytechniques.

- Golubic, S. (1980). Halophily and Halotolerance in Cyanophytes. In *Limits of Life*; Springer: Berlin, Germany; pp. 69–83.
- Gómez-Silva, B. (2018). Lithobiontic life: “Atacama rocks are well and alive”. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 111(8), 1333-1343.
- Gorbushina, A. A. (2007). Life on the rocks. *Environmental microbiology*, 9(7), 1613-1631.
- Greuter, W., McNeill, J., Barrie, F. R., Burdet, H. M., Demoulin, V., Filgueiras, T. S., ... & Hawksworth, D. L. (2000). International code of botanical nomenclature (Saint Louis Code) adopted by the Sixteenth International Botanical Congress, St Louis, Missouri, USA, July-August 1999. Koeltz Scientific Books, Königstein. (Regnum Vegetabile 138), XVIII, p. 474.
- Grossman, A. R., Schaefer, M. R., Chiang, G. G., & Collier, J. L. (1994). The responses of cyanobacteria to environmental conditions: light and nutrients. In *The molecular biology of cyanobacteria* (pp. 641-675). Springer, Dordrecht.
- Gwizdala, M., Lebre, P. H., Maggs-Kölling, G., Marais, E., Cowan, D. A., & Krüger, T. P. (2021). Sub-lithic photosynthesis in hot desert habitats. *Environmental Microbiology*.
- Hagemann, M., Henneberg, M., Felde, V. J., Drahorad, S. L., Berkowicz, S. M., Felix-Henningsen, P., & Kaplan, A. (2015). Cyanobacterial diversity in biological soil crusts along a precipitation gradient, Northwest Negev Desert, Israel. *Microbial Ecology*, 70(1), 219-230.
- Hahn, A., & Kusserow, H. (1998). Spatial and temporal distribution of algae in soil crusts in the Sahel of W Africa: Preliminary results. *Willdenowia*, 28(1/2), 227-238.
- Halilat, M. T. (1998). *Etude expérimentale de sable additionné d'argile. Comportement physique et organisation en conditions salines et sodiques* ; Doctoral dissertation, Institut National Agronomique Paris Grignon, 228p.
- Halis, Y., (2007). *Encyclopédie des plantes de la région d'Oued Souf* Ed. El-Walide, El-Oued, 302p.
- Halitim, A. (1988). *Sols des régions arides d'Algérie*. Ed. OPU, Alger, 384p.
- Hall, T. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. In *Nucleic Acids Symposium Series*; Information Retrieval Ltd.: London, UK, 1999; Volume 41, pp. 95–98, c1979–c2000.
- Hansen, D. J., Ostler, W. K., & Hall, D. B. (1999). The transition from Mojave Desert to Great Basin Desert on the Nevada test site. *Proceedings: Shrubland Ecotones. Proceedings RMRS-P-11. USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, UT*, 148-158.
- Harper, K. T., & Marble, J. R. (1988). A role for nonvascular plants in management of arid and semiarid rangelands. In *Vegetation science applications for rangeland analysis and management* (pp. 135-169). Springer, Dordrecht.
- Healey, F. P. (1982). Phosphate. In: *The biology of Cyanobacteria.*, vol. 19, pp.105-124 (Eds. N. G. Carr y B. A. Whitton), *Blackwell Scientific Publisher*, Oxford.
- Herdman, M. (1988). Cellular differentiation: Akinetes. *Methods in enzymology*, 167, 222-232.
- Herdman, M., Janvier, M., Rippka, R., & Stanier, R. Y. (1979). Genome size of cyanobacteria. *microbiology*, 111(1), 73-85.

- Herrick, J. E., & Wander, M. M. (2018). Relationships between soil organic carbon and soil quality in cropped and rangeland soils: the importance of distribution, composition, and soil biological activity. In *Soil processes and the carbon cycle* (pp. 405-425). CRC Press.
- Hoffmann, L. (1989). Algae of terrestrial habitats. *The botanical review*, 55(2), 77-105.
- Hoiczyk, E., & Hansel, A. (2000). Cyanobacterial cell walls: news from an unusual prokaryotic envelope. *Journal of bacteriology*, 182(5), 1191-1199.
- Hu, C., Gao, K., & Whitton, B. A. (2012). Semi-arid regions and deserts. In *Ecology of cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time*; Whitton, BA, Ed.; Springer; Dordrecht, pp 345–369
- Huang, J., Yu, H., Dai, A., Wei, Y., & Kang, L. (2017). Drylands face potential threat under 2 C global warming target. *Nature Climate Change*, 7(6), 417-422.
- ISO 14235. (2003). Organización Internacional de Normalización: *Soil Quality: Determination of Organic Carbon by Sulfochromic Oxidation*. ISO. Geneva, Switzerland, 2003.
- Iteman, I., Rippka, R., de Marsac, N. T., & Herdman, M. (2000). Comparison of conserved structural and regulatory domains within divergent 16S rRNA–23S rRNA spacer sequences of cyanobacteria. *Microbiology*, 146(6), 1275-1286.
- IUSS-Working-Group-WRB. (2015). World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015 International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. *World Soilresources reports*, (106), 192.
- Jeffery, S., Gardi, C., Jones, A., Montanarella, L., Marmo, L., Miko, L., ... & Zanella, A. (2013). *Atlas Européen de la Biodiversité des Sols* (pp. 128-p). Office des Publications Officielles des Communautés Européennes.
- Johnson, S. L., Budinoff, C. R., Belnap, J., & Garcia-Pichel, F. (2005). Relevance of ammonium oxidation within biological soil crust communities. *Environmental Microbiology*, 7(1), 1-12.
- Ju, M. C., Zhang, T. L., Li, X. K., Li, B. Y., Li, Y. P., Liu, Q. Y., ... & Bu, C. F. (2021). Large scale environmental drivers of biocrust distribution and development across a sandy desert in China. *CATENA*, 200, 105137.
- Jung, P., Briegel-Williams, L., Schermer, M., & Büdel, B. (2019). Strong in combination: Polyphasic approach enhances arguments for cold-assigned cyanobacterial endemism. *MicrobiologyOpen*, 8(5), e00729.
- Jung, P., Schermer, M., Briegel-Williams, L., Baumann, K., Leinweber, P., Karsten, U., ... & Büdel, B. (2019). Water availability shapes edaphic and lithic cyanobacterial communities in the Atacama Desert. *Journal of phycology*, 55(6), 1306-1318.
- Kadri, S. R., & Chaouche, S. (2018). La remontée des eaux dans la région du Souf: Une menace sur un écosystème oasien. *Les Cahiers d'EMAM. Études sur le Monde Arabe et la Méditerranée*, (30).
- Kirsch, F., Klähn, S., & Hagemann, M. (2019). Salt-regulated accumulation of the compatible solutes sucrose and glucosylglycerol in cyanobacteria and its biotechnological potential. *Frontiers in microbiology*, 10, 2139.
- Kleiner, E. F., & Harper, K. T. (1977). Soil properties in relation to cryptogamic groundcover in Canyonlands National Park. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 30(3), 202-205.

Kneip, C., Lockhart, P., Voß, C., & Maier, U. G. (2007). Nitrogen fixation in eukaryotes—new models for symbiosis. *BMC Evolutionary Biology*, 7(1), 1-12.

Komárek, J. (2013). Cyanoprokaryota; Teil 3: Heterocystous Genera; Springer: Berlin, Germany.

Komárek, J. y Anagnostidis, K. (2005). Cyanoprokariota: Oscillatoriales. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa*<sup>1a</sup> edition vol. 19/2 (Eds. B. Büdel, L. Krienitz, G. Gärtner y M. Schagerl), Elsevier, München, p. 759

Komárek, J., & Anagnostidis, K. (1989). Modern approach to the classification system of Cyanophytes 4-Nostocales. *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband. Monographische Beiträge*, 82(3), *Algological Studies* 36, 247-345.

Komárek, J.; Anagnostidis, K. (1999). Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. In *Süßwasserflora von Mitteleuropa* 19/1; Gustav Fischer: Jena, Germany, 1999; p. 548.

Kumar, K., Mella-Herrera, R. A., & Golden, J. W. (2010). Cyanobacterial heterocysts. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, 2(4), a000315.

Kumar, S., Stecher, G., & Tamura, K. (2016). MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular biology and evolution*, 33(7), 1870-1874.

Kützing, F.T. (1843). *Phycologiageneralis: Oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange*; Brockhaus: Leipzig, Germany.

Laban, P., Metternicht, G., & Davies, J. (2018). Soil biodiversity and soil organic carbon: keeping drylands alive. *Gland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources*. <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2018-004-En.pdf>.

Lan, E. I., Chuang, D. S., Shen, C. R., Lee, A. M., Ro, S. Y., & Liao, J. C. (2015). Metabolic engineering of cyanobacteria for photosynthetic 3-hydroxypropionic acid production from CO<sub>2</sub> using *Synechococcus elongatus* PCC 7942. *Metabolic engineering*, 31, 163-170.

Lan, S., Wu, L., Zhang, D., & Hu, C. (2014). Desiccation provides photosynthetic protection for crust cyanobacteria *Microcoleus vaginatus* from high temperature. *Physiologia plantarum*, 152(2), 345-354.

Lan, S., Wu, L., Zhang, D., Hu, C., & Liu, Y. (2010). Effects of drought and salt stresses on man-made cyanobacterial crusts. *European journal of soil biology*, 46(6), 381-386.

Lapage, S. P., Sneath, P. H. A., Lessel, E. F., Skerman, V. B. D., Seeliger, H. P. R., & Clark, W. A. (1992). International code of nomenclature of bacteria: bacteriological code, 1990 revision. Washington. DC: *American Society for Microbiology*.

Lázaro, R., Cantón, Y., Solé-Benet, A., Bevan, J., Alexander, R., Sancho, L. G., & Puigdefábregas, J. (2008). The influence of competition between lichen colonization and erosion on the evolution of soil surfaces in the Tabernas badlands (SE Spain) and its landscape effects. *Geomorphology*, 102(2), 252-266.

Le Houerou, H. N. (1995). [Bioclimatology and biogeography of the North African arid steppes: Biological diversity, sustainable development and desertisation]. [French]. *Options Méditerranéennes. Serie B: Etudes et Recherches (CIHEAM). no. 10*.

Lepère, C., Wilmotte, A., & Meyer, B. (2000). Molecular diversity of *Microcystis* strains (Cyanophyceae, Chroococcales) based on 16S rDNA sequences. *Systematics and Geography of Plants*, 275-283.

- Li, H., Zhao, Q., & Huang, H. (2019). Current states and challenges of salt-affected soil remediation by cyanobacteria. *Science of the Total Environment*, 669, 258-272.
- Liu, H., & Buskey, E. J. (2000). Hypersalinity enhances the production of extracellular polymeric substance (EPS) in the Texas brown tide alga, *Aureoumbralgunensis* (Pelagophyceae). *Journal of Phycology*, 36(1), 71-77.
- Loeppert, R.; Suarez, G., (1996). Carbonates and Gypsum. In *Methods of Soil Analysis Part 3, Chemical Methods*; Sparks, D.L., Ed.; Soil Science Society of America: Madison, WI, USA; American Society of Agronomy: Madison, WI, USA, 1996; pp. 437–474.
- Loza, V. (2011). *Biodiversidad de cianobacterias en ríos de la Comunidad de Madrid. Análisis polifásico y aplicación en biomonitorización* (Doctoral dissertation).
- Loza, V., Perona, E., & Mateo, P. (2013). Molecular fingerprinting of cyanobacteria from river biofilms as a water quality monitoring tool. *Applied and environmental microbiology*, 79(5), 1459-1472.
- Loza, V., Perona, E., & Mateo, P. (2014). Specific responses to nitrogen and phosphorus enrichment in cyanobacteria: factors influencing changes in species dominance along eutrophic gradients. *WaterResearch*, 48, 622-631.
- Machado-de-Lima, N. M., Fernandes, V. M. C., Roush, D., Velasco Ayuso, S., Rignonato, J., Garcia-Pichel, F., & Branco, L. H. Z. (2019). The compositionally distinct cyanobacterial biocrusts from Brazilian savanna and their environmental drivers of community diversity. *Frontiers in microbiology*, 10, 2798.
- Makino, F., & Tsuzuki, J. (1971). Absence of Histone in the Blue-Green Alga *Anabaena cylindrica*. *Nature*, 231(5303), 446-447.
- Marouf A., (2000). *Dictionnaire de botanique, les phanérogames*. Masson science Dunod, Paris. P32-33.
- Mateo, P., Perona, E., Berrendero, E., Leganés, F., Martín, M., & Golubić, S. (2011). Life cycle as a stable trait in the evaluation of diversity of *Nostoc* from biofilms in rivers. *FEMS Microbiology Ecology*, 76(2), 185-198.
- McNeely, J. A. (2003). Biodiversity in arid regions: values and perceptions. *Journal of Arid Environments*, 54(1), 61-70.
- Metzker, M. L. (2010). Sequencing technologies—the next generation. *Nature reviews genetics*, 11(1), 31-46.
- Miller, A. G., Espie, G. S., & Canvin, D. T. (1990). Physiological aspects of CO<sub>2</sub> and HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> transport by cyanobacteria: a review. *Canadian Journal of botany*, 68(6), 1291-1302.
- Mugnai, G., Rossi, F., Felde, V. J. M. N. L., Colesie, C., Büdel, B., Peth, S., ... & De Philippis, R. (2018). The potential of the cyanobacterium *Leptolyngbyaohadii* as inoculum for stabilizing bare sandy substrates. *Soil Biology and Biochemistry*, 127, 318-328.
- Muñoz-Martín, M. Á., Becerra-Absalón, I., Perona, E., Fernández-Valbuena, L., Garcia-Pichel, F., & Mateo, P. (2019). Cyanobacterial biocrust diversity in Mediterranean ecosystems along a latitudinal and climatic gradient. *New Phytologist*, 221(1), 123-141.

- Mustapha, D. B., Lakhdar, S. M., Messaoud, H. A. C. I. N. I., Didi, O. E. H. M., & Louhichi, B. R. I. N. I. S. (2011). Effets de la remontée des eaux phréatiques sur la salinisation des sols dans les Ghouts à Oued Souf (Sud Est Algérien). *Annals of Science and Technology*, 3(1), 3-3.
- Nadjah A., (1971). Le Souf des oasis. Ed. maison livres, Alger, 174p.
- Nash III, T. H., White, S. L., & Marsh, J. E. (1977). Lichen and moss distribution and biomass in hot desert ecosystems. *Bryologist*, 470-479.
- Neuman, C. M., Maxwell, C. D., & Boulton, J. W. (1996). Wind transport of sand surfaces crusted with photoautotrophic microorganisms. *Catena*, 27(3-4), 229-247.
- Nichols, J. M., & Adams, D. G. (1982). Akinetes. In: *The biology of cyanobacteria*, vol. 19, pp. 387-412. (Eds. N. G. Carr y B. A. Whitton) *Blackwell Scientific Publishers*, Oxford.
- Niiyama, Y., Tuji, A., & Tsujimura, S. (2011). Umezakianatans M. Watan. does not belong to Stigonemataceae but to Nostocaceae. *Fottea*, 11(1), 163-169.
- Norris, T. B., McDermott, T. R., & Castenholz, R. W. (2002). The long-term effects of UV exclusion on the microbial composition and photosynthetic competence of bacteria in hot-spring microbial mats. *FEMS Microbiology Ecology*, 39(3), 193-209.
- Nübel, U., Garcia-Pichel, F., & Muyzer, G. (1997). PCR primers to amplify 16S rRNA genes from cyanobacteria. *Applied and environmental microbiology*, 63(8), 3327-3332.
- Oliver, R. L., & Ganf, G. G. (2000). Freshwater blooms. In 'The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space'. pp. 149–194, (Eds BA Whitton, M Potts), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- ONM., (2017). Bulletin d'information climatique et agronomique. Office nati. météo, cent. clim. El-Oued, 3p.
- ONRGM, (1999). Office national de recherche géologique et minière Ouargla.
- Orellana, G., Gómez-Silva, B., Urrutia, M., & Galetović, A. (2020). UV-A Irradiation Increases Scytonemin Biosynthesis in Cyanobacteria Inhabiting Halites at Salar Grande, Atacama Desert. *Microorganisms*, 8(11), 1690.
- Oren, A. (2012). Salts and Brines. In *Ecology of Cyanobacteria II*; Springer: Berlin, Germany, 2012; pp. 401–426.
- Oren, N., Raanan, H., Kedem, I., Turjeman, A., Bronstein, M., Kaplan, A., & Murik, O. (2019). Desert cyanobacteria prepare in advance for dehydration and rewetting: The role of light and temperature sensing. *Molecular ecology*, 28(9), 2305-2320.
- Oustani, M. (2006). *Contribution à l'étude de l'influence des amendements organiques sur les propriétés microbiologiques des sols sableux non salés et salés dans les régions Sahariennes (Cas de Ouargla)* (Doctoral dissertation, Thèse Magister. Université. Ouargla. 187p).
- Ozenda, P. (1991). *Flore et végétation du Sahara*. C.N.R.S. 3rd Edition, T.III, Paris, 660 p.
- Ozenda, P., (1983). *Flore du Sahara*. 2eme Ed. CNRS, Paris. p: 622
- Pade, N., & Hagemann, M. (2015). Salt acclimation of cyanobacteria and their application in biotechnology. *Life*, 5(1), 25-49.



- Palinska, K. A., Thomasius, C. F., Marquardt, J., & Golubic, S. (2006). Phylogenetic evaluation of cyanobacteria preserved as historic herbarium exsiccata. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 56(10), 2253-2263.
- Patil, K. R., Haider, P., Pope, P. B., Turnbaugh, P. J., Morrison, M., Scheffer, T., & McHardy, A. C. (2011). Taxonomic metagenome sequence assignment with structured output models. *Nature methods*, 8(3), 191-192.
- Patzelt, D. J., Hodač, L., Friedl, T., Pietrasiak, N., & Johansen, J. R. (2014). Biodiversity of soil cyanobacteria in the hyper-arid Atacama Desert, Chile. *Journal of phycology*, 50(4), 698-710.
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and earth system sciences*, 11(5), 1633-1644.
- Pelroy, R. A., & Bassham, J. A. (1972). Photosynthetic and dark carbon metabolism in unicellular blue-green algae. *Archiv für Mikrobiologie*, 86(1), 25-38.
- Pentecost, A.; Whitton, B.A. (2012). Subaerial Cyanobacteria. In *Ecology of Cyanobacteria II*; Springer: Berlin, Germany; pp. 291–316.
- Perona, E.; Aboal, M.; Bonilla, I.; Mateo, P. (2003). Cyanobacterial diversity in a Spanish river determined by means of isolation of cultures. Morphological variability of isolates in relation to natural populations. *Algol. Stud*, 109, 475–486.
- Pétard, J. (1993). *Les méthodes d'analyse: tome 1. Analyse de sols*. ORSTOM: Nouméa, France.
- Poch, R. M. (1992). Fabric and physical properties of soils with Gypsic and Hipergypsic horizons of the Ebro Valley. these. P.H.D. univ. Ghent, 285 p.
- Pointing, S. B. (2016). Hypolithic communities. In *Biological soil crusts: An organizing principle in drylands* (pp. 199-213). Springer, Cham.
- Pointing, S. B., & Belnap, J. (2012). Microbial colonization and controls in dryland systems. *Nature Reviews Microbiology*, 10(8), 551-562.
- Potts, M. (1994). Desiccation tolerance of prokaryotes. *Microbiological reviews*, 58(4), 755-805.
- Pushkareva, E., Pessi, I. S., Wilmotte, A., & Elster, J. (2015). Cyanobacterial community composition in Arctic soil crusts at different stages of development. *FEMS microbiology ecology*, 91(12), 143.
- Raggio, J., Green, T. A., Sancho, L. G., Pintado, A., Colesie, C., Weber, B., & Büdel, B. (2017). Metabolic activity duration can be effectively predicted from macroclimatic data for biological soil crust habitats across Europe. *Geoderma*, 306, 10-17.
- Rajeev, L., Da Rocha, U. N., Klitgord, N., Luning, E. G., Fortney, J., Axen, S. D., ... & Mukhopadhyay, A. (2013). Dynamic cyanobacterial response to hydration and dehydration in a desert biological soil crust. *The ISME journal*, 7(11), 2178-2191.
- Rameau, J. C., Mansion, D., & Dumé, G. (2008). *Flore forestière française: guide écologique illustré. Région méditerranéenne* (Vol. 3). Forêt privée française.
- Rasmussen, U., & Svenning, M. M. (2001). Characterization by genotypic methods of symbiotic *Nostoc* strains isolated from five species of *Gunnera*. *Archives of microbiology*, 176(3), 204-210.

- Rego, A., Raio, F., Martins, T. P., Ribeiro, H., Sousa, A. G., Séneca, J., ... & Magalhães, C. (2019). Actinobacteria and cyanobacteria diversity in terrestrial antarctic microenvironments evaluated by culture-dependent and independent methods. *Frontiers in microbiology*, *10*, 1018.
- Reynolds, B. C., & Hunter, M. D. (2001). Responses of soil respiration, soil nutrients, and litter decomposition to inputs from canopy herbivores. *Soil Biology and Biochemistry*, *33*(12-13), 1641-1652.
- Riesenfeld, C. S., Schloss, P. D., & Handelsman, J. (2004). Metagenomics: genomic analysis of microbial communities. *Annual Review Genetics*, *38*, 525-552.
- Rippka, R. (1988). Isolation and purification of cyanobacteria. *Methods in enzymology*, *167*, 3-27.
- Rippka, R., & Cohen-Bazire, G. (1983). The cyanobacteriales: a legitimate order based on the type strain *Cyanobacterium stanieri*?. In *Annales de l'Institut Pasteur/Microbiologie* (Vol. 134, No. 1, pp. 21-36). Elsevier Masson.
- Rippka, R., Deruelles, J., Waterbury, J. B., Herdman, M., & Stanier, R. Y. (1979). Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *Microbiology*, *111*(1), 1-61.
- Rocha, F., Esteban Lucas-Borja, M., Pereira, P., & Muñoz-Rojas, M. (2020). Cyanobacteria as a nature-based biotechnological tool for restoring salt-affected soils. *Agronomy*, *10*(9), 1321.
- Rodriguez-Caballero, E., Belnap, J., Büdel, B., Crutzen, P. J., Andreae, M. O., Pöschl, U., & Weber, B. (2018). Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience*, *11*(3), 185-189.
- Rodriguez-Lopez, M., & Vazquez, D. (1968). Comparative studies on cytoplasmic ribosomes from algae. *Life sciences*, *7*(6), 327-336.
- Roger, P., Garcia, J. L., & de Marseille, A. I. (2001). Microbiologie Microbiologie du sol.
- Román, J. R., Chilton, A. M., Cantón, Y., & Muñoz-Rojas, M. (2020). Assessing the viability of cyanobacteria pellets for application in arid land restoration. *Journal of Environmental Management*, *270*, 110795.
- Román, J. R., Roncero-Ramos, B., Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., & Cantón, Y. (2018). Restoring soil functions by means of cyanobacteria inoculation: importance of soil conditions and species selection. *Land Degradation & Development*, *29*(9), 3184-3193.
- Roncero-Ramos, B., Muñoz-Martín, M. A., Cantón, Y., Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., & Mateo, P. (2020). Land degradation effects on composition of pioneering soil communities: An alternative successional sequence for dryland cyanobacterial biocrusts. *Soil Biology and Biochemistry*, *146*, 107824.
- Rosentreter, R., & McCune, B. (1992). Vagrant Dermatocarpon in western North America. *Bryologist*, *15*-19.
- Saitou, N., & Nei, M. (1987). The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular biology and evolution*, *4*(4), 406-425.
- Sambrook, J., Fritsch, E. F., & Maniatis, T. (1989). *Molecular cloning: a laboratory manual* (No. Ed. 2). Cold spring harbor laboratory press.

- Samolov, E., Baumann, K., Büdel, B., Jung, P., Leinweber, P., Mikhailyuk, T., ... & Glaser, K. (2020). Biodiversity of algae and cyanobacteria in biological soil crusts collected along a climatic gradient in Chile using an integrative approach. *Microorganisms*, 8(7), 1047.
- Sayed, A. M., Hassan, M. H., Alhadrami, H. A., Hassan, H. M., Goodfellow, M., & Rateb, M. E. (2020). Extreme environments: microbiology leading to specialized metabolites. *Journal of applied microbiology*, 128(3), 630-657.
- Scherer, S., Ernst, A., Chen, T. W., & Böger, P. (1984). Rewetting of drought-resistant blue-green algae: time course of water uptake and reappearance of respiration, photosynthesis, and nitrogen fixation. *Oecologia*, 62(3), 418-423.
- Schlesinger, W. H., Phippen, J. S., Wallenstein, M. D., Hofmockel, K. S., Klepeis, D. M., & Mahall, B. E. (2003). Community composition and photosynthesis by photoautotrophs under quartz pebbles, southern Mojave Desert. *Ecology*, 84(12), 3222-3231.
- Schmetterer, G. (1994). Cyanobacterial respiration. In *The molecular biology of cyanobacteria* (pp. 409-435). Springer, Dordrecht.
- Schwabe GH (1963). Blaualgen der phototrophen Grenzschicht. *Pedobiol* 2:132–152
- Schwartzman, D. W., & Volk, T. (1989). Biotic enhancement of weathering and the habitability of Earth. *Nature*, 340(6233), 457-460.
- Seltzer, P. (1946). Le climat de l'Algérie. Univ. Alger. Inst. Météo et Physique du Globe, Carbonnel. 219 p.
- Sepehr, A., Hassanzadeh, M., & Rodriguez-Caballero, E. (2019). The protective role of cyanobacteria on soil stability in two Aridisols in northeastern Iran. *Geoderma Regional*, 16, e00201.
- Shirkey, B., McMaster, N. J., Smith, S. C., Wright, D. J., Rodriguez, H., Jaruga, P., ... & Potts, M. (2003). Genomic DNA of *Nostoc commune* (Cyanobacteria) becomes covalently modified during long-term (decades) desiccation but is protected from oxidative damage and degradation. *Nucleic Acids Research*, 31(12), 2995-3005.
- Sidler, W. A. (1994). Phycobilisome and phycobiliprotein structures. In *The molecular biology of cyanobacteria* (pp. 139-216). Springer, Dordrecht.
- Singh, S. P., Häder, D. P., & Sinha, R. P. (2010). Cyanobacteria and ultraviolet radiation (UVR) stress: mitigation strategies. *Ageing research reviews*, 9(2), 79-90.
- Singh, S., Kant, C., Yadav, R. K., Reddy, Y. P., & Abraham, G. (2019). Cyanobacterial exopolysaccharides: Composition, biosynthesis, and biotechnological applications. In *Cyanobacteria from Basic Science to Applications*; Mishra, A.K., Tiwari, D.N., Rai, A.N., Eds.; Academic Press: Cambridge, MA, USA, 2019; pp. 347–358.
- Smith, A. J. (1982). Modes of cyanobacterial carbon metabolism, In *The biology of cyanobacteria*, vol. 19, p 47–85. (Eds. N. G. Carr y B. A. Whitton). *Blackwell Scientific Publishers*, Oxford.
- Sommer, V., Karsten, U., & Glaser, K. (2020). Halophilic algal communities in biological soil crusts isolated from potash tailings pile areas. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 46.
- Stal, L. J. (1995). Physiological ecology of cyanobacteria in microbial mats and other communities. *New Phytologist*, 131(1), 1-32.

- Staley, J. T., Palmer, F., & Adams, J. B. (1982). Microcolonial fungi: common inhabitants on desert rocks?. *Science*, 215(4536), 1093-1095.
- Stanier, R. Y., & Cohen-Bazire, G. (1977). Phototrophic prokaryotes: the cyanobacteria. *Annual review of microbiology*, 31(1), 225-274.
- Stanier, R. Y., Kunisawa, R., Mandel, M. C. B. G., & Cohen-Bazire, G. (1971). Purification and properties of unicellular blue-green algae (order Chroococcales). *Bacteriological reviews*, 35(2), 171-205.
- Steunou, A. S., Bhaya, D., Bateson, M. M., Melendrez, M. C., Ward, D. M., Brecht, E., ... & Grossman, A. R. (2006). In situ analysis of nitrogen fixation and metabolic switching in unicellular thermophilic cyanobacteria inhabiting hot spring microbial mats. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103(7), 2398-2403.
- Stewart, P. (1974). Un nouveau climagramme pour l'Algérie et son application au barrage vert. *Bull Soc Hist Nat Afrique du Nord*, 65, 239-248.
- Stewart, W. D. P. (1980). Some aspects of structure and function in N<sub>2</sub>-fixing cyanobacteria. *Annual Reviews in Microbiology*, 34(1), 497-536.
- Sturion, A. (2004). Abordages moleculares para detector cianobactérias e seus genótipos produtores de microcistinas presentes nas represas Billings e Guarapiranga, São Paulo, Brasil. Tesis, Universidade de São Paulo, Brasil.
- Su, Y. Z., Zhao, H. L., Zhao, W. Z., & Zhang, T. H. (2004). Fractal features of soil particle size distribution and the implication for indicating desertification. *Geoderma*, 122(1), 43-49.
- Tajima, F., & Nei, M. (1984). Estimation of evolutionary distance between nucleotide sequences. *Molecular biology and evolution*, 1(3), 269-285.
- Tamagnini, P., Axelsson, R., Lindberg, P., Oxelfelt, F., Wünschiers, R., & Lindblad, P. (2002). Hydrogenases and hydrogen metabolism of cyanobacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 66(1), 1-20.
- Tamaru, Y., Takani, Y., Yoshida, T., & Sakamoto, T. (2005). Crucial role of extracellular polysaccharides in desiccation and freezing tolerance in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(11), 7327-7333.
- Tandeau de Marsac, N., & Houmard, J. (1993). Adaptation of cyanobacteria to environmental stimuli: new steps towards molecular mechanisms. *FEMS microbiology reviews*, 10(1-2), 119-189.
- Tang, E. P., Tremblay, R., & Vincent, W. F. (1997). Cyanobacterial dominance of polar freshwater ecosystems: are high latitude mat-formers adapted to low temperature?. *Journal of Phycology*, 33(2), 171-181.
- Tsujimura, S., Nakahara, H., Kosaki, T., Ishida, N., & Karbozova, E. (1998). Distribution of soil algae in salinized irrigation land in the arid region of Central Asia: 1. A case study of 14-year-old bereke farm in the flood plain of the River Ili, Kazakstan. *Soil science and plant nutrition*, 44(1), 53-65.
- Turgut, B., & Köse, B. (2016). Improvements in aggregate stability of sediments supplemented with tea waste and farmyard manure. *Spanish Journal of Soil Science*, 6(2).
- Ullmann, I., & Büdel, B. (2001). Ecological determinants of species composition of biological soil crusts on a landscape scale. In *Biological soil crusts: structure, function, and management* (pp. 203-213). Springer, Berlin, Heidelberg.

- UNESCO (1972). Etude des ressources en eau du Sahara septentrional (Algérie-Tunisie). Rapport sur les résultats du projet P.N.U.D-UNESCO, Paris, Reg 100, 78p.
- Van Goethem, M. W., Osborn, A. R., Bowen, B., Andeer, P. F., Swenson, T. L., Clum, A., ... & Northen, T. R. (2021). Long-read metagenomics of soil communities reveals phylum-specific secondary metabolite dynamics. *bioRxiv*.
- Verrecchia, E., Yair, A., Kidron, G. J., & Verrecchia, K. (1995). Physical properties of the psammophile cryptogamic crust and their consequences to the water regime of sandy soils, north-western Negev Desert, Israel. *Journal of arid environments*, 29(4), 427-437
- Vincent, W. F. (2004). *Microbial ecosystems of Antarctica*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Visconti, F., de Paz, J. M., & Rubio, J. L. (2010). What information does the electrical conductivity of soil water extracts of 1 to 5 ratio (w/v) provide for soil salinity assessment of agricultural irrigated lands?. *Geoderma*, 154(3-4), 387-397.
- Voisin, A.R., (2004). Le Souf monographie, Edition El-Walid, El Oued Algérie. 319 p.74p.
- Warren-Rhodes, K. A., Kevin L, R., Boyle, L. N., Pointing, S. B., Chen, Y., Liu, S., ... & McKay, C. P. (2007). Cyanobacterial ecology across environmental gradients and spatial scales in China's hot and cold deserts. *FEMS microbiology ecology*, 61(3), 470-482.
- Warren-Rhodes, K. A., Rhodes, K. L., Pointing, S. B., Ewing, S. A., Lacap, D. C., Gomez-Silva, B., ... & McKay, C. P. (2006). Hypolithic cyanobacteria, dry limit of photosynthesis, and microbial ecology in the hyperarid Atacama Desert. *Microbial ecology*, 52(3), 389-398.
- Waterbury, J., & Stanier, R. (1977). Two unicellular cyanobacteria which reproduce by budding. *Archives of Microbiology*, 115(3), 249-257.
- Weber, B.; Belnap, J.; Büdel, B. (2016). Synthesis on Biological Soil Crust Research. In Mediterranean-Type Ecosystems; Springer: Berlin, Germany, 2016; Volume 226, pp. 527–534.
- West, N. E. (1990). Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions. *Advances in ecological research*, 20, 179-223.
- Whitton, B. A. (1992). Diversity, ecology, and taxonomy of the cyanobacteria. In *Photosynthetic prokaryotes* vol. 6, (pp. 1-51). Springer, Boston, MA.
- Whitton, B. A. (Ed.). (2012). *Ecology of cyanobacteria II: their diversity in space and time*. Science & Business Media ; Springer: Berlin, Germany.
- Whitton, B. A., & Potts, M. (2012). Introduction to the cyanobacteria. In *Ecology of Cyanobacteria II* (pp. 1-13). Springer, Dordrecht.
- Whitton, B. A., Al-Shehri, A. M., Ellwood, N. T., & Turner, B. L. (2005). Ecological aspects of phosphatase activity in cyanobacteria, eukaryotic algae and bryophytes. In *Organic phosphorus in the environment*, Chapter 10, p.205-241. (Eds. B. L. Turner, E. Frossard y D. S. Baldwin) CABI, Wallingford, UK.
- Wierzchos, J., Ascaso, C., & McKay, C. P. (2006). Endolithic cyanobacteria in halite rocks from the hyperarid core of the Atacama Desert. *Astrobiology*, 6(3), 415-422.
- Wierzchos, J., Cámara, B., de Los Rios, A., Davila, A. F., Sánchez Almazo, I. M., Artieda, O., ... & Ascaso, C. (2011). Microbial colonization of Ca-sulfate crusts in the hyperarid core of the Atacama Desert: implications for the search for life on Mars. *Geobiology*, 9(1), 44-60.

- Wierzchos, J., Casero, M. C., Artieda, O., & Ascaso, C. (2018). Endolithic microbial habitats as refuges for life in polyextreme environment of the Atacama Desert. *Current Opinion in Microbiology*, *43*, 124-131.
- Wierzchos, J., DiRuggiero, J., Vitek, P., Artieda, O., Souza-Egipsy, V., Skaloud, P., ... & Ascaso, C. (2015). Adaptation strategies of endolithic chlorophototrophs to survive the hyperarid and extreme solar radiation environment of the Atacama Desert. *Frontiers in microbiology*, *6*, 934.
- Wilkinson, C. R., & Fay, P. (1979). Nitrogen fixation in coral reef sponges with symbiotic cyanobacteria. *Nature*, *279*(5713), 527-529.
- Williams, L., Loewen-Schneider, K., Maier, S., & Büdel, B. (2016). Cyanobacterial diversity of western European biological soil crusts along a latitudinal gradient. *FEMS microbiology ecology*, *92*(10).
- Williams, W. J., Büdel, B., Reichenberger, H., & Rose, N. (2014). Cyanobacteria in the Australian northern savannah detect the difference between intermittent dry season and wet season rain. *Biodiversity and conservation*, *23*(7), 1827-1844.
- Wilmotte, A. (1994). Molecular evolution and taxonomy of the cyanobacteria. In *The molecular biology of cyanobacteria* (pp. 1-25). Springer, Dordrecht.
- Wilmotte, A., Van der Auwera, G., & De Wachter, R. (1993). Structure of the 16 S ribosomal RNA of the thermophilic cyanobacterium *Chlorogloeopsis* HTF ('*Mastigocladus laminosus* HTF') strain PCC7518, and phylogenetic analysis. *FEBS letters*, *317*(1-2), 96-100.
- Wolk, C. P., Ernst, A., & Elhai, J. (1994). Heterocyst metabolism and development. In *The molecular biology of cyanobacteria* (pp. 769-823). Springer, Dordrecht.
- Wong, F. K., Lacap, D. C., Lau, M. C., Aitchison, J. C., Cowan, D. A., & Pointing, S. B. (2010). Hypolithic microbial community of quartz pavement in the high-altitude tundra of central Tibet. *Microbial ecology*, *60*(4), 730-739.
- Wong, F. K., Lau, M. C., Lacap, D. C., Aitchison, J. C., Cowan, D. A., & Pointing, S. B. (2010). Endolithic microbial colonization of limestone in a high-altitude arid environment. *Microbial ecology*, *59*(4), 689-699.
- Xu, H. F., Raanan, H., Dai, G. Z., Oren, N., Berkowicz, S., Murik, O., ... & Qiu, B. S. (2021). Reading and surviving the harsh conditions in desert biological soil crust: the cyanobacterial viewpoint. *FEMS Microbiology Reviews*.
- Yeager, C. M., Kornosky, J. L., Morgan, R. E., Cain, E. C., Garcia-Pichel, F., Housman, D. C., ... & Kuske, C. R. (2007). Three distinct clades of cultured heterocystous cyanobacteria constitute the dominant N<sub>2</sub>-fixing members of biological soil crusts of the Colorado Plateau, USA. *FEMS Microbiology Ecology*, *60*(1), 85-97.
- Yeager, C. M., Kuske, C. R., Carney, T. D., Johnson, S. L., Ticknor, L. O., & Belnap, J. (2012). Response of biological soil crust diazotrophs to season, altered summer precipitation, and year-round increased temperature in an arid grassland of the Colorado Plateau, USA. *Frontiers in Microbiology*, *3*, 358.
- Yoshimura, H., Kotake, T., Aohara, T., Tsumuraya, Y., Ikeuchi, M., & Ohmori, M. (2012). The role of extracellular polysaccharides produced by the terrestrial cyanobacterium *Nostoc* sp. strain HK-01 in NaCl tolerance. *Journal of applied phycology*, *24*(2), 237-243.

Zedda, L., Gröngroft, A., Schultz, M., Petersen, A., Mills, A., & Rambold, G. (2011). Distribution patterns of soil lichens across the principal biomes of southern Africa. *Journal of Arid Environments*, 75(2), 215-220.

Zhang, B., Li, R., Xiao, P., Su, Y., & Zhang, Y. (2016). Cyanobacterial composition and spatial distribution based on pyrosequencing data in the Gurbantunggut Desert, Northwestern China. *Journal of basic microbiology*, 56(3), 308-320.

Zhou, X., Smith, H., Giraldo Silva, A., Belnap, J., & Garcia-Pichel, F. (2016). Differential responses of dinitrogen fixation, diazotrophic cyanobacteria and ammonia oxidation reveal a potential warming-induced imbalance of the N-cycle in biological soil crusts. *PLoS one*, 11(10), e0164932.

## Annexe I : Milieux de culture : Composition et préparation

Tableau 01: Composition du milieu de culture BG11 et BG11<sub>0</sub> (Rippka *et al.*, 1979)

Composants	Concentration
K <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub> 3H <sub>2</sub> O	0,18 mM
Na <sub>2</sub> -EDTA	0,003 mM
MgSO <sub>4</sub> 7H <sub>2</sub> O	0,3 mM
CaCl <sub>2</sub> 2H <sub>2</sub> O	0,25 mM
NaNO <sub>3</sub> *	17,65 mM
Acide citrique	0,029 mM
Citrate d'ammonium ferrique	0,020 mM
Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,19 mM
<i>Microéléments</i>	
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	46 μM
MnCl <sub>2</sub> 4H <sub>2</sub> O	9,1 μM
ZnSO <sub>4</sub> 7H <sub>2</sub> O	0,77 μM
NaMoO <sub>4</sub> 2H <sub>2</sub> O	1,60 μM
CuSO <sub>4</sub> 5H <sub>2</sub> O	0,32 μM
CoSO <sub>4</sub> 7H <sub>2</sub> O	0,17 μM

\* Pour le milieu BG11<sub>0</sub> (sans azote combiné), ce composant est rejeté.

Toutes les solutions ont été préparées et stérilisées séparément et stockées à 4 °C au réfrigérateur. Une fois préparés, les milieux de culture ont été stérilisés dans un autoclave automatique à une pression de 1,5 kg / cm<sup>2</sup> pendant 20 min à 121 °C.

Pour la préparation de milieu de culture solides dans des boîtes de Pétri, le milieu de culture liquide a été utilisé et combiné avec la gélose purifiée à 1,5%. Le milieu et la gélose ont été autoclavés séparément pour éviter la formation de toxines (Rippka, 1988) (121 °C, 20 minutes du milieu liquide et 110 °C et 15 minutes de la gélose).



**Tableau 02:** Milieu de culture LB utilisés pour la culture de *E. coli*. (**Bertani, 1951**).

Composants	Concentration
Extrait de levure	5 g l <sup>-1</sup>
Tryptone	10 g l <sup>-1</sup>
NaCl	5 g l <sup>-1</sup>

**Annexe II :** Préparation de bactéries compétentes pour le processus de transformation

Afin de cloner les fragments amplifiés du gène de l'ARNr 16S, la souche DH5- $\alpha$  d'*Escherichia coli* doivent être cultivées dans un milieu de culture afin d'obtenir une biomasse suffisante pour l'opération, ensuite, nous le traitons pour devenir bactéries compétentes, afin de les utiliser dans le processus de transformation. Ce qui suit est une explication détaillée de ces étapes :

Des cellules compétentes de *E. coli* DH5- $\alpha$  ont été préparées chimiquement par la méthode au chlorure de calcium (**Mandel et Higa, 1970**), modifiées par la suite par **Hanahan en 1983** pour utiliser des ions bivalents. Les cellules d'une colonie isolée d'*E. coli* ont été inoculées dans 3 ml de milieu (LB) liquide et maintenues à 37 °C sous agitation constante à 200 tr / min dans un incubateur pendant une nuit. Ensuite, 200 ml de milieu (LB) liquide ont été inoculés avec 1 ml de la culture développée pendant la nuit. La culture a été maintenue sous agitation à 37 °C jusqu'à atteindre une absorbance de 0.4-0.5 mesurée à 600 nm (environ 2 heures). À partir de ce moment, la culture et le matériel utilisé au cours du processus ont été conservés sur de la glace.

La culture a été centrifugée à 3500 tr / min pendant 10 minutes à 4 °C. Après avoir jeté le surnageant, le sédiment a été doucement remis en suspension dans 20 ml de solution de TFB (I), dont la composition chimique est décrite ci-dessous: acétate de potassium 30 mM pH 5,8, MnCl<sub>2</sub> 50 mM, CaCl<sub>2</sub> 10 mM, RbCl<sub>2</sub> 100 mM et 15% de glycérol. Après 10 minutes d'incubation sur de la glace, la culture a été centrifugée à 3500 tr / min à 4 °C pendant 10

minutes, puis le culot a été remis en suspension dans 4 ml de solution de TFB (II). La composition chimique de la solution de TFB(II) est la suivante: MOPS 10 mM, pH 7, CaCl<sub>2</sub> 75 mM, RbCl<sub>2</sub> 10 mM et glycérol à 15%. Enfin, les cellules compétentes ont été réparties dans des aliquotes de 100 et de 200 µl dans des tubes Eppendorf et stockées rapidement à -80 °C. **(Loza, 2011)**.

Remarques :

- Pour la culture des souches E. coli, on a utilisé le milieu (LB) **(Bertani, 1951)**, additionné de l'agar à raison de 1.5% pour la croissance de souche de E. coli, en milieu solide. Avant emploi, le milieu a été stérilisé dans l'autoclave à une pression de 1.5 kg / cm<sup>2</sup> pendant 20 minutes à 121 °C si le milieu ne contient pas de gélose, ou 15 minutes à 115 °C si le milieu contient la gélose **(Loza, 2011)**.
- Pour la croissance de cultures bactériennes (en milieu solide ou liquide), une certaine quantité d'antibiotique a été ajoutée, dans ce cas de l'ampicilline à une concentration finale de 100 mg ml<sup>-1</sup>.

**Annexe III : Interprétation des analyses physico-chimique du sol****Tableau 01:** Grille d'évaluation des valeurs du pH du sol (SSDS, 1993)

Classe	pH
Fortement acide	< 5,0
Acide	5,0 - 6,0
Légèrement acide	6,0 - 6,6
Neutre	6,6 - 7,4
Légèrement alcalin	7,4 - 7,8
Alcalin	> 7,8

**Tableau 02:** Grille d'appréciation de la salinité en fonction de la conductivité électrique de l'extrait 1/5 (Aubert, 1978)

Classe	CE <sub>1:5</sub> (ds/m)
non salé	CE < 0.6
peu salé	0.6 < CE < 02
salé	02 < CE < 2.4
très salé	2.4 < CE < 06
extrêmement salé	CE > 06

**Tableau 03:** Grille d'appréciation des taux de calcaire total dans le sol (Baize, 1988)

Classe	Taux de calcaire
Non calcaire	≤ 1 %
Peu calcaire	1 % - 5 %
Modérément calcaire	5 % - 25 %
Fortement calcaire	25 % - 50 %
Très fortement calcaire	50 % - 80 %
Excessivement calcaire	> 80 %

**Tableau 04:** Grille d'évaluation de teneur en gypse dans le sol (Barazanji, 1973)

Classe	Teneur en gypse
non gypsifère	< 0,3 %
faiblement gypsifère	0,3 et 10 %
modérément gypsifère	10 et 15 %
fortement gypsifère	15 et 25 %
gypsifère	25 et 50 %
extrêmement gypsifère	> 50 %

**Tableau 05:** Grille d'appréciation des taux de la matière organique dans le sol (Hazelton et Murphy, 2007).

Classe	MO %
Taux extrêmement faible	< 0,4
Taux très faible	0,4 – 0,6
Taux faible	0,6 – 1,0
Taux modéré	1,0 – 1,8
Taux élevé	1,8 – 3,0
Taux très élevé	> 3,0

**Tableau 06:** Grille d'appréciation de la teneur en azote dans les sols (SSDS, 1993).

Classe	Taux d'Azote
Faiblement riche en azote	< 0,1 %
Moyennement riche en azote	0,1 – 0,2 %
Riche en azote	0,2 – 0,3 %
Très riche en azote	> 0,3 %