

SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

I. ENVIRONNEMENTS HYPERSALÉS

I.1. Généralités

Les environnements hypersalés se trouvent dans tous les continents et dans la majorité des pays (Litchfield et Gillevet, 2002). Deux types majeurs d'environnements hypersalés biologiquement importants où le facteur sel agit sur les populations microbiennes sont le sol et l'eau. Les sols contenant une concentration en sels soluble supérieure à 0,2 % (p/v), sont considérés comme salins (Kaurichev, 1980). Ils sont fréquents en régions arides et de nombreuses plantes halophytes se sont adaptées à de telles conditions. Les eaux sont considérées salées lorsque la salinité dépasse 0,3 % (p/v) et on définit les eaux hyper salées comme celles présentant des concentrations en sels minéraux supérieures à celle de l'eau de mer (3,3% (p/v)) (Edgerton et Brimblecome, 1981). Cependant, cette définition n'est pas spécifique. On doit également tenir compte de l'origine et des types de sels et de leur proportion (kharroub, 2007). La majorité des milieux hypersalés ont pour origine l'évaporation des eaux de mers et sont dites thalassohalines où le chlorure de sodium est le sel prédominant. La proportion des autres sels minéraux est en grande partie semblable à celle de l'eau de mer, un exemple illustrant est celui des marais salants de Beure en France, (Figure 1). Des exemples d'environnements thalassohalins sont les marais salants créés dans de nombreux pays afin de produire du sel, les lacs hypersalés de l'antarctique, la sebkha Gavish près de la mer rouge, etc.

Les eaux hyper salées formées par la dissolution des dépôts salés fossiles sont qualifiées de « athalassohalines ». Ces dernières peuvent avoir des proportions en sels bien différentes de celles de l'eau de mer en fonction de la nature des dépôts. Leur dissolution par l'eau crée de nouveaux milieux athalassohalins comme la Mer Morte, le Lac Rose salé au Sénégal et certaines sebkhas (Rodriguez-Valera, 1993). Ces systèmes athalassohalines sont dominés par les ions potassium, magnésium (Litchfield et Gillevet, 2002).

Certaines contiennent un fort pourcentage de carbonate de sodium et sont très alcalines (milieux natronés) (Caumette, 1998).

Un exemple d'environnement athalassohalin est le lac salé du Sénégal illustré dans la figure 2 ci-dessous.



Figure 1. Exemple d'un environnement thalassohalin : Photos: Marais salants - Etang de Berre – 13 France. <http://www.cmpb.net/en/sel.php>



Figure 2. Exemple d'un environnement athalassohalin: le lac salé du Sénégal. La couleur rose-rouge du lac salé est due aux microorganismes halophiles tels que *Halobacterium salinarum*. Elle contient un pigment rose-rouge, la bactériorhodopsine, et est la principale responsable des merveilleuses couleurs des marais salants. <http://waynesword.palomar.edu/wwstaff.htm>).

Au cours de ces 25 dernières années, des fosses profondes, hypersalées et anoxiques, connues sous l'acronyme anglais « DHAB » pour « Deep Hypersaline Anoxic Basins », ont été découvertes en Méditerranée Orientale. Ces fosses portent généralement le nom du navire océanographique qui les a découvertes. « Tyro » a été le premier bassin découvert en 1983 dans la Fosse Strabo; suivi, en 1984, par « Bannock », situé sur le front sud-ouest de la rive méditerranéenne. Il faudra ensuite une dizaine d'années de recherches pour mettre en évidence, toujours sur la rive méditerranéenne, « l'Atalante » (1993), « Urania » (1993) et enfin « Discovery » (1993-1994). Des fosses similaires avaient été précédemment découvertes dans des bassins océaniques plus petits : en Mer Rouge, où parmi les quelques 25 fosses répertoriées au cours de ces 40 dernières années, la fosse « Atlantis II », découverte en 1968, est la plus grande (52 km²); ainsi que dans la partie nord du Golfe du Mexique, où le « Bassin Orca », découvert en 1975, couvre une aire de 400 km². Tous ces bassins ont en commun la présence de dépôts salins d'évaporites à faible profondeur sous le plancher océanique,

évaporites datant du Jurassique (Ère Secondaire) pour le Golfe du Mexique et du Miocène Supérieur (Messinien – Ère Quaternaire ou Mésozoïque) pour la Mer Rouge et la Mer Méditerranée.

Les « DHAB » sont des biotopes extrêmes, caractérisés par une salinité et une densité extrêmement élevées, une forte pression hydrostatique, l'absence de lumière, l'anoxie. Ces caractéristiques physicochimiques démontrent que les « DHAB » ont été physiquement isolés des autres habitats de la planète pendant des milliers d'années (Cayol et *al.*, 2012).

I.2. Propriétés physicochimiques des environnements hypersalés

L'eau de mer, qui constitue la plus grande partie de l'eau sur la terre, contient en solution des sels minéraux en concentration remarquablement constante dont les principaux sont : chlorures (18,98 %), sodium (10,556 %), sulfates (2,649 %), magnésium (1,272 %), calcium (0,4 %), potassium (0,38 %) et carbonates (0,14 %).

Quand l'eau de mer est concentrée par évaporation, tous les sels présents augmentent leur concentration dans les mêmes proportions jusqu'aux seuils de précipitation. Les carbonates se précipitent sous forme de carbonate de calcium dès que la salinité atteint 6 %. Ensuite, le sulfate précipite et forme des dépôts de gypse (sulfate de calcium) dès que la salinité dépasse 10 %. Au-delà de 25 %, le chlorure de sodium commence à précipiter sous forme d'halite et précipite pleinement à 34 % (10 fois la concentration de l'eau de mer). Les eaux sont par la suite enrichies en magnésium et potassium dont les sels précipitent à des salinités 20 fois supérieures à celle de l'eau de mer (Caumette, 1998).

Les lacs salés ont des compositions en ions qui peuvent varier de façon considérable. La nature des ions dominants dans les lacs hypersalés dépend de la topographie environnante, de la géologie et des conditions climatiques (Madigan et Martinko, 2007). Selon (Kharaka et Hanor, 2005), la terminologie des eaux suivant leurs concentrations en ions dissouts est illustré dans la figure 3.

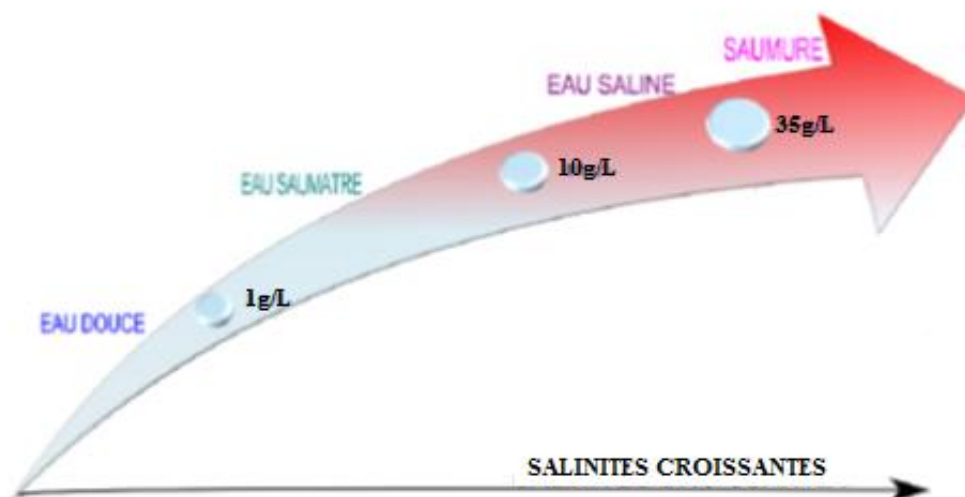


Figure 3. Gammes de concentrations et terminologie des eaux (D'après Kharaka et Hanor, 2005).

Le tableau 1, décrit les propriétés physicochimiques d'un ensemble d'environnements thalassohalins et athalassohalins, ainsi que les milieux marins.

Tableau 1. Comparaison entre les propriétés physicochimiques de quelques environnements hypersalins et marins. La salinité et les ions sont représentés en g/litre (Imhoff et *al.*, 1979; Post, 1981; Copin- Montégut, 1996; Gavrieli, 1997; Oren, 2002; Hacene et *al.*, 2004; Akolkar, 2009 ; Boutaiba et *al.*, 2011).

Ecosystèmes	Propriétés physicochimiques								
	pH	Na ⁺	K ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺	Cl ⁻	So ₄ ²⁻	Hco ₃	Salinité
Hypersalin									
Evaporites solaire (Puerto Rico)	nd	65,4	5,2	20,1	0,2	144	1,9	nd	254
Grant lac salé (USA)	7,7	105	6,7	11,1	0,3	181	27	0,72	333
Lac Assal (Djibouti)	nd	77,8	5,4	8,0	14,6	164	2,3	nd	277
La mer morte	7,8	40,1	7,6	44,0	78,2	225	0,44	0,26	340
Lac Naturel Wadi (Egypte)	11	142	2,3	id	Id	155	22,6	67	394
Lac salé El Goléa(Algérie)	9	107	nd	0,3	0,4	198	nd	nd	296
Site de Sidi Ameur (Algérie)-EAU	7,4	67,1	0,17	3,0	0,51	111	2,1	0,19	200
Site de Sidi Ameur (Algérie)- Sédiment	7,15	94,5	0,23	2,9	1,7	170	1,1	nd	nd
Site Himalatt (Algérie)-EAU	7,2	24,5	0,12	1,6	0,22	63,8	3,1	nd	117
Sebkha Ezemoul (Algérie)		133,4	nd	12,84	0,48	205,9	25,8	2,44	300
Lac Salé Bhayander (India)	5,92	53,5	9,8	40,8	1,16	177,5	37,5	0,36	320,69
Marin									
La mer ARAL	8,2	2,2	0,08	0,55	0,51	3,47	3,2	0,07	10,2
La mer Caspienne	8,3	3,18	0,09	0,73	0,34	5,33	3,0	0,4	12,8

nd : non déterminé, id : indétectable.

I.3. Biodiversité microbienne des environnements salés et hypersalés

La variation de la composition chimique des habitats hypersalés a sélectionné une diversité microbienne importante. Les microorganismes adaptés à la vie à des concentrations élevées en sel sont très répandus et appartiennent au trois domaine de la vie : *Archaea*, *Bacteria* et *Eucarya* (Oren, 2002). Ces microorganismes sont adaptés à la vie à des concentrations salines variées (concentration saline de l'eau de mer jusqu'à 340-350g/l). Une forte diversité de la communauté des procaryotes peut être trouvée dans ces environnements (Oren et Ventosa, 2013).

Les systèmes hypersalés sont des environnements anoxiques en dehors de la surface des eaux, car les températures élevées et les fortes salinités limitent la solubilisation de l'oxygène et engendrent des zones favorables à la prolifération d'espèces plutôt anaérobies, mais l'aérobiose y est cependant largement représentée. Malgré les conditions extrêmes existantes dans les environnements hypersalés, la production primaire y est importante *via* l'autotrophie. La matière organique qui résulte de la production primaire par les phototrophes aérobies ou anaérobies permet le développement d'autres populations extrêmes qui sont toutes hétérotrophes.

Les invertébrés, algues ou procaryotes (bactéries et archées) sont donc la principale source de composés oxydables dans ces environnements comme les sucres, lipides, protéines voire même des composés plus complexes telle que la chitine qui est le constituant majeur de la carapace des crustacés (Cayol *et al.*, 2012).

I.3.1. Les organismes halophiles

Par définition, un organisme halophile est un organisme qui tolère ou a besoin de sel pour sa croissance. Chez les microorganismes halophiles, deux types d'halophilie sont à distinguer :

- l'halophilie stricte ou halophilie obligatoire,
- l'halophilie simple ou halotolérance.

Les bactéries halotolérantes acceptent, des concentrations modérées de sels mais non obligatoires pour leur croissance. Les bactéries, nécessitant moins de 1% de sel pour une croissance optimale, ne sont pas considérées comme halophiles. (Berrada, 2012).

Il est toutefois très difficile d'établir des limites qui définissent l'halophilisme et l'halotolérance car de nombreux facteurs comme la température, la concentration et la présence de certains nutriments, ou la présence d'autres sels, modifient considérablement la réaction des bactéries au NaCl (Caumette, 1998).

La classification de Kushner (1978, 1985) demeure la classification largement acceptée, cette dernière est illustrée dans le tableau ci-dessous avec une légère modification de forme (Oren, 2006).

Tableau 2. Classification des microorganismes selon leurs réactions en présence de sel (Oren, 2010).

Catégorie	Propriétés	Des exemples de microorganismes
Non halophiles	Croissance meilleure dans un milieu contenant moins de 0,2 M de sel.	La majorité des bactéries d'eau douce.
Légèrement halophiles	Présentent une bonne croissance dans un milieu contenant de 0,2 - 0,5 M de sel.	La majorité des bactéries marines.
Halophiles modérée	Présentent une bonne croissance dans un milieu contenant de 0,2 - 2,5M de sel.	<i>Salinivibrio costicola</i>
Faiblement Halophile extrême	Présentent une bonne croissance dans un milieu contenant de 1,5 - 4,0M de sel.	<i>Halorhodospira halophila</i>
Halophile extrême	Présentent une bonne croissance dans un milieu contenant de 2,5 - 5,2 M de sel.	<i>Halobacterium salinarum</i>
Halotolérant	Non halophile qui tolèrent la présence de sel; si l'intervalle de la croissance dépassent les 2,5 M de sel. Ce sont des halotolérant extrême.	<i>Staphylococcus aureus</i>

I.3.2. Diversité phylogénétiques des microorganismes halophiles

Une révolution de la vision de la diversité bactérienne et du monde vivant en général est apparue avec les travaux de Carl Woese, microbiologiste américain, qui a été le premier à faire usage de l'ARN ribosomique en phylogénie. Woese (1987) qui, par une analyse comparative des séquences des gènes ARNr 16S et 18S, décrit 3 domaines du vivant: *Bacteria*, *Eucarya* et *Archaea* (Figure 4). Ces travaux ont été le point de départ d'une description exponentielle de nouvelles espèces bactériennes à partir de méthodes moléculaires utilisant les propriétés de l'ARNr 16S, outre passant du même coup le problème de la faible représentativité des bactéries cultivables (Stackebrandt et Göbel, 1994).

La dernière rencontre des chercheurs du monde entier qui travaillent sur les extrémophiles s'est déroulée en USA dans l'Université de Connecticut le 24 juin 2013 sous la présidence du Dr Antonio Ventosa, et Aharon Oren. Les chercheurs ont fait un état des lieux et un inventaire détaillé des découvertes des nouveaux genres et espèces des halophiles appartenant aux eubactéries et archeobactéries. Les détails de la taxonomie de deux familles importantes qui sont : *Halobacteriaceae* et *halomonadaceae* sont reportés ci-dessous.

I. 3. 2. A. Bactéries halophiles du domaine *Bacteria*

Le domaine *Bacteria* regroupe, la plus grande diversité des halophiles (aussi bien des bactéries halophiles strictes que des halotolérantes). Toutefois, la plupart sont des bactéries halophiles modérées pouvant être aussi bien à Gram positif qu'à Gram négatif, aérobies ou anaérobies facultatives (Johnson et al., 2007).

Les micro-organismes halophiles anaérobies appartiennent à l'ordre des *Halanaerobiales* (Ollivier et al., 1994) qui comprend deux familles les *Halanaerobiaceae* et les *Halobacteroidaceae*. Toutes les espèces de ces familles fermentent les hydrates de carbone à l'exception d'une bactérie homoacétogène qui réduit le CO₂ en acétate et croît sur bêtaïne et triméthylamine : *Acetohalobium arabaticum*. L'espèce *Halocella cellulolytica* est la seule capable de cellulolyse parmi toutes les espèces décrites. Les espèces des genres *Orenia* et *Sporohalobacter* diffèrent de toutes les autres par leur capacité à sporuler. *Halanaerobium lacusroseus* est le seul organisme anaérobie halophile considéré comme extrême (Cayol et al., 2012).

Les halophiles sont encore trouvés chez les cyanobactéries (Oren, 2000), les *Flavobacterium*, *Cytophaga*, les *Spirochetes* et les *Actinomycetes*. Des bactéries photosynthétiques halophiles ont été parfois isolées de la surface de sédiments de milieux hypersalés où elles forment des tapis microbiens. Il s'agit surtout de cyanobactéries et de bactéries anoxygéniques pourpres. Dans de nombreux milieux hypersalés, ces dernières forment des couches pourpres sous les couches vertes de cyanobactéries. La majorité des isolats de bactéries pourpres ont été décrits comme des *Ectothiorhodospira*, *Rhodospirillum*, *Chromatium*, *Thiocapsa* (Caumette, 1998).

Dans le Phyla des bactéries Gram- positif (*Firmicutes*), les halophiles sont trouvés majoritairement dans La famille des *Bacillaceae* avec 21 genres incluant des espèces halophiles obligatoires (Ludwig et al., 2008) dont *Halobacillus* est considéré comme le genre le plus important. La plupart des études physiologiques réalisées sur ce genre ont été focalisées sur l'espèce type *Halobacillus halophilus* (Ayad, 2011). Une étude récente qui porte sur la biodiversité des bactéries halophiles modérées et halotolérantes isolées des sédiments et lac salé du Maroc révèlent la prédominance du genre *Bacillus* dans (89%) des isolats (Berrada et al., 2012).

La famille *Halomonadaceae* renferme, jusqu'à juin 2013, 10 genres bactériens avec un total de 102 espèces. Le nom de chaque genre ainsi que le nombre d'espèces pour chaque genre est le suivant :

Halomonas (76); *Aidingimonas* (1); *Carnimonas* (1); *Chromohalobacter* (8); *Cobetia* (5); *Halotalea* (1); *Kushneria* (5); *Modicisalibacter* (1); *Salinicola* (3); *Zymbacter* (1))(Oren et Ventosa , 2013).

I. 3. 2. B. Les bactéries halophiles du domaine *Archaea*

Les halophiles du domaine *Archaea* appartiennent à trois familles: *Halobacteriaceae*, *Methanospirillaceae* et *Methanosarcinaceae*. Les deux dernières familles contiennent également des membres non halophiles (Yachai, 2009).

La famille des *Halobacteriaceae* de l'ordre des *Halobacteriales* est composée entièrement de membres halophiles extrêmes et aérobies. En juin 2013 la famille englobe 40 genres avec 144 espèces. Le nom et l'abréviation de chaque genre ainsi que le nombre d'espèces pour chaque genre sont les suivants :

Halobacterium (Hbt. 3), *Haladaptatus* (Hap. 3), *Halalkalicoccus* (Hac. 2), *Halarchaeum* (Hla. 2), *Halarchaeobius* (Hab. 1), *Haloarcula* (Har. 9), *Halobaculum* (Hbl. 2), *Halobellus* (Hbs. 3), *Halobiforma* (Hbf. 3), *Halococcus* (Hcc. 7), *Haloferax* (Hfx. 11), *Halogeometricum* (Hgm. 2), *Halogramum* (Hgn. 4), *Halolamina* (Hlm. 1), *Halomarina* (Hmr. 1), *Halomicrobium* (Hmc. 3), *Halonotius* (Hns. 1), *Halopelagius* (Hpl. 2), *Halopenitus* (Hpt. 1), *Halopiger* (Hpg. 2), *Haloplanus* (Hpn. 3), *Haloquadratum* (Hqr. 1), *Halorhabdus* (Hrd. 2), *Halorientalis* (Hos. 1), *Halorubrum* (Hrr. 25), *Halosarcina* (Hsn. 2), *Halosimplex* (Hsx. 1), *Halostagnicola* (Hst. 3), *Haloterrigena* (Htg. 9), *Halovenus* (Hvn. 1), *Halovivax* (Hvx. 2), *Natrialba* (Nab. 6), *Natrinema* (Nnm. 7), *Natronoarchaeum* (Nac. 2), *Natronobacterium* (Nbt. 1), *Natronococcus* (Ncc. 4), *Natronolimnobius* (Nln. 2), *Natronomonas* (Nmn. 2), *Natronorubrum* (Nrr. 6), *Salarchaeum* (Sar. 1) (Oren et Ventosa, 2013).

Les représentants de cette famille se développent dans des environnements où la concentration saline est très élevée ($\approx 5M$) et dont l'optimum de croissance varie de 3,4 à 4,2M (20-25%, p/v). Ils exigent la présence de sel pour leur croissance. Leurs parois cellulaires, ribosomes et enzymes sont stabilisées par l'accumulation de KCl (Yachai, 2009).

Une caractéristique physiologique intéressante est la présence, chez certaines espèces d'halobactéries, d'un photopigment membranaire (la bactériorubérine) qui permet la production d'ATP, quand la teneur en oxygène dans le milieu extérieur est trop faible. Ce composé formé d'une protéine (bactériorhodopsine) associée à un photopigment semblable à un caroténoïde (rétinal) est responsable de la couleur rouge des saumures (Oren, 2002).

I. 3. 2. C. Eucaryotes halophiles

Bien que les organismes procaryotes soient très majoritaires dans les écosystèmes hypersalés, des micro-organismes eucaryotes peuvent être retrouvés dans ces environnements. Cela inclut des espèces qui sont soit adaptées à de fortes concentrations en sels, soit capables de survivre dans ces conditions. Il s'agit d'algues, de diatomés, de protozoaires ou même de champignons. Des études menées en Slovénie ont permis d'observer une grande diversité de champignons appartenant notamment au genre *Cladosporium*. Des études réalisées sur la Mer Morte ont permis de caractériser un grand nombre de champignons filamenteux appartenant aux groupes des Zygomycètes et des Ascomycètes. Des algues vertes du genre *Dunaliella* ont souvent été rencontrées dans la Mer Morte mais aussi dans des écosystèmes artificiels tels que les marais salants (Cayol *et al.*, 2012).

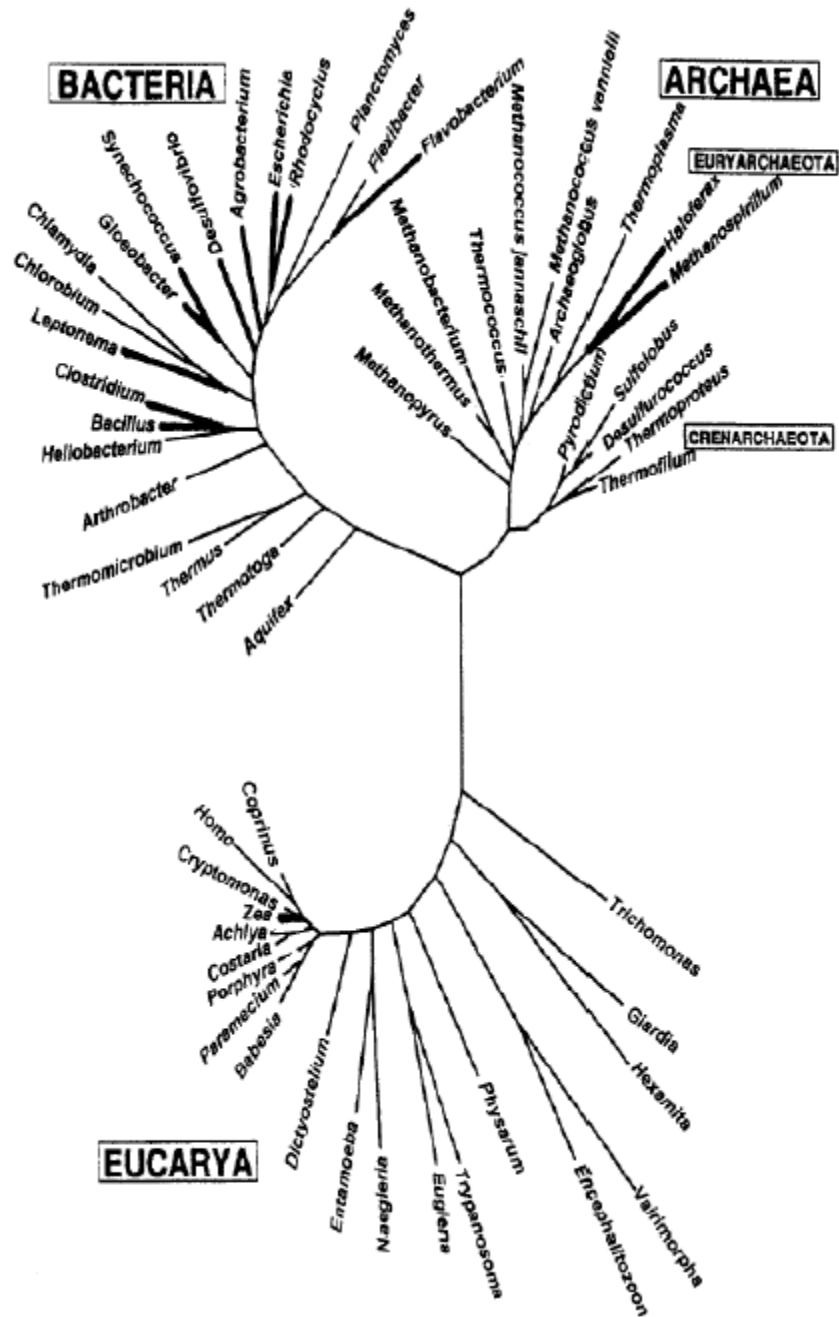


Figure 4. Arbre phylogénétique des trois grands domaines du vivant (Oren, 2002).

I. 3. 3. Mécanismes d'adaptation osmotique des microorganismes halophiles

La survie des bactéries halophiles en milieu salin exige le maintien d'un équilibre osmotique entre le cytoplasme et le milieu environnant. Ainsi, les bactéries halophiles ont développé des mécanismes spéciaux afin de s'adapter à l'environnement hypersalin (Lefebvre, 2005).

Il existe en général deux stratégies connues pour faire face à la salinité élevée de l'environnement. Les microorganismes halophiles qui, croissent en présence d'une concentration élevée en sels, jusqu'à 5M d'NaCl, accumulent dans leurs cytoplasmes des concentrations élevées en KCl supérieures à la concentration d'NaCl qui se trouve à l'extérieur et ce dans le but de maintenir la balance osmotique. Cette stratégie est appelée « salting-in » (Hänelt et Müller, 2013).

Les organismes qui suivent cette stratégie adaptent la chimie des protéines intracellulaires à des concentrations élevées en sels. Cette stratégie d'adaptation semble être limitée aux halophiles extrêmes : principalement chez les archaebactéries de la famille *Hallobacteriaceae* incluant les genres : *Halobacterium*, *Haloarcula*, *Haloquadratum*, *Halorhabdus*, *Natronobacterium* et *Natronococcus* (Oren, 2008). Toutes les protéines de ces organismes sont donc solubles et fonctionnelles (stables, actives et flexibles) à de telles salinités, mais en plus, elles se dénaturent dès que la concentration en KCl diminue (en dessous de 1-2 M). Elles sont en ce sens qualifiées de protéines halophiles (Costenaro, 2001).

Chez les Eubactéries cette stratégie est décrite seulement chez l'ordre des *Halanaerobiales* : les bactéries qui réduisent le sulfate des genres *Desulfovibrio halophilus* et *Desulfohalobium retbaense* suivent cette stratégie (Zhilina et Zavarzin, 1990 ; Caumette et al., 1991). Les calculs bioénergétiques ont montré que ce mode d'adaptation osmotique requiert peu d'énergie, cependant la présence des concentrations élevées de KCl au cytoplasme bactérien exige des adaptations de grande envergure de toutes les protéines pour permettre à tous les systèmes enzymatiques d'être actifs en présence de sels (Oren, 2000). Cette stratégie d'adaptation développée par les microorganismes cités ci-dessus leur a permis de disposer d'une machinerie cellulaire capable de supporter des fortes concentrations intracellulaires en ions (Sleator et Hill, 2001). Un exemple de protéines halophiles est celui de la « Malate Deshydrogenase » de *Haloarcula marismortui* qui est certainement la plus étudiée de toutes les protéines halophiles, Il s'agit d'une enzyme cytoplasmique de 303 acides aminés (par monomère) qui est organisée en homo-tétramère de 130 552 Da (Bonneté et al., 1993). Elle contient plus de résidus acides (aspartique et glutamique) et moins de résidus basiques (lysine) que son homologue mésophile, mais aussi plus de petits résidus hydrophobes, comme d'autres protéines halophiles (Madern et al., 1995). Cette accumulation de résidus acides est donc un mécanisme d'adaptation aux fortes concentrations de sels. Son point isoélectrique est à pH 4.5 et elle a 156 charges négatives à pH 8, ce qui traduit bien son caractère acide extrême. Costenaro Lionel (2001) a étudié le mécanisme d'adaptation des protéines

halophiles en étudiant la structure cristalline de la malate deshydrogénase. Il a pu mettre en évidence l'importance de la structure quaternaire de cette protéine. Les hélices α sont stabilisées par la présence de résidus alanines et de résidus acides près de leur extrémité N-terminale. La MalDH contient aussi plus de ponts salins que son homologue mésophile. Ils sont localisés aux interfaces entre les monomères et stabilisent la structure quaternaire (figure 5).

De plus, la protéine est caractérisée par une accumulation exceptionnelle de résidus acides répartis, de manière relativement homogène, sur toute sa surface (en rouge dans les photos b à d), qui est donc extrêmement chargée négativement.

Une stratégie plus flexible est trouvée chez les bactéries halophiles modérées qui croissent à des concentrations d'NaCl allant de 0.5 à 3M. Appelée « low-salt-in », elle compte sur l'accumulation de fortes concentrations de solutions organiques compatibles neutres et polaires, très solubles dans l'eau et n'interfère pas avec le métabolisme cellulaire : comme les sucres, les acides aminés ainsi que les polyols (Moreno et *al.*, 2013). Cette stratégie est employée couramment dans les trois domaines du vivant. L'algue *Dunaliella* peut contenir des concentrations molaires intracellulaire de glycerol. Dans le domaine des eubactéries, les corps osmotiques dissous utilisés sont principalement l'éctoine (synthétisée par une grande variété de bactéries) la glycine et la bétaine synthétisées presque exclusivement par les procaryotes photosynthétiques, mais accumulées du milieu par beaucoup de bactéries hétérotrophes. Les solutés organiques osmotiques sont également rapportés chez les archaebactéries : les methanogens halophiles emploient de tels corps dissous, et un osmolyte organique, 2 - le sulfotrehalose, a été détecté (ainsi que des concentrations élevées en KCl) dans *Natronococcus occultus*, *Natronobacterium gregoryi*, *Natrialba magadii*, et *Natronomonas pharaonis*.

L'utilisation de ces corps osmotiques dissous exige des niveaux d'adaptation faibles de la machinerie enzymatique intracellulaire en comparaison avec l'accumulation du KCl (Oren, 2002). Cependant, la production de tels corps dissous est énergétiquement coûteuse (Oren, 1999).

Une troisième stratégie dite hybride est décrite chez *Hallobacillus halophilus*, qui synthétise les solutions organiques compatibles tel que l'éctoine, la proline, la glutamine, le glutamate etc..., et accumule à la fois les ions chlorures. Cette stratégie est très efficace pour faire face aux variations de la salinité dans le milieu environnant. Suite à une forte salinité du

milieu les ions chlorures s'accumulent dans le cytoplasme comme pour la première stratégie d'adaptation « Salt in », et quand la concentration en ions chlorures est négligeable par des concentrations faibles des ions chlorures à l'extérieur, elle augmente jusqu'à 50 % de la concentration externe en ions chlorures des concentrations élevées en sel (Roessler et Müller, 1998). Cette augmentation des ions chlorures extracellulaire et non la salinité du milieu intervient pour la régulation de la germination des endospores (Dohrmann et Müller, 1999), et la mobilité des cellules végétatives (Roessler et Müller, 2002). Ils assurent aussi le contrôle de l'expression des gènes et l'activité enzymatique des protéines cellulaires nécessaire à la vie de *Hallobacillus halophilus* (Saum et Müller, 2008). La majorité de ces protéines régulatrices sont des molécules clés pour la biosynthèse des solutés compatibles essentielles pour faire face aux variations de la salinité, figure 6.

L'accumulation de solutés compatibles en réponse à un choc hyper-osmotique stabilise la structure des protéines en améliorant l'état d'hydratation et de compaction, participe au maintien de la pression de turgescence en augmentant le volume cellulaire (Canovas et *al.*, 2000). Il est important de noter que la stabilisation de la structure des protéines grâce à l'action des solutés compatibles a pour effet d'augmenter la tolérance vis-à-vis du sel mais aussi vis-à-vis d'autres facteurs de stress comme la chaleur, la congélation et la dessiccation (Baghdad, 2012).

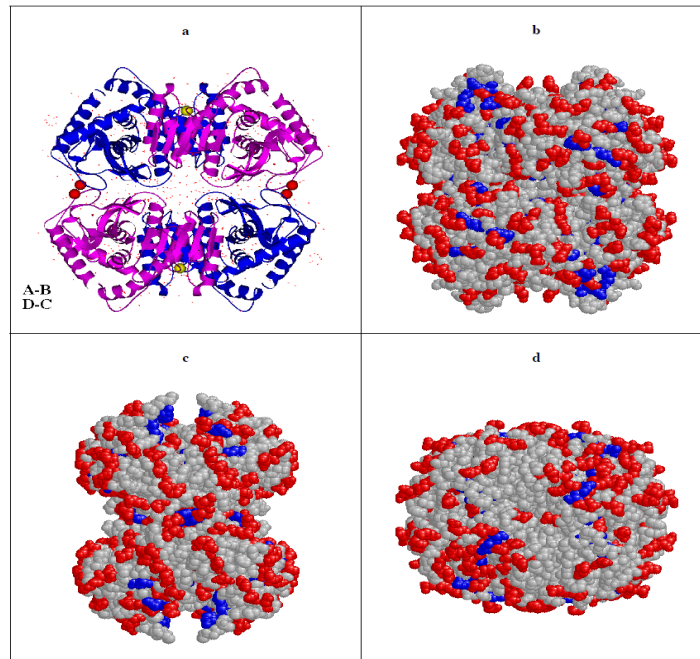


Figure 5. Structure quaternaire de la Hm MalDH. (a) Représentation en ruban des quatre chaînes polypeptidiques A, B, C et D : les deux ions Na⁺ (boules jaunes) participent aux ponts salins entre les monomères des deux dimères A-B et D-C et les quatre ions Cl⁻ (boules rouges) aux ponts salins entre les deux dimères. Les molécules d'eau sont représentées par les points rouges (Richard et *al.*, 2000). Les dimensions externes du tétramère sont : A-B 77 Å, A-D 80 Å et A-C 90 Å. (b, c, d) Les atomes des résidus acides et basiques sont représentés respectivement en rouge et en bleu (vues de face, de profil et de dessus).

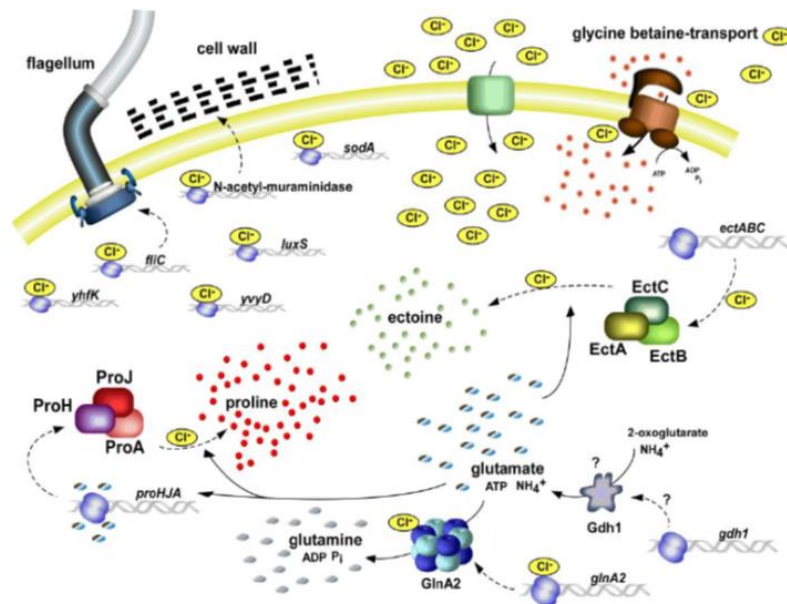


Figure 6. Le modulon chlorure chez *Halobacillus halophilus* (Saum et Müller, 2008). Le rôle essentiel des ions chlorure dans les processus d'osmoadaptations et l'accumulation des solutés compatibles glutamine, glutamate, proline et ectoine chez *Halobacillus halophilus*. Il a été montré que les chlorure affecte l'accumulation de ces solutés compatibles de facons très spectaculaire et agit comme un régulateur à des niveaux différents, à savoir la transcription, la traduction, mais également l'activité enzymatique.