

**République Algérienne Démocratique et Populaire**  
**Ministère de l'Enseignement Supérieure et de la Recherche Scientifique**  
**Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou**  
**Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques**  
**Département de Biochimie-Microbiologie**



## **Mémoire de fin d'études**

Présenté en vue de l'obtention du diplôme de Master en  
Biotechnologie

Spécialité: Biotechnologie Microbienne

**Thème**

# **Les microorganismes halophiles: Source de biomolécules**

**Présenté par**  
**AIT BACHIR Amine**  
**ASLI Amar**

Soutenu le 27/10/2020, Devant le jury composé de:

**Président:** Mr OUELHADJ A. Maître de Conférences Classe A à l'UMMTO  
**Promoteur:** Mr BOUACEM K. Maître de Conférences Classe B à l'UMMTO  
**Examinatrice:** Mme ASMANI K. Maître de Conférences Classe B à l'UMMTO

**2019-2020**

# Remerciements

*Nous tenons à exprimer dans un premier temps nos vives gratitudee et notre profonde reconnaissance à notre promoteur Monsieur Bouacem, pour sa précieuse aide et les conseils que nous avons trouvé auprès de lui, et également pour les discussions enrichissantes que nous avons tenues ensemble.*

*Nous remercions les membres du jury Madame Asmani et Monsieur Ouelhadj qui nous ont fait l'honneur de bien vouloir juger et évaluer notre travail.*

*Nos remerciements vont également à tous les enseignants de notre faculté qui nous ont suivi et formé tout le long de notre cursus universitaire, et à toute l'équipe pédagogique responsable de notre formation.*

*Enfin, nous tenons à remercier nos très chers parents, qui ont été toujours là pour nous, ainsi que nos proches et amis pour leurs soutiens et leurs encouragements.*

# *Dédicaces*

*J'ai l'immense joie de dédier ce travail:*

*À mes très chers parents, que je remercie énormément pour leur éducation et leur sacrifice. Ils représentent pour moi un exemple et une source de réussite, qui ont fait de moi ce que je suis aujourd'hui, et qui m'ont amené à mon bonheur et mon succès.*

*À mon très cher frère, pour son attention et sa bienveillance.*

*À toute ma famille pour tous les encouragements et le soutien qu'ils m'ont procuré.*

*À tous mes amis, avec qui j'ai passé d'agréables moments, je les remercie pour leur sympathie, leur présence, et leur soutien.*

*Amine*

# *Dédicaces*

*Je dédie ce modeste travail à mes chers parents, les mots ne sauraient exprimer toute la gratitude, le respect et la reconnaissance que j'ai pour eux. Je ne les remercierais jamais assez pour tout ce qu'ils ont fait pour moi, pour mon éducation, leurs sacrifices et leurs encouragements. Que Dieu vous garde et vous protège.*

*À ma sœur et mon frère, pour leur gentillesse et leur soutien, que votre chemin soit plein de succès.*

*À mes grands-parents, pour leur aide tout au long de mon parcours scolaire que Dieu vous protège et vous préserve.*

*À mes tantes et mes oncles, pour tous leurs précieux conseils.*

*À tous mes amis et à toutes les personnes que j'ai rencontré et qui ont impacté positivement ma vie.*

*Amar*

---

**Sommaire**

<b>Remerciements</b>	
<b>Dédicaces</b>	
<b>Liste des figures</b>	
<b>Liste des tableaux</b>	
<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>1. Environnements salins et hypersalins</b>	<b>2</b>
1.1. Environnements thalassohalins	2
1.2. Environnements athalassohalins	2
1.3. Sols salés	4
<b>2. Microorganismes halophiles et halotolérants</b>	<b>5</b>
<b>3. Diversité phylogénétique des halophiles</b>	<b>7</b>
3.1. Eucaryotes halophiles	8
3.2. <i>Archaea</i> halophiles	8
3.3. Bactéries halophiles	10
3.3.1. Phylum <i>Proteobacteria</i>	10
3.3.2. Phylum <i>Firmicutes</i>	10
3.3.3. Phylum <i>Actinobacteria</i>	11
3.3.4. Phylum <i>Spirochaetes</i>	11
3.3.5. Phylum <i>Bacteroidetes</i>	11
3.3.6. Phylum <i>Thermotogae</i>	11
3.3.7. Phylum <i>Cyanobacteria</i>	12
3.3.8. Phylum <i>Tenericutes</i>	12
<b>4. Stratégies d'osmoadaptation</b>	<b>13</b>
4.1. Accumulation de KCl	13
4.2. Accumulation de solutés compatibles	13
<b>5. Biotechnologie des halophiles</b>	<b>15</b>
5.1. Enzymes	15
5.1.1. Protéases	16
5.1.2. Amylases	17
5.1.3. Xynalases	17
5.1.4. Cellulases	18
5.1.5. Lipases et estérases	19
5.1.6. Pectinases	20
5.2. $\beta$ -carotène	20
5.3. Bactériorhodopsine	20
5.4. Ectoïne-soluté compatible	21
5.5. Bioremédiation	22
5.6. Biocarburants	23
5.7. Exopolysaccharides	23
<b>Conclusion et perspectives</b>	<b>25</b>
<b>Références bibliographiques</b>	<b>26</b>

### Liste des figures

- Figure 1:** Environnements Thalassohalins: (A) Marais salants France, (B) Grand lac salé Utah USA; Environnements Athalassohalins: (C) Lac Natron Tanzanie, (D) Sebkhha Sidi El Hanni Tunisie. 3
- Figure 2:** Sols salés: (A) salinisation des terres, Sénégal; (B) steppe sol salin, Kazakhstan. 4
- Figure 3:** Différents groupes de microorganismes halophiles. 5
- Figure 4:** Arbre phylogénétique universel issu d'une analyse comparative de séquences de gènes ribosomiaux. Les groupes phylogénétiques contenant des membres halophiles et halotolérants sont encadrés en bleu. 7

### Liste des tableaux

**Tableau I:** Classification de microorganismes halophiles basée sur la tolérance au sel 6

Les microorganismes ont servi l'humanité pendant des siècles de la fermentation traditionnelle des aliments et des boissons à la production moderne de produits pharmaceutiques et de spécialités chimiques. La plupart de ces processus emploient des organismes qui se développent dans des conditions modérées (Ludlow et Clark, 1991). Pendant la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle grâce au progrès scientifiques, des microorganismes ont pu être isolés d'environnements hostiles et auparavant considérés comme stériles tels que: les sources thermales, hydrothermales, les lacs acides, alcalins, hypersalés, les sédiments marins profonds, les réservoirs pétroliers, les glaciers, etc. Les microorganismes peuplant ces biotopes sont appelés extrémophiles, ils sont capables de se développer dans des environnements extrêmes, caractérisés par des paramètres physiques et chimiques hors normes. Ces microorganismes appartiennent au trois domaines de la vie: *Eukaryota*, *Bacteria* et *Archaea* (Verma et al., 2020).

Les microorganismes vivant dans ces milieux extrêmes ont au cours de leur évolution développé des stratégies adaptatives très variées, ils présentent de ce fait un répertoire de voies métaboliques et de biomolécules leur permettant non seulement de survivre dans des conditions extrêmes mais aussi de se développer de manière optimale dans des niches écologiques extrêmes. Les propriétés de ces biomolécules ont très vite intéressé les biotechnologues. La biotechnologie des extrémophiles a pour objectif de rechercher et d'exploiter ce gisement de ressources naturelles en biomolécules notamment les enzymes, les biopolymères et les métabolites secondaires (Erickson et al., 2011).

Les microorganismes extrémophiles comprennent de nombreux groupes d'organismes tels que les thermophiles, les psychrophiles, les basophiles et les halophiles (Daoud et Ben Ali., 2020). Les halophiles sont caractérisés par une aptitude à se développer dans des milieux salins et hypersalins, ces milieux se rependent partout dans le monde, dans les zones arides, côtières, profondes, souterraines (les mines de sel) et les marais artificiels (DasSarma et DasSarma, 2015).

En comparaison avec les extrémophiles thermophiles et alcaliphiles les microorganismes halophiles sont encore peu utilisés en biotechnologie malgré leurs riches potentiels. Cependant, le nombre de leurs utilisations biotechnologiques a augmenté et des applications supplémentaires sont en cours de développement. Certaines de ces applications datent de plusieurs siècles et existaient bien avant que les aspects microbiologiques et que des processus ne soient compris (Oren, 2002).

Le présent travail est une revue bibliographique traitant les microorganismes halophiles et halotolérants, leurs environnements variés (salins et hypersalins), leur adaptation osmotique aux fortes salinités et leurs applications biotechnologiques actuelles, telles que l'utilisation de leurs biomolécules dans les processus industriels comprenant des exopolysaccharides, des pigments caroténoïdes, des enzymes hydrolytiques, la bactériorhodopsine de la membrane de *Halobacterium salinarum*, et bien d'autres applications.

## 1. Environnements salins et hypersalins

Selon Epstein (1976), notre planète est un endroit très salé. L'eau et le sol sont deux types d'environnements biologiquement importants, dont le facteur sel agit sur la population microbienne (Edgerton et Brimblecome, 1981).

Plus de 97% de l'eau de notre planète est saline, principalement constituée d'océans et de mers. La principale source d'eau salée est donc l'eau de mer, qui représente 96,5% de l'eau totale. Les autres sources d'eau salée sont les eaux souterraines salines (0,93% de l'eau totale) et les lacs salés (0,006% de l'eau totale). Les 2,5% restants sont de l'eau douce, y compris les masses de glace, les eaux souterraines et les plans d'eau de surface. Les eaux sont considérées salées lorsque la salinité dépasse 0,3% (p/v) et sont considérées hypersalées quand elles présentent des concentrations en sels minéraux supérieures à celles de l'eau de mer (3,5%) (p/v) (Edgerton et Brimblecome, 1981).

Les environnements salins (mers et océans) et hypersalins (saumures profondes, lacs salés, marais salants, mines de sel, certains sédiments rocheux) constituent le plus grand écosystème de la Terre, et ils sont riches d'une variété d'organismes des trois domaines de la vie (Kirtel et al., 2018).

L'origine des sels, leur type et leur proportion doivent être pris en considération pour classer les milieux hypersalés en deux catégories: les thalassohalins et les athalassohalins (Gerday et Glansdorff, 2007).

### 1.1. Environnements thalassohalins

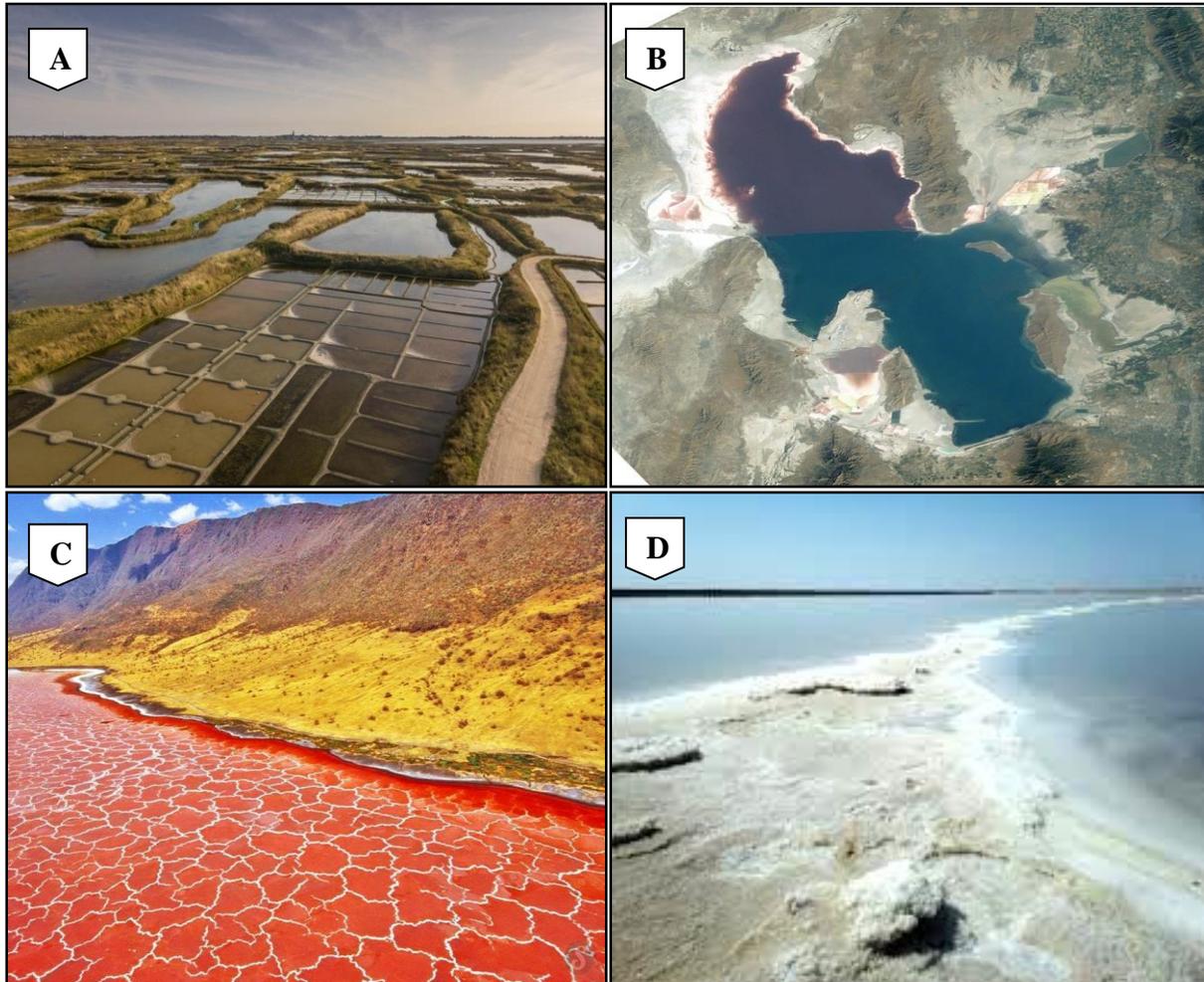
Ce sont des milieux hyper salés qui ont pour origine l'eau de mer (en grec thalasso, signifie mer) (McGenity et al., 2000). La constitution en sel de ces milieux est similaire à celle de l'eau de mer, dans laquelle les ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  sont prédominants et où le pH est soit presque neutre ou peu alcalin (Oren, 2002). Durant les premières étapes d'évaporation les thalassohalins sont principalement constitués d'ions sodium et de chlorure avec un pH variant de neutre à légèrement alcalin. Cependant, la concentration ionique change en raison de la précipitation du gypse et des minéraux associés, et cela pendant les événements d'évaporation successifs (Verma et al., 2020).

Le grand lac salé, Utah aux états unis et les marais salants (**Figure 1**) créés par de nombreux pays comme la France et l'Espagne afin de produire du sel sont représentatifs de ces milieux (Oren, 2002).

### 1.2. Environnements athalassohalins

La composition ionique de ces environnements varie considérablement de l'eau de mer, un exemple est la saumure de la mer morte qui est dominée par des cations divalents avec des concentrations en  $\text{Mg}^{2+}$  (environ 1,9 M) et  $\text{Ca}^{2+}$  (environ 0,45 M) supérieures à celles de  $\text{Na}^+$  (environ 1,6 M) et  $\text{K}^+$  (environ 0,2 M). Le sulfate est peu soluble dans ces milieux, par conséquent, les anions monovalents ( $\text{Cl}^-$  et  $\text{Br}^-$ ) représentent plus de 99,9% du total des anions (Daoud et Ben Ali, 2020).

Les solutions alcalines de saumures athalassohalines sont abondantes et sont représentées par les lacs de soude alcalins. Ces lacs sont répartis dans le monde entier. Le lac Magadi au Kenya, le lac Natron en Tanzanie. Les lacs de soude tibétaine de haute altitude en Chine et les lacs Lonar, Pangong et Sambhar en Inde. Le Mono Lake, Californie et Big Soda Lake, Nevada, USA (Oren, 2002).



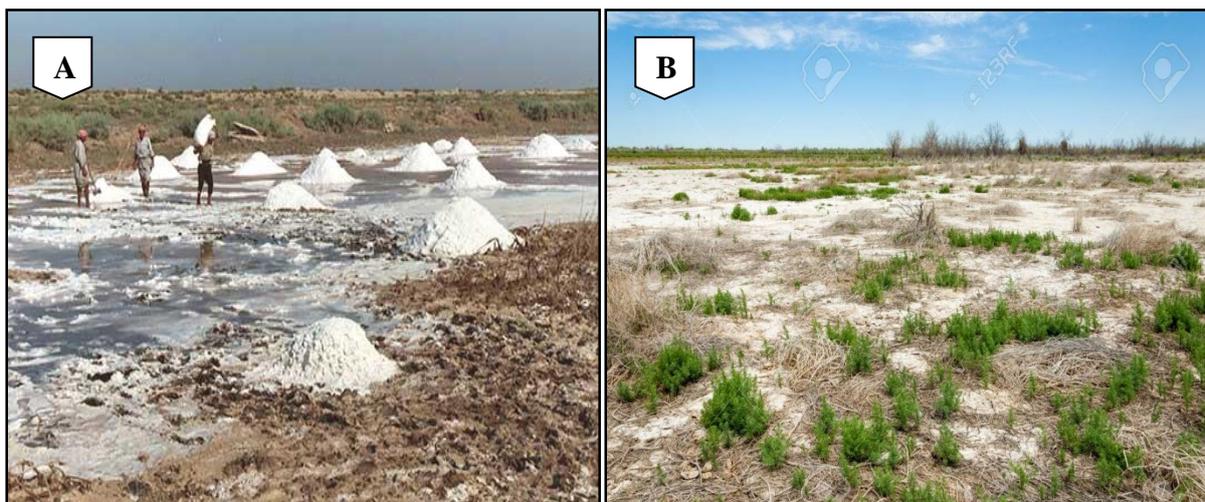
**Figure 1:** Environnements Thalassohalins: (A) Marais salants France<sup>1</sup>, (B) Grand lac salé Utah USA<sup>2</sup>; Environnements Athalassohalins: (C) Lac Natron Tanzanie<sup>3</sup>, (D) Sebkha Sidi El Hanni Tunisie<sup>4</sup>.

### 1.3.Sols salés

La salinité est définie comme étant l'accumulation de sel soluble dans une solution (sol ou eau) (Childs et Hanks, 1975). La salinité des sols est caractéristique des zones où l'évapotranspiration (l'eau transférée dans l'air à partir des plantes, du sol et d'autres surfaces) dépasse les précipitations. La salinisation des sols est donc plus courante dans les régions arides et semi-arides, ce processus peut être lié à la nature (salinisation primaire) ou à l'homme (salinisation secondaire).

Les facteurs majeurs responsables de la salinisation naturelle sont le dépôt de sels océaniques par le vent, les précipitations (eau de pluie), l'altération et le transport des roches mères. Parmi les exemples de salinisation secondaire l'irrigation et la déforestation causées par l'homme. Le défrichage et l'irrigation modifient l'équilibre hydrologique du sol. Des applications excessives d'eau peuvent provoquer une élévation de la nappe phréatique du sol, mobilisant ainsi les sels stockés vers le haut (Kirtel et *al.*, 2018).

Lorsque les sols présentent des concentrations élevées en sel, des modifications peuvent être visibles à leurs surfaces comme l'apparition de croûtes de sel blanches, le développement de taches salines, la présence de cristaux de sel et une restriction de cultures végétales (**Figure 2**), car les excès de sels dans la zone racinaire réduisent la croissance des plantes en modifiant l'absorption d'eau. Il est primordial de connaître la différence entre un sol normal et un sol salin, les sols normaux ont un pH compris entre 6,5 et 8,5 et une électroconductivité inférieure à  $4 \text{ dS.m}^{-1}$ , par contre un sol salin a un pH inférieur à 8,5 et une électroconductivité supérieure à  $4 \text{ dS.m}^{-1}$ , les cations composant ce type de sol sont le calcium et le magnésium, et les anions sont le chlorure et le sulfate qui sont sous forme soluble (Mindari et *al.*, 2015).



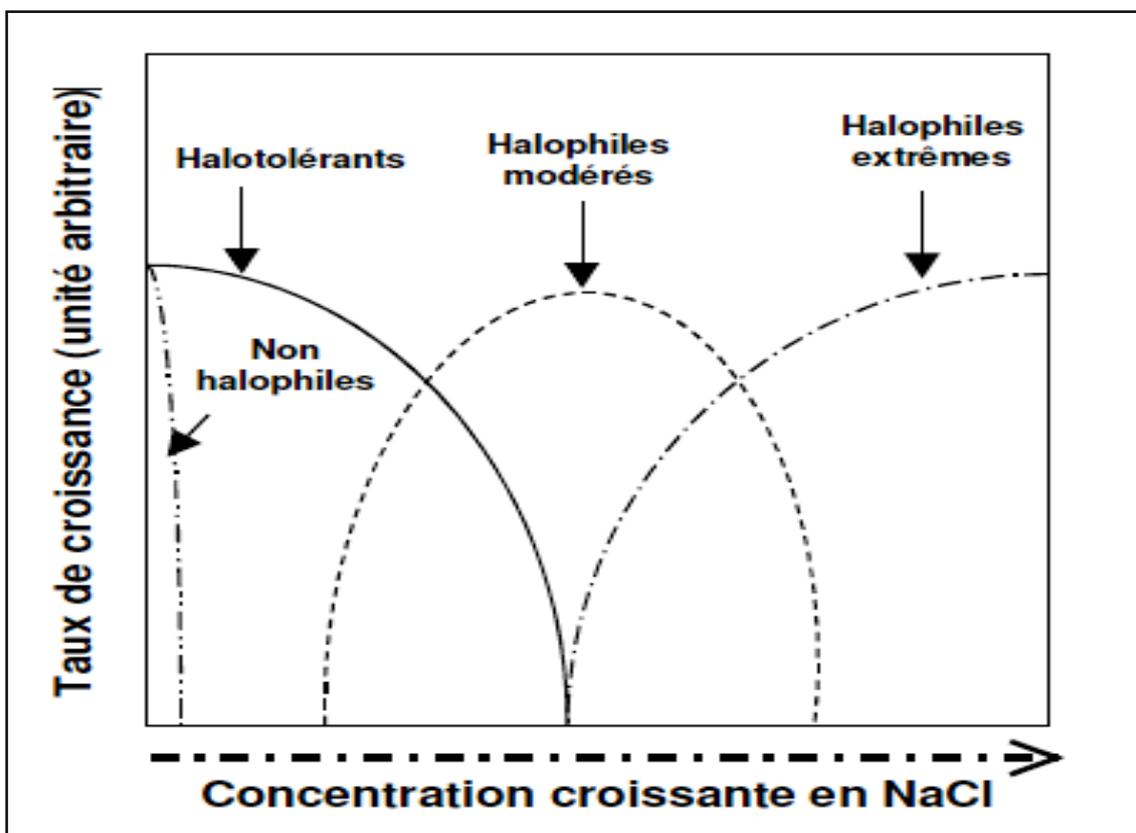
**Figure 2:** Sols salés: (A) Salinisation des terres, Sénégal<sup>5</sup>; (B) Steppe sol salin, Kazakhstan<sup>6</sup>.

## 2. Microorganismes halophiles et halotolérants

De nombreuses définitions ont été données dans la littérature pour qualifier les termes halotolérant et halophile. La distinction entre les différents types a été faite en se basant sur les seuils de concentrations de sels requises ou tolérantes. Le terme « halophile » désigne les bactéries nécessitant la présence de sel (NaCl) dans le milieu pour leur croissance. En revanche, le terme "halotolérant" signifie que les bactéries tolèrent différentes concentrations en sel durant leur croissance. Les bactéries nécessitant moins de 1% (p/v) de sel pour une croissance optimale ne sont pas considérées comme halophiles.

Plusieurs classifications basées sur les besoins et les tolérances au sel des halophiles peuvent être rencontrées, car il existe une variété de concentrations qui influencent la croissance microbienne, pouvant être ainsi optimales pour certains ou minimales voir maximales pour d'autres (Oren, 2002). Donner alors une définition par un intervalle précis de ce qu'est un halophile est impossible (Oren, 2008).

En 1962, Larsen a défini 3 catégories de bactéries halophiles (**Figure 3**) qui sont: les faiblement halophiles qui ont une croissance optimale dans des milieux ayant une concentration en sel allant de 1 à 6% (p/v), les bactéries halophiles modérées de 3 à 15% (p/v) de sel et les bactéries halophiles extrêmes de 15 à 30% (p/v) de sel. Par ailleurs, les bactéries halotolérantes acceptent des concentrations modérées en sels mais non obligatoires pour leur croissance.



**Figure 3:** Différents groupes de microorganismes halophiles (Larsen, 1962).

## Synthèse bibliographique

---

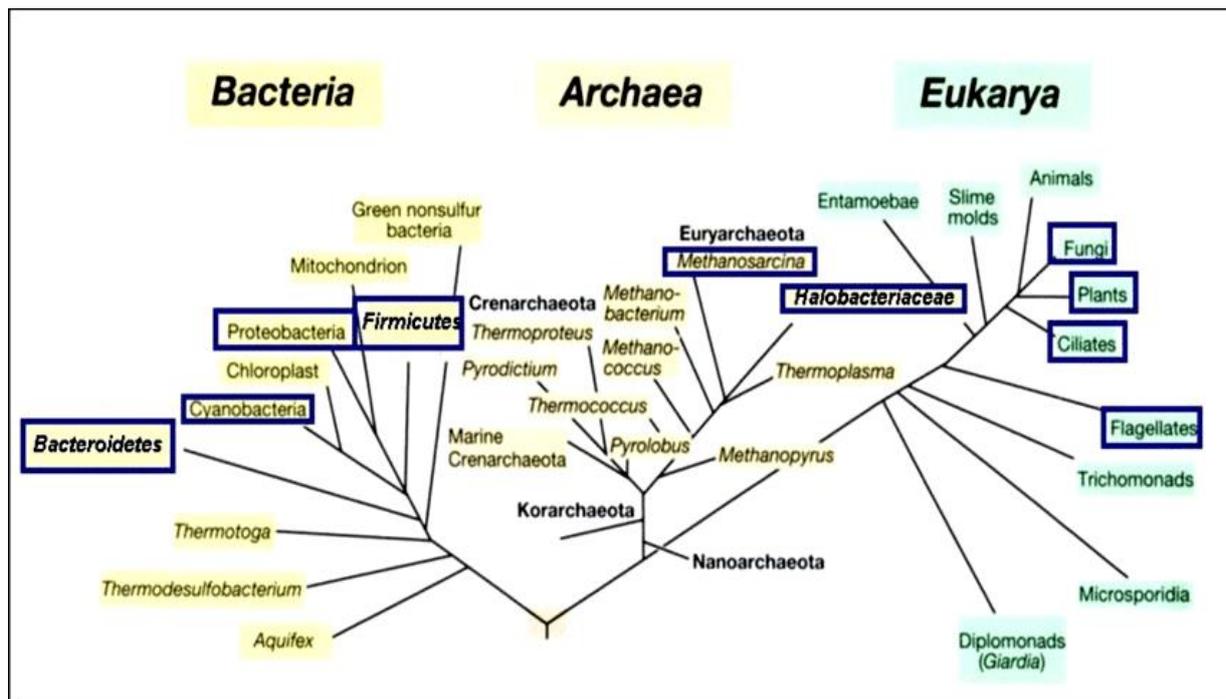
Mais actuellement, la classification la plus rencontrée et la plus utilisée est celle de Kushner et Kamekura (1988) qui ont défini 5 groupes de microorganismes halophiles (**Tableau I**) qui sont classés selon leurs exigences en sel pour une croissance optimale.

**Tableau I:** Classification de microorganismes halophiles basée sur la tolérance au sel (Kushner et Kamekura, 1988)

Catégorie	Nom	Tolérance au sel (NaCl)
1	Non halophiles	0,2 M (approx. 1%)
2	Halophiles légers	0,2-0,5 M (approx. 1%-3%)
3	Halophiles modérés	0,5-2,5 M (approx. 3%-15%)
4	Halophiles à bord extrêmes	1,5-4,0 M (approx. 9%-23%)
5	Halophiles extrêmes	2,5-5,2 M (approx. 15%-32%)

## 3. Diversité phylogénétique des halophiles

Les environnements hypersalins sont caractérisés par une diversité phylogénétique importante appartenant aux trois domaines de la vie (**Figure 4**) (Oren, 2002). Ces milieux sont dominés par les organismes du domaine *Prokaryota* comme les archées et les bactéries par contre les eucaryotes sont moins rencontrés que les procaryotes. Cependant, on note certains organismes comme les champignons photosynthétiques, les protistes, les hétérotrophes et les crustacés qui sont observés fréquemment dans les habitats halophiles. Dans les milieux hypersalins, on compte aussi les virus qui jouent un rôle dans la dynamique des populations (Singh et *al.*, 2019).



**Figure 4:** Arbre phylogénétique universel issu d'une analyse comparative de séquences de gènes ribosomiaux. Les groupes phylogénétiques contenant des membres halophiles et halotolérants sont encadrés en bleu (Oren, 2008).

L'arbre phylogénétique comprend une gamme large de microorganismes appartenant à des genres, familles et ordres variés avec des besoins et une tolérance en sel qui diffèrent, les organismes halophiles et non halophiles y sont retrouvés ensemble. Certains groupes sont composés uniquement d'halophiles comme l'ordre des *Halobacteriales*, la famille *Halobacteriaceae* (*Euryarchaeota*) et les bactéries fermentatives anaérobies de l'ordre *Halanaerobiales* (*Firmicutes*), d'autres presque exclusivement comme la famille *Halomonadaceae* (*Gammaproteobacteria*) (Oren, 2008). Il existe certains organismes vivants qui sont considérés comme des halophiles de référence comme les archées halophiles aérobies de l'ordre des *Halobacteriales*, famille *Halobacteriaceae*. Elles représentent la biomasse principale d'une variété d'environnements comme la mer Morte, les lacs de soude hypersalins (le lac Magadi au Kenya) et les étangs cristallisants de saltern (Oren, 2002).

### 3.1. Eucaryotes halophiles

L'étude de la présence et de la distribution des microorganismes eucaryotes dans des environnements à fortes concentrations en sel, et leur adaptation physiologique à ce type de milieux est tristement négligée (Oren, 2008).

Les organismes halophiles sont rarement retrouvés dans le domaine *Eucaryota*. Parmi les microorganismes eucaryotes halophiles les plus importants, on retrouve la seule et unique algue verte *Dunaliella* qui est omniprésente dans les environnements à fortes concentrations en sel. Cette algue est retrouvée dans la mer Morte, dans les étangs hypersalins et de nombreux lacs, dans lesquels elle est le principal ou le seul producteur primaire de ces différents milieux. *Dunaliella* est considérée comme étant organisme halotolérant plutôt qu'halophile, différentes espèces existent et certaines synthétisent de grandes quantités de bêta-carotène dans des conditions appropriées. La plupart des souches peuvent croître sur une large gamme de concentrations en sel (Oren, 2002).

Au sein des champignons, on retrouve également un certain nombre de représentant, qui selon tous les critères sont de vrais halophiles, à la fois par leur exigence absolue en sel élevé, et par leur capacité à atteindre des concentrations en sel approchant la saturation. Parmi les exemples on retrouve le champignon *Trimmatostroma salinum* et la levure noire *Hortaea werneckii*, qui sont présents dans les saumures salines et d'autres environnements hypersalins.

D'autres organismes vivants sont aussi retrouvés comme les protozoaires flagellés, ciliés et amiboïdes. Ces organismes vivent dans des environnements à fortes concentrations en sel. Les nanoflagellés hétérotrophes véritablement halophiles ont été aussi étudiés récemment. Différents types de flagellés halophiles ont été retrouvés dans les mares salines coréennes et deux espèces ont jusqu'à présent été caractérisées en profondeur.

Parmi les exemples, on retrouve *Pleurostomum flabellatum* isolé d'un étang salin de 313 g/L de sel et *Halocafetaria seosinensis* un autre nanoflagellé bactériovore hétérotrophique isolé à partir d'un étang salin de 300 g/L (Oren, 2008).

### 3.2. Archaea halophiles

À la fin des années 1970, le biologiste Carl Woese a découvert certains microorganismes inconnus auparavant qu'il nomma les archéobactéries. Aujourd'hui, désignés sous le nom d'*Archaea*, ces organismes constituent l'un des trois domaines de l'arbre de vie, avec les bactéries et les eucaryotes. Les archées les plus identifiées sont extrémophiles. Beaucoup sont thermophiles, acidophiles ou halophiles (Leigh et Whitman, 2013).

Les archées halophiles sont des microorganismes qui possèdent une certaine diversité phylogénétique (Andrei et al., 2012). Ils habitent les environnements les plus salins de la planète et ne sont pas seuls. Ils partagent cet habitat avec des bactéries, des champignons et des algues (Leigh et al., 2011), mais dans ces milieux à fortes salinités, ils sont considérés comme les principaux composants de la communauté microbienne.

En plus de leur diversité phylogénétique, on trouve aussi une diversité métabolique, c'est à dire des besoins nutritionnels variés, comme la source de carbone dégradée (hydrocarbures et composés aromatiques) et des voies métaboliques diverses (Andrei et *al.*, 2012).

Toutes les archées halophiles sont des membres du phylum *Euryarchaeota* (Leigh et *al.*, 2011), on trouve ainsi un groupe important et métaboliquement diversifié de procaryotes, celui de la classe des halobactéries (*Halobacteria*), qui dépendent strictement de la présence de fortes concentrations en sel bien au-dessus de celle de l'eau de mer.

En effet, les environnements hyper salins avec des concentrations en sel atteignant la saturation sont habités par des archées halophiles de la classe des halobactéries, et ces microorganismes pigmentés sont souvent présents en nombre élevé pour colorer en rouge les eaux des lacs salés (Oren, 2019). Les membres de cette classe sont principalement aérobies et sont souvent appelés *Haloarchaea* (Andrei et *al.*, 2012) mais il existe certains représentants qui préfèrent se développer en anaérobiose.

Les archées aérobies halophiles croient dans des milieux tels que les saumures naturelles, les lacs salés alcalins, et les roches salées, qui sont des environnements avec des concentrations en sel approchant la saturation (Andrei et *al.*, 2012).

Récemment, une classification est apparue en 2018 a subdivisé cette classe en trois ordres: les *Halobacteriales*, les *Natrialbales* et les *Haloferacales*, avec ainsi six familles: les *Halobacteriaceae*, les *Haloarcuaceae*, les *Halococcaceae* (ordre *Halobacteriales*), les *Haloferacaceae* et les *Halorubraceae* (ordre *Haloferacales*), et les *Natrialbaceae* (ordre *Natrialbales*), et au total 59 genres et 246 espèces. Avant 2015 *Halobacteria* été représentée par un seul ordre celui des *Halobacteriales* et une seule famille celle des *Halobacteriaceae*.

Des halophiles sont également rencontrés dans deux autres lignées d'*Euryarchaeota*: la famille des *Methanosarcinaceae* méthanogènes et les *Nanohaloarchaea* (Oren, 2019).

les méthanogènes comprennent cinq ordres de l'*Euryarchaeota*: *Methanococcales*, *Methanosarcinales*, *Methanobacteriales*, *Methanomicrobiales* et *Methanopyrales* (Leigh et *al.*, 2011).

Certaines espèces halophiles méthanogènes faisant parti du phylum *Euryarchaeota* sont capables de se développer dans des milieux où la concentration en sel est proche de la saturation. La majorité des espèces halophiles connues sont classées dans l'ordre des *Methanosarcinales*, famille des *Methanosarcinaceae*. Les halophiles modérés et extrêmes se trouvent dans les genres *Methanohalobium*, *Methanohalophilus*, *Methanosalsum* et *Methanocalculus*, tous étant des anaérobies stricts (Andrei et *al.*, 2012).

Des études métagénomiques ont récemment révélé l'existence d'un groupe supplémentaire d'*Archaea* extrêmement halophiles avec de très petites cellules mesurant environ 0,6 µm de diamètre, appartenant à la classe *Nanohaloarchaea*. D'après l'analyse de leurs génomes, ces *Nanohaloarchaea* sont probablement photohétérotrophes et aérobies (Oren, 2019).

### 3.3. Bactéries halophiles

Le domaine des *Bacteria* regroupe la plus grande diversité des halophiles, la plupart étant halophiles modérés plutôt qu'extrêmes. Ces microorganismes aérobies, hétérotrophes, forment un groupe phylogénétique très hétérogène. Ils sont inclus dans 8 phyla: *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Actinobacteria*, *Spirochaetes*, *Bacteroidetes*, *Thermotogae*, *Cyanobacteria* et *Tenericutes*.

#### 3.3.1. Phylum *Proteobacteria*

Le phylum *Proteobacteria* a été proposé par Garrity et al. (2005) sur la base de l'analyse phylogénétique des séquences du gène codant l'ARNr 16S. Ce phylum contient 5 classes différentes de bactéries à Gram négatif: *Alphaproteobacteria*, *Betaproteobacteria*, *Gammaproteobacteria*, *Deltaproteobacteria* et *Epsilonproteobacteria* (Brenner et al., 2005). Les microorganismes appartenant à ce phylum sont très ubiquitaires et hétérogènes, avec des propriétés physiologiques diverses. Ils peuvent être isolés de divers environnements comprenant des habitats marins, hypersalins, alcalins et acides. À l'exception de la classe des bêtaprotéobactéries, toutes les autres classes comprennent des bactéries halophiles.

La famille des *Halomonadaceae* de la classe *Gammaproteobacteria* contient le nombre le plus important d'espèces halophiles modérées. Ces dernières ont été isolées de plusieurs habitats différents, à savoir, les lacs hypersalins et/ou alcalins, sols salins, environnements hydrothermiques, gisements de pétrole, etc. (Kim et al., 2010). Cette famille comprend également trois genres de bactéries halophiles extrêmes apigmentées (Maturrano, 2006) dont une des espèces a été isolée de la Sebkhia Ezzemoul en Algérie (Kharroub et al., 2006).

La famille des *Alteromonadaceae* inclut des protéobactéries halophiles modérées. Le genre *Marinobacter* est le plus important dans cette famille (Ivanova et Mikhailov, 2001).

#### 3.3.2. Phylum *Firmicutes*

Ce phylum contient un groupe très hétérogène de microorganismes inclus dans les classes suivantes *Bacilli*, *Clostridia*, *Erysipelotrichi*, *Thermolithobacteria* (Ludwig et al., 2008). Les membres de ce phylum sont très diversifiés morphologiquement et physiologiquement. Ils ont la capacité de se développer dans divers milieux tels que les milieux salins et hypersalins.

Les classes *Bacilli* et *Clostridia* de ce phylum contiennent respectivement trois et deux familles avec un grand nombre d'espèces halophiles isolées de divers environnements salins et hypersalins.

La famille *Bacillaceae*, appartenant à l'ordre *Bacillales*, est la plus importante avec 21 genres qui comprennent des espèces halophiles obligatoires dont *Halobacillus* considéré comme le genre le plus important de cette famille. La plupart des études physiologiques réalisées sur ce genre a été focalisée sur l'espèce type, *Halobacillus halophilus*.

Plusieurs approches ont démontré l'importance du chlorure non seulement pour la croissance de cette bactérie mais également pour la motilité et la synthèse flagellaire, la germination des endospores, la régulation d'une variété de protéines et de l'osmoprotecteur glycine bêtaïne (Dohrmann et Müller, 1999; Roebler et al., 2000).

### 3.3.3. Phylum *Actinobacteria*

Le phylum *Actinobacteria* est divisé en six classes: *Actinobacteria*, *Acidimicrobiia*, *Coriobacteriia*, *Nitriliruptoria*, *Rubrobacteria* et *Thermoleophilia*. La classe *Actinobacteria* comprend 43 familles des 53 présentes dans le phylum, alors que les cinq autres classes ne contiennent ensemble que 10 familles (Ait Barka et al., 2015).

La première souche d'actinobactérie halophile extrême a été isolée fortuitement par Gochner en 1975, à partir d'une contamination d'une culture d'halobactériesensemencée sur un milieu à 25% de NaCl et fut nommée *Actinopolyspora halophila*. Depuis cette date, une diversité phylogénique des actinobactéries halophiles a été décrite et classée dans diverses familles et divers genres (Goodfellow et al., 2012).

### 3.3.4. Phylum *Spirochaetes*

Le phylum des *Spirochètes* comprend certaines espèces halophiles modérées, on peut citer les espèces: *Spirochaeta halophila* isolée à partir de lacs hypersalés et les espèces haloalcaliphiles *Spirochaeta africana* et *Spirochaeta alkalica*, tous deux isolées de sédiments de la saumure du lac Magadi, au Kenya, et *Spirochaeta asiatica* à partir de sédiments de boue saturés de sulfures du lac alcalin Khatyn à Touva, Asie centrale (Leschine et Paster, 2015).

### 3.3.5. Phylum *Bacteroidetes*

Le phylum *Bacteroidetes* est composé de quatre classes, *Bacteroidia*, *Cytophagie*, *Flavobacteriia* et *Sphingobacteria* (Krieg et al., 2010). Tous comprennent des espèces bactériennes halophiles faibles et modérées et uniquement quatre espèces halophiles extrêmes aérobies et pigmentées: *Salinibacter ruber*, *Alinibacter iranicus*, *Salinibacter luteum* et *Salisaeta longa*.

### 3.3.6. Phylum *Thermotogae*

Le phylum *Thermotogae* est composé de la classe *Thermotogae*, qui n'a qu'un seul ordre, *Thermotogales*. Les membres de cet ordre sont anaérobies. Ils sont reconnus comme les habitants des réservoirs d'huiles chaudes et profonds situés dans des écosystèmes marins ou continentaux (Magot et al., 2000). L'ordre *Thermotogales* est composé d'une seule famille *Thermotogaceae*, qui possède plusieurs genres, un seul genre comprend une espèce modérément halophile: l'espèce *Petrotoga halophila* a été isolée d'un puits de pétrole au Congo, en Afrique de l'Ouest, et pousse en présence de 4–9% de NaCl, avec un optimum de 4–6% de NaCl (Miranda-Tello et al., 2007).

### 3.3.7. Phylum *Cyanobacteria*

Les cyanobactéries, également appelées algues bleu-vert, bactéries bleu-vert ou *Cyanophyta*, ont été retrouvées dans divers habitats aquatiques, y compris les milieux marins, les eaux douces, les sources chaudes, les environnements hypersalins et glace (Castenholz, 2001).

La classification taxonomique des cyanobactéries est déroutante en raison des systèmes de nomenclature double: bactériologique et botanique. Les deux codes sont souvent utilisés sans coïncidences avec des prescriptions différentes. Le résultat est que seuls quelques taxons cyanobactériens peuvent être considérés comme «Valablement décrits» (Oren, 2004). En vertu du code bactériologique (révision de 1990), les noms de six genres: *Halospirulina*, *Planktothricoides*, *Prochlorococcus*, *Prochloron*, *Prochlorothrix* et *Rubidibacter* sont actuellement publiés valablement (Oren, 2004).

Au sein de ces genres, les espèces *Rubidibacter lacuna* et *Prochlorococcus marinus* ont été isolées de l'eau de mer, de la lagune de Chuuk, Micronésie et la mer des Sargasses, respectivement. *Halospirulina tapeticola* pourrait être considérée comme halophile modérée, cette espèce appartient au genre *Oscillatoriales* a été isolée d'un lac hypersalé sur la côte pacifique de Baja, Californie, Mexique. Cette cyanobactérie est capable de croître à des concentrations en sel comprises entre 3% et 20%, mais pas en eau douce (Nübel et al., 2000).

### 3.3.8. Phylum *Tenericutes*

Ce phylum comprend la classe des *Mollicutes* qui était auparavant classé dans le phylum *Firmicutes* (Schleifer, 2009). Seule une espèce modérément halophile a été décrite associée aux *Mollicutes*. Antunes et al. (2008) ont décrit une bactérie isolée de l'interface saumure-sédiment anoxique hypersalin du Shaban Deep, Mer Rouge. Phylogénétiquement, elle représente une lignée nouvelle et distincte au sein du domaine Bactérie. Cependant, elle était équidistante des taxons appartenant aux phyla *Firmicutes* et *Tenericutes*. L'espèce partage plusieurs caractéristiques morphologiques avec les espèces *Mollicutes*, mais son positionnement phylogénétique pourrait plaider en faveur de la proposition d'un taxon de haut niveau pour bactérie, peut-être au niveau du phylum. Cependant, comme elle est actuellement représentée par une seule espèce, elle a été placée sur le nouvel ordre *Haloplasmales*, famille *Haloplasmataceae*, en tant que nouvelle espèce désignée *Haloplasma contractile*. C'est une espèce modérément halophile, capable de croître en présence de NaCl avec des concentrations comprises entre 1,5% et 18%, et une croissance optimale à une concentration de 8% (Antunes et al., 2008).

### 4. Stratégies d'osmoadaptation

L'intégrité des microorganismes halophiles et halotolérants en milieu salin exige le maintien d'un équilibre osmotique entre le cytoplasme et le milieu environnant. Pour ce faire, ces microorganismes ont développé deux stratégies d'osmoadaptation: le type halobactérien ou KCl et le type soluté compatible ou osmolyte organique.

#### 4.1. Accumulation de KCl

Ce premier mécanisme découvert est typique pour les *Halobacteriaceae*, il consiste en l'accumulation de  $K^+$  et  $Cl^-$  pour maintenir l'équilibre osmotique. Les microorganismes utilisant la stratégie KCl sont les *Halobactéries*, les anaérobies eubactériens fermentant et ou acétogènes (*Halobacteroides*, *Sporohalobacter*, *Acetohalobium*) et les réducteurs de sulfate comme *Desulfohalobium retbaense* (Galinski et truper, 1994). Le but de cette stratégie est d'atteindre une pression osmotique élevée dans le cytoplasme tout en maintenant la concentration de  $Na^+$  faible. L'exclusion du  $Na^+$  du cytoplasme se fait grâce à un antiport  $Na^+/H^+$ , localisé au niveau de la membrane cytoplasmique (Oren, 2001). Ainsi, la concentration en sels intracellulaires (KCl) est considérée comme un agent osmorégulateur (Kushner, 1985).

Cette stratégie à haute teneur en sel est énergétiquement moins coûteuse pour la cellule que la biosynthèse de grandes quantités de solutés osmotiques organiques (Oren, 2008), et nécessite l'adaptation de la machinerie enzymatique intracellulaire, telles que les protéines qui doivent maintenir leur conformation propre ainsi que leur activité à des concentrations saturantes en sel. Le protéome de tels organismes est hautement acide et la plupart des protéines se dénaturent lorsqu'elles sont en suspension dans des concentrations faibles en sel. De tels microorganismes sont généralement incapables de survivre dans des milieux de culture à faibles concentrations en NaCl (Oren, 1999).

#### 4.2. Accumulation de solutés compatibles

Cette stratégie consiste à exclure le sel du cytoplasme, et à accumuler des solutés organiques pour assurer l'équilibre osmotique. Les composés portent le nom de solutés compatibles en raison de leur compatibilité avec le métabolisme cellulaire à des concentrations élevées en sel (Galinski, 1995).

Les solutés compatibles sont des osmolytes organiques qui s'accumulent dans le cytoplasme responsables de l'équilibre osmotique et en même temps compatibles avec le métabolisme des cellules, et sont avérés être des stabilisants efficaces des enzymes, offrant une protection contre la salinité et les températures élevées (Galinski et truper, 1994), comme par exemple la glycine, la bétaine et l'ectoïne agissent comme agents protecteurs contre le stress salin, stabilisateurs d'enzymes, d'acides nucléiques ainsi que des parois cellulaires (Canovas et al., 2000).

Cette stratégie est largement utilisée dans les trois domaines de la vie et nécessite des adaptations beaucoup moins profondes de la machinerie enzymatique intracellulaire que l'accumulation de KCl. Cependant, la production de tels solutés est coûteuse en énergie. L'algue *Dunaliella* peut contenir des concentrations molaires intracellulaires en glycérol élevées. Les bactéries semblent largement utiliser l'ectoïne (synthétisée par une grande variété de bactéries) et la glycine bêtaïne (synthétisée presque exclusivement par des procaryotes photosynthétiques, mais accumulée à partir du milieu par de nombreuses bactéries hétérotrophes). Des solutés osmotiques organiques tels que le 2-sulfotrèhalose, ont également été détectés dans le domaine *Archaea* (Oren, 2002).

### 5. Biotechnologie des halophiles

Les microorganismes halophiles ont la capacité de produire une grande variété de molécules biologiques stables et uniques, qui peuvent être utiles pour des applications pratiques. Divers mécanismes de réponse des halophiles dans des conditions de salinité élevée provoquent la production de diverses biomolécules d'intérêt.

Les procédés les plus connus en biotechnologie impliquant des halophiles sont la production commerciale de  $\beta$ -carotène par des souches de l'algue verte unicellulaire *Dunaliella* et la production d'ectoïne, synthétisée par de nombreuses bactéries moyennement halophiles (Oren, 2010).

Beaucoup d'autres procédés biotechnologiques exécutés par les halophiles et leurs biomolécules peuvent avoir des applications (potentielles et actuelles) telles que: l'utilisation de microorganismes halophiles et de leurs enzymes pour catalyser des réactions dans des milieux à haute teneur en sel, et l'utilisation potentiel de bactériorhodopsine présente au niveau de la membrane de *Halobacterium salinarum* (Oren, 2010).

#### 5.1. Enzymes

Les enzymes catalysent des réactions avec une grande précision dans des conditions physico-chimiques optimales, Elles agissent en abaissant l'énergie d'activation d'une réaction chimique, ce qui accroît la vitesse de réaction, donnant ainsi des produits de réaction à partir de molécules initiales les substrats. Cependant, la plupart des processus industriels se déroulent à des niveaux spécifiques de force ionique, de température et de pH. Pour cette raison, certaines des enzymes employées dans l'industrie ne peuvent pas offrir leurs activités optimales sous les niveaux de force ionique, de température et de pH utilisés (Enache et Kamekura, 2010).

Les enzymes produites par les microorganismes halophiles et halotolérants sont naturellement stables et fonctionnelles à des concentrations élevées en sel. Leur utilisation dans des applications industrielles ne se limite pas uniquement à cette particularité, car elles sont généralement tolérantes aux températures élevées et stables en présence de solvants organiques. Elles offrent ainsi plusieurs avantages dans des applications biotechnologiques comme dans la transformation des aliments, la bioremédiation et dans les processus de biosynthèse (De Lourdes Moreno et *al.*, 2013).

Une particularité à noter est leur résistance aux environnements à faible activité d'eau. Un exemple de ces milieux sont les solvants organiques (DasSarma et Arora, 2002) qui sont souvent utilisés en industrie. Des études ont montré que les enzymes halophiles ont une activité importante au sein de ces milieux, et peuvent être ainsi utilisées comme biocatalyseurs (Dassarma et *al.*, 2010). Cela s'explique par le fait qu'elles maintiennent leur conformation dans un milieu à faible activité d'eau, contrairement aux autres enzymes qui connaissent un changement tridimensionnel affectant leur activité catalytique en raison de l'hydratation réduite (De Lourdes Moreno et *al.*, 2013).

En général, les protéines halophiles ont des caractéristiques différentielles telles qu'une teneur élevée en acides aminés à la surface, une faible teneur en lysine et une faible hydrophobicité. Les caractéristiques et généralités de certaines enzymes halophiles telles que les amylases, les protéases, les lipases et d'autres hydrolases sont présentées ci-dessous.

### 5.1.1. Protéases

Les protéases sont des enzymes qui dégradent les liaisons peptidiques des protéines, elles sont classées en fonction du milieu optimale où elles opèrent: en protéases acides, neutres et alcalines. Ces enzymes peuvent être obtenues à partir de plantes, d'animaux et de microorganismes. Les protéases halophiles possèdent une activité stable à haute température et une force ionique en présence de solvants organiques (Raval et al., 2015). Certaines protéases ont des utilisations potentielles dans les détergents, l'industrie pharmaceutique, les processus de bioremédiation et les industries alimentaires (Mohammadipanah et al., 2015).

La stabilité aux solvants organiques par différentes protéases a été étudiée, comme la tolérance de la protéase de *Halobacillus blutaparonensis* M9 à l'éther, à l'isooctane et au cyclohexane et la tolérance de *Geomicrobium* sp. EMB2 à l'éthanol, au benzène, au cyclohexane et à l'heptane (Karan et al., 2011). Dans les industries alimentaires, les protéases jouent un rôle dans les processus de fermentation pour produire des composés avec des caractéristiques spécifiques de saveur et d'arôme. Des protéases ont également été utilisées dans la préparation de sauce de poisson, dans le prétraitement du cuir dans l'industrie du tannage et dans la formulation de produits diététiques thérapeutiques (Raval et al., 2015).

Ouelhadj et al. (2020) ont identifié une nouvelle sérine alcaline protéase (SAPG) à partir de *Gracilibacillus boraciitolerans* LO15, une espèce bactérienne halotolérante de la famille des *Bacillaceae*, isolée à partir de sédiments marins inexplorés au lac Oubeïra, en Algérie. Les résultats des recherches effectuées ont démontrés que cette nouvelle protéase à un fort potentiel pour la synthèse peptidique et peut être utilisée comme composant dans les détergents. L'étude a aussi révélé que l'enzyme est fonctionnelle à température et à pH élevés (des températures comprises entre 40 et 90°C et à pH 11).

Nous pouvons aussi citer les travaux de Mechri et al. (2019) qui ont consisté en l'identification d'une nouvelle serine alcaline peptidase (SAPV) de *Virgibacillus natechei* FarD<sup>T</sup>, une nouvelle espèce de la famille des *Bacillaceae*, isolée à partir de Sebkhia de Taghit, au sud-ouest de l'Algérie. Aucune recherche enzymatique concernant cette nouvelle espèce n'a été faite auparavant. Les travaux de Mechri et al. ont donc consisté en la purification, la caractérisation et l'étude de l'applicabilité biotechnologique de cette nouvelle enzyme, fonctionnelle à température et pH élevés, et favorable pour la synthèse de peptides et la formulation de détergents à lessive.

### 5.1.2. Amylases

Les amylases sont des enzymes hydrolytiques de la classe des glycosidases (EC 3.2.1) qui catalysent la dégradation de polysaccharides. Elles sont généralement connues pour leur implication dans la dégradation de l'amidon et du glycogène, en agissant sur les liaisons  $\alpha(1-4)$  et  $\alpha(1-6)$ -glucosidiques de ces derniers. Elles dégradent l'amidon en une variété de produits tels que les dextrans. Les amylases font partie de l'une des enzymes les plus rencontrées dans les procédés industriels. Elles sont continuellement utilisées dans diverses industries comme l'industrie alimentaire, détergents, textiles, biocarburants et la production d'alcool (Aggarwal et al., 2019).

Ces enzymes possèdent un certain nombre d'avantages, notamment un rendement plus élevé, une spécificité, un meilleur contrôle de l'amylolyse, la stabilité des produits générés, et une amélioration de l'économie. De plus, elles tolèrent des températures élevées, réduisant ainsi les risques de contamination et de réactions indésirables (Singh et al., 2019). On retrouve ainsi les amylases halophiles qui ont une stabilité plus élevée dans des conditions défavorables et sont donc plus intéressantes pour des applications industrielles telles que le traitement des eaux usées contenant des sels et des résidus d'amidon, des additifs dans les détergents à lessive et l'hydrolyse de l'amidon (Liu et al., 2019).

Les amylases halophiles ont été isolées à partir de microorganismes halophiles modérés tels que *Halomonas meridiana*, et de microorganismes halophiles extrêmes comme *Haloarcula hispanica* et *Natronococcus amylolyticus* (DasSarma et al., 2010). D'autres produites par des *Halobacteria* comme *Chromohalobacter* sp., *Halobacillus* sp., *Halothermothrix orenii*, *Micrococcus halobitus* et *Streptomyces* sp. (Liu et al., 2019). Les plus courantes sont les cyclomaltodextrinases (EC 3.2.1.54) utilisées pour l'hydrolyse de l'amidon. Une amylase halophile isolée du genre *Streptomyces* est active en présence de détergents commerciaux, et peut donc être utilisée comme additif dans les détergents à lessive (Yin et al., 2014).

### 5.1.3. Xylanases

Le xylane est le deuxième polysaccharide naturel le plus abondant après le xyloglucane (Uday et al., 2017). Il constitue le composant principal de l'hémicellulose, un complexe d'hydrates de carbone polymériques comprenant le xylane et d'autres sucres. L'hémicellulose, la cellulose et la lignine (un composé polyphénolique complexe) forment les principaux constituants polymères des parois cellulaires végétales (Collins et al., 2005).

Les xylanases (E.C 3.2.1.8) sont un groupe d'enzymes glycosides hydrolases qui dégradent le xylane. Elles hydrolysent les liaisons  $\beta-1,4$ -glycosidiques présentes dans la structure du xylane en de courts xylooligosaccharides qui sont en outre hydrolysés en d-xylose par la  $\beta-1,4$ -xylosidases (Biely et al., 1997).

Des xylanases ont été caractérisées à partir de certains microorganismes halophiles, comme l'archée halophile extrême *Halorhabdus utahensis* isolée des sédiments du Great Salt Lake, Utah, USA (Waino et Ingvorsen, 2002), la souche bactérienne *Chromohalobacter* sp. TPSV101 isolée d'un étang salé en Inde (Prakash et al., 2012), et la bactérie *Bacillus subtilis* cho40 également isolée en Inde de l'île de Choroa (Khandeparker et al., 2011).

Ces enzymes ont montré un potentiel d'application important dans un certain nombre de procédés, dans les industries des aliments, des biocarburants et du textile. On considère que l'application la plus importante des xylanases est dans l'industrie du papier (Sha et al., 2020).

Dans l'industrie pharmaceutique et chimique, les xylanases sont parfois ajoutées avec d'autres enzymes (hémicellulases, protéases et autres) comme complément alimentaire ou pour traiter une mauvaise digestion, mais peu de médicaments sont rencontrés sous cette forme.

Dans la production de biocarburants comme l'éthanol, la conversion de biomasse lignocellulosique par le mélange de la xylanase avec d'autres enzymes hydrolytiques est bien réalisable. Le processus consiste en la délignification de la biomasse végétale et l'hydrolyse de la cellulose et de l'hémicellulose en monosaccharides. On utilise alors d'autres enzymes autre que la xylanase comme la  $\beta$ -glucosidases et la  $\beta$ -xylosidases (Bajpai, 2014).

### 5.1.4. Cellulases

Les cellulases se réfèrent à une classe d'enzymes qui catalysent l'hydrolyse des liaisons  $\beta$ -1,4 des glucanes, produisant des polysaccharides et oligosaccharides plus courts ou des monosaccharides tels que le bêta-glucose.

Les cellulases sont principalement utilisées dans l'industrie textile pour le bioblanchiment des tissus, aussi bien que dans les détergents de blanchisserie pour ramollir les tissus (Aygan et Arikan, 2008). L'intérêt aux cellulases augmente également dans la production du bioéthanol comme les enzymes qui sont employées pour hydrolyser les matériaux cellulosiques prétraités pour les sucres fermentescibles (Wang et al., 2009). Actuellement, des cellulases halophiles dérivées de *Bacillus* sp. et de *Salinivibrio* sp. ont été caractérisées. Elles sont thermostables et également stables à l'alcalinité et à la salinité ce qui fait d'elles des candidats idéaux pour différentes applications industrielles (Aygan et al., 2008).

Ces enzymes ont été utilisées pour la saccharification de lignocelluloses traitées par liquide ionique. Les recherches ont montré que la production de cellulases halophiles est affectée positivement par la présence de NaCl (2,5 M) ou KCl (3 M) (Zhang et al., 2012).

### 5.1.5. Lipases et estérases

Les enzymes lipolytiques peuvent être divisées en deux catégories en fonction de la nature du substrat transformé: les lipases (triacyl glycerol hydrolase, E.C. 3.1.1.3) et les estérases (carboxylestérase, E.C. 3.1.1.1).

Les lipases sont des carboxylestérases qui catalysent l'hydrolyse et la synthèse d'acylglycérols à longues chaînes, c'est à dire qu'ils contiennent plus de dix atomes de carbone, alors que les estérases catalysent l'hydrolyse de glycéroesters à courtes chaînes (chaîne contenant moins de 10 carbones). Il est à noter que parfois les lipases possèdent aussi une activité estérase, mais que l'inverse n'est pas vrai. Ainsi les lipases représentent une sous classe des estérases. Ils agissent en conditions aqueuses sur les liens carboxyl esters des triacylglycérols pour libérer des acides gras et du glycérol, c'est l'action hydrolytique des lipases. Toutefois, dans des conditions où les molécules d'eau sont moins abondantes ou indisponibles, la réaction inverse, soit de synthèse, peut survenir (Gupta et *al.*, 2004).

Les lipases sont largement présentes chez les animaux les plantes et les microorganismes, et spécialement celles présentes chez les bactéries sont plus stables que les autres (Sahu et Martin, 2011). Les lipases bactériennes sont commercialement plus importantes en raison de la facilité de leur culture et optimisation pour obtenir un rendement plus élevé. Les bactéries productrices de lipases les plus importantes sur le plan commercial appartiennent au genre *Bacillus* qui comprend *Bacillus licheniformis*, *Bacillus pumilus*, *Bacillus alcalophilus*, *Bacillus coagulans*, *Bacillus stearothermophilus* et aussi certaines autres souches bactériennes telles que *Pseudomonas* sp., *Burkholderia* sp. et *Staphylococcus* sp. (Bharathi et Rajalakshmi, 2019).

Parmi les microorganismes halophiles producteurs de lipases, nous retrouvons l'halophile modérée *Salinivibrio* sp. productrice d'une lipase extracellulaire active à 50°C, l'archée halophile extrême *Natronococcus* sp. TC6 isolée de la sabekha d'El Golea (un lac salé peu profond), situé au milieu du Sahara algérien (Boutaiba et *al.*, 2006), et la souche bactérienne de l'espèce *Natronococcus* sp. isolée à partir d'une collection de cultures algériennes (Bhatnagar et *al.*, 2005). Nous retrouvons également la bactérie thermo-halophile Pria Laot Sabang 80 (PLS 80), productrice d'une lipase thermostable, isolée de fumerolles sous-marines dans la région de Pria Laot Sabang, province d'Aceh en Indonésie (Febriani et *al.*, 2020).

Les lipases sont largement utilisées dans le traitement des graisses/huiles, la formulation des détergents, la pâte à papier, les industries alimentaires, cosmétiques et produits pharmaceutiques et la dégradation des déchets contenant des acides gras (Praveen Kumar et *al.*, 2017).

### 5.1.6. Pectinases

Les halophiles sont une excellente source d'enzymes telles que les pectinases à activité hydrolytique, qui sont tolérantes au sel et à la température (Rohban et *al.*, 2009). Ces enzymes ont également des propriétés polyextrémophiles, thermostables et alcaliphiles, qui sont importantes pour des processus industriels distincts (Yin et *al.*, 2015).

Les pectinases catalysent la décomposition de la pectine, un glucide végétal clé. Cependant, ce n'est pas une enzyme unique, mais plutôt un groupe hétérogène d'enzymes. Elles sont employées dans diverses applications et font également partie des enzymes les plus vendues dans le domaine alimentaire (Adapa et *al.*, 2014). Ces enzymes ont joué un rôle important dans la transformation des aliments, où elles ont été utilisées pour la dégradation de la pectine. Elles facilitent également des étapes distinctes de transformation telles que la clarification, la liquéfaction et l'extraction du jus ainsi que leur utilisation dans la vinification et l'extraction d'huiles naturelles (Adapa et *al.*, 2014). Les pectinases sont utilisées dans l'industrie alimentaire pour la clarification des jus et jouent un rôle important dans de nombreux processus physiologiques tels que la maturation des fruits (Yegin, 2017).

### 5.2.β-carotène

Le pigment β-carotène est en demande élevée en tant qu'antioxydant, comme source de provitamine A (rétinol) et comme agent de coloration d'aliments (Ye et *al.*, 2008). La culture de l'algue verte *Dunaliella salina* pour la production de ce pigment est la principale réussite de l'application des halophiles en biotechnologie.

*Dunaliella salina* et *Dunaliella bardawil* produisent de grandes quantités de β-carotène lorsqu'elles sont cultivées dans des conditions appropriées. Le pigment se trouve concentré dans de petites vésicules entre les thylakoïdes du chloroplaste unique de la cellule. Les principales conditions environnementales qui stimulent l'accumulation du pigment sont des intensités lumineuses élevées, une salinité élevée et une limitation des nutriments. Plus les cellules se développent lentement en présence de niveaux d'irradiations élevés, plus il y a formation de pigment. Certaines souches peuvent alors contenir plus de 10% de leur poids sec sous forme de β-carotène (Ye et *al.*, 2008).

### 5.3.Bactériorhodopsine

La bactériorhodopsine est une protéine rétinienne retrouvée chez les archées halophiles qui joue le rôle d'une pompe à protons. Elle est le transducteur biologique le plus simple de l'énergie solaire. Lorsque la bactériorhodopsine absorbe la lumière, elle éjecte des protons de la cellule générant ainsi un gradient électrochimique à travers la membrane cellulaire. Ce gradient de protons entraîne directement certains processus métaboliques comme la synthèse d'ATP, et probablement aussi la locomotion (DasSarma et *al.*, 2010).

La bactériorhodopsine est caractéristique des halobactéries. Elle s'assemble pour former des plaques cristallines dans la membrane. Par exemple l'archée *Halobacterium halobium* produit des patches distincts dans sa membrane plasmique qui peuvent être isolés. Ces fragments de membrane ont été nommés membrane violette en raison de la couleur de la bactériorhodopsine qui les caractérise, et qui est la seule protéine de ces membranes. Ces fragments contiennent 75% de protéines et 25% de lipides en poids, et lorsqu'ils sont isolés ils conservent leur structure (Stoeckenius et Bogomolni, 1982). La membrane violette convertit ainsi l'énergie lumineuse visible en énergie stockée en pompant des protons à travers la membrane plasmique (Engelman et Zaccai, 1980).

La bactériorhodopsine possède plusieurs qualités qui la rendent utile en milieu industriel. Elle est par exemple très stable sur un intervalle de températures compris entre 0 et 45 °C et un pH compris entre 1 et 11. Une fois isolée, la membrane violette pourra être fixée sur des substrats solides et permettre ainsi de produire des signaux photoélectriques. Toutes ces caractéristiques rendent la bactériorhodopsine intéressante pour des applications industrielles.

Les films de bactériorhodopsine sont utilisés comme des biopuces qui pourraient transmettre des signaux électriques, remplaçant ainsi les circuits intégrés des ordinateurs modernes. Une autre application est que la bactériorhodopsine est utilisée comme capteur de lumière, un film mince du pigment est placé entre une électrode en oxyde et un gel électriquement conducteur. Lorsque la lumière frappe le capteur, la charge déplacée par la bactériorhodopsine est transmise à l'électrode (DasSarma et *al.*, 2010).

La bactériorhodopsine intervient aussi dans d'autres applications en tant que bioélément dans les capteurs de mouvement et les capteurs d'images. Elle est également utilisée pour la fabrication de l'encre électronique pour les écrans d'ordinateurs portables. Cette application est intéressante car elle permet d'améliorer la durée de vie de la batterie. Cela repose sur les propriétés optiques de la bactériorhodopsine, l'encre électronique obtient sa couleur en réfléchissant la lumière ambiante, et non à partir d'une source lumineuse interne alimentée par une batterie. Également rencontrée dans la production d'ATP par conversion de l'ADP, c'est à dire le renouvellement de l'énergie biochimique. Ce système de bioconversion est intéressant pour les procédés biotechnologiques nécessitant de grandes quantités d'ATP (Margesin et Schinner, 2001).

### 5.4. Ectoïne-soluté compatible

L'ectoïne (acide 1,4,5,6-tétrahydro-2-méthyl-4-pyrimidinecarboxylique) a été découverte chez la bactérie haloalcaliphile photosynthétique sulfurique *Ectothiorhodospira halochloris*, et par la suite plusieurs bactéries halophiles et halotolérantes se sont avérées produire ce composé (Galinski et Lippert, 1991).

L'ectoïne peut protéger de nombreuses enzymes instables ainsi que les acides nucléiques contre l'action néfaste de la salinité élevée, de la dénaturation thermique, de la dessiccation et de la congélation, augmentant ainsi la durée de conservation et l'activité des préparations enzymatiques (Lippert et Galinski, 1992).

Dans l'industrie cosmétique, l'ectoïne est connue pour sa capacité à neutraliser les effets du vieillissement cutané accéléré induit par les UV-A, le composé a donc trouvé application dans les préparations cosmétiques dermatologiques comme hydratants dans les produits pour les soins des peaux âgées, sèches ou irritées ( Buenger et Driller, 2004).

L'ectoïne est actuellement produite commercialement en extrayant le composé de bactéries halophiles. Des procédés industriels de production de masse d'ectoïne et d'hydroxyectoïne ont été mis au point en utilisant principalement l'espèce bactérienne *Halomonas elongata*. Les bactéries sont cultivées à une densité cellulaire élevée dans un milieu riche en sel, de sorte qu'elles accumulent des quantités massives d'ectoïne intracellulaire (Nagata et al., 2007).

### 5.5. Bioremédiation

De nombreuses études sur le traitement des eaux usées salines sont basées sur les capacités de dégradation des microorganismes halophiles aérobies et anaérobies (Zhuang et al., 2010). Ces eaux usées sont issues de plusieurs industries telles que la production agroalimentaire, la tannerie, la fabrication de produits chimiques comme les colorants, etc (Kanekar et al., 2011).

Parmi ces composés éliminés, on retrouve les contaminants organiques qui sont relativement élevés tels que le benzoate et le salicylate, le phénol et les composés aromatiques (Zhuang et al., 2010). Par exemple, l'organisme halophile *Thalassospira* sp. TSL5-1 est capable de dégrader de manière efficace les hydrocarbures aromatiques polycycliques de haut poids moléculaire comme le pyrène (Edbeib et al., 2016).

Les métaux lourds sont difficiles à éliminer et réduisent fortement l'activité microbienne, cependant des bactéries halophiles et des microalgues ont été utilisées pour traiter les métaux lourds comme par exemple *Dunaliella* sp. et *Nesterenkonia* sp. (Zhuang et al., 2010).

Des systèmes de traitement aérobie à base de percolateurs aérés ou de disques rotatifs pour améliorer l'aération et le mélange ont été développés pour le traitement des eaux usées, avec des concentrations en sel allant jusqu'à 10%. Des procédés de biodégradation anaérobie ont également été proposés, un exemple est la bactérie fermentative halophile *Halanaerobium lacusrosei* utilisée avec succès dans un réacteur anaérobie (Oren, 2010).

Les sols peuvent être aussi décontaminés par les microorganismes halophiles. Ces milieux sont souvent pollués par des contaminants organiques comme le pétrole et des métaux lourds comme le tellure. Les microorganismes halophiles et halotolérants permettent la désintoxication des métaux lourds des sols et sont naturellement tolérants à certains de ces composés, mais ils ont également la capacité de les utiliser (Zhuang et al., 2010).

Par exemple la caractérisation de plusieurs bactéries halophiles résistantes aux métaux lourds, à partir de plusieurs échantillons d'eau et de sol collectés du lac Qarun en Egypte, a montré l'existence d'une souche bactérienne *Halomonas* sp. WQL9, résistante aux concentrations élevées en plomb atteignant les 4 mM et résistante à d'autres métaux lourds. Une culture de cette souche a révélé au bout des 6 premières heures une absorption de 94% du pb présent dans le milieu (Abdel-Razik et al., 2020).

Un exemple de technique de décontamination des sols est la bioaugmentation. Elle consiste en l'élimination de polluants difficilement dégradables par des communautés microbiennes, en apportant par inoculation des microorganismes spécifiques ayant la capacité métabolique de dégrader et de minéraliser des polluants en de petites molécules stables (Daoud et Ben Ali, 2020).

### 5.6. Biocarburants

À une époque où les combustibles fossiles s'épuisent et où le monde est à la recherche de sources d'énergie alternatives, les biocarburants seraient une alternative idéale. Bien que les microorganismes halophiles puissent ne pas être la source la plus évidente à partir de laquelle de tels carburants peuvent être produits commercialement, ils peuvent néanmoins être intéressants. L'algue halophile *Dunaliella*, décrite ci-dessus comme une source commerciale de  $\beta$ -carotène, peut également être considérée comme matière première pour la production de biocarburants.

La pyrolyse catalytique du matériel cellulaire de *Dunaliella* à 200–240 °C produit une substance de type huile soluble dont le benzène. Le processus global s'est avéré exothermique, de sorte que la plupart de l'énergie thermique nécessaire pour initier la réaction peut être récupérée. Jusqu'à 75% de la matière cellulaire dans une suspension algues eau de mer pourrait être convertie en huile extractible (Goldman et al., 1980). *Dunaliella* est facile à cultiver, et l'eau salée et la lumière du soleil sont largement disponibles. Cependant, la récolte des microalgues est un procédé coûteux, et la question est donc de savoir si la quantité de biocarburant produite compensera le coût de production et de récolte de la biomasse et son traitement par pyrolyse pour générer du pétrole (Oren, 2010).

### 5.7. Exopolysaccharides

Les exopolysaccharides (EPS) microbiens sont des macromolécules avec des compositions et des structures très variées qui peuvent être des homo ou des hétéropolysaccharides, et peuvent aussi porter des substituants organiques et inorganiques. Ils sont excrétés à l'extérieur des parois cellulaires par certaines bactéries et champignons. Ils ont plusieurs applications biotechnologiques comme dans l'industrie pharmaceutique, le cosmétique, l'alimentaire, la médecine et l'industrie pétrolière (Mata et al., 2008).

Les bactéries halophiles productrices d'EPS les plus rencontrées sont du genre *Halomonas* et les espèces les plus importantes de ce genre sont *H. maura*, *H. eurihalina*, *H. ventosae* et *H. anticariensis* (Squillaci et al., 2015). Parmi les polysaccharides produits par les halophiles nous retrouvons les polysaccharides sulfatés. Ce sont des polymères ayant des applications intéressantes en médecine, car ils possèdent certaines propriétés comme antioxydants, anticoagulants, anti-thrombotiques, anti-inflammatoires etc. Les EPS produits par les halophiles sont uniques en raison de la présence de sulfate, d'acétate, de pyruvate, d'acides uroniques, ce qui les rend adaptés à diverses applications commerciales telles que les cosmétiques, les additifs alimentaires, la médecine... etc (Singh et al., 2019). La gomme xanthane est l'un des EPS microbiens les plus connus, couramment utilisée comme épaississant dans les industries alimentaires et non alimentaires en raison de ses propriétés physiques (Squillaci et al., 2015).

Les espèces *Halomonas ventosae* et *Halomonas anticariensis* produisent des expolysaccharides capables d'être utilisés comme agents biologiques, biodétoxifiants et émulsifiants (Mata et al., 2008).

Les archées halophiles excrètent aussi des quantités d'EPS comme les genres *Haloferax*, *Haloarcula*, *Halococcus*, *Natronococcus* et *Halobacterium* (Nicolaus et al., 2010). L'espèce *Haloferax* sp. produit un hétéropolysaccharide acide sulfaté qui possède une viscosité élevée à de faibles concentrations, d'excellentes propriétés rhéologiques et une résistance aux pH et aux températures extrêmes, ce qui lui donne une application potentielle dans la récupération assistée du pétrole (Kanekar et al., 2011)

Il est certain que les microorganismes halophiles et halotolérants croient dans des environnements hostiles, grâce à une panoplie de voies métaboliques et de biomolécules leur permettant de survivre dans des milieux extrêmes, mais aussi de s'y développer de manière favorable. Afin de survivre dans des écosystèmes salés comme les milieux aquatiques thalassohalins et athalassohalins ou aussi les sols salés, elles adoptent des mécanismes bien définis comme l'accumulation de solutés compatibles ou la stratégie KCl. D'autre part, il n'est pas nécessaire à ces organismes de modifier la structure de leur paroi pour faire face aux chocs osmotiques car ils utilisent des mécanismes d'équilibre entre le milieu intra et extracellulaire. Tous les écosystèmes salins hébergent une variété d'organismes vivants, mais la communauté des microorganismes halophiles est considérée comme la plus abondante et la plus importante au sein de ces milieux.

Les propriétés et les caractéristiques singulières des halophiles ont poussé les chercheurs scientifiques à s'intéresser à ce genre d'organismes, pour connaître et comprendre leur comportement dans leurs environnements extrêmes. La maîtrise et la compréhension des mécanismes métaboliques et physiologiques qui les font régir, permet un usage et des applications biotechnologiques à des fins multiples et variées. Il est alors particulièrement intéressant de citer certaines de ces applications comme la bioremediation, la synthèse de biocarburant, la bioconversion d'énergie, l'exploitation de biomolécules d'intérêt telles que les enzymes hydrolytiques, les exopolysaccharides, l'ectoïne, et tant d'autres applications. Cependant, la manipulation et l'usage d'halophiles à l'échelle industrielle peut s'avérer plus compliqué en raison de leurs exigences élevées en sel.

Nous concluons que les halophiles ont des répercussions importantes sur certains domaines, c'est ce qui pousse aujourd'hui les grandes industries du vivant dirigées vers la recherche et le développement, à exploiter ce genres d'organismes et leurs composants afin d'améliorer la qualité des procédés.

Suite à la crise sanitaire exceptionnelle que nous traversons en cette année, due au COVID-19, notre travail porté sur le potentiel biotechnologique des microorganismes halophiles repose uniquement sur une étude bibliographique, qui pourrait être complétée par des études expérimentales, et contribuée comme appuie pour des recherches supplémentaires. Par conséquent, ce travail ouvre des perspectives diverses:

- a) Etude de la microflore halophile de sebkhas algériennes afin d'exploiter leur richesse inexplorée et inexploitée.
- b) Criblage et caractérisation de biomolécules de microorganismes halophiles et halotolérants.
- c) Recherche d'applications potentielles de ces biomolécules.

## Références bibliographiques

---

**Abdel-Razik M.A., Azmy A.F. Khairalla A.S. et AbdelGhani S. (2020).** Metal bioremediation potential of the halophilic bacterium, *Halomonas* sp. strain WQL9 isolated from Lake Qarun, Egypt. *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 46, 19-25.

**Adapa V. et Ramya L.N. Pulicherla. (2014).** Cold active pectinases: advancing the food industry to the next generation. *Biotechnology and Applied Biochemistry*, 172 (5), 2324-2337.

**Aggarwal R., Dutta T. et Sheikh J. (2019).** Extraction of amylase from the microorganism isolated from textile mill effluent vis a vis desizing of cotton. *Sustainable Chemistry and Pharmacy*, (14).

**Ait Barka E., Vatsa P. Sanchez L. Gaveau-Vaillan N. Jacquard C. Klenk H-P. Clément C. Ouhdouch Y. et van Wezel G.P. (2015).** Taxonomy, Physiology, and Natural Products of *Actinobacteria*. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 80(1), 1-43.

**Andrei A., Banciu H. et Oren A. (2012).** Living with salt: metabolic and phylogenetic diversity of *archaea* inhabiting saline ecosystems. *FEMS Microbiology Letters*, 1(330), 1-9.

**Antunes A., Rayney FA. Wanner G. Taborda M. Pa'tzold J. Nobre MF. Da Costa M. et Huber R. (2008).** A new lineage of halophilic, wall-less, contractile bacteria from a brine-filled deep of the Red Sea. *Journal of Bacteriology*, 190:3580-3587.

**Aygan A., Arikan B. Korkmaz H. Dinçer S. et Çolak Ö. (2008).** Highly thermostable and alkaline  $\alpha$ -amylase from a halotolerant alkaliphilic *Bacillus* sp. AB68. *Brazilian Journal of Microbiology*, 39: 547-553.

**Aygan A. et Arikan B. (2008).** A new halo-alkaliphilic, thermostable endoglucanase from moderately halophilic *Bacillus* sp. C14 isolated from Van soda lake. *International Journal of Agriculture and Biology*, 10: 369-374.

**Bajpai P. (2009).** Xylanases. In: Schaechter, M., Lederberg, J. (Eds.), *Encyclopedia of Microbiology*, third edition. Academic Press, 600-612.

**Bhatnagar T., Boutaiba S. Hacene H. Cayol J. Fardeau M. Ollivier B. et Baratti J.C. (2005).** Lipolytic activity from *Halobacteria*: Screening and hydrolase production. *FEMS Microbiology Letters*, 248, 133-140.

**Biely P., Vrřanská M. Tenkanen M. et Kluepfel D. (1997).** Endo- $\beta$ -1,4-xylanase families: differences in catalytic properties. *Journal of Biotechnology*, 57(1-3), 151-166.

**Boutaiba S., Bhatnagar T. Hacene H. Mitchell D.A. et Baratti J.C. (2006).** Preliminary characterisation of a lipolytic activity from an extremely halophilic archaeon, *Natronococcus* sp. *Journal of Molecular Catalysis B: Enzymatic*, 41, 21-26.

**Brenner D.J., Krieg N.R. Staley J.T. et Garrity G.M. (2005).** *Bergey's manual of systematic bacteriology*, 2nd edn, vol 2 (The *Proteobacteria*). Springer, New York. P. 1136.

- Buenger J. et Driller H. (2004).** Ectoin: an effective natural substance to prevent UVA-induced premature photoaging, *Skin Pharmacology and Physiology*, 17, 232-237.
- Castenholz R.W. (2001).** General characteristics of the *cyanobacteria*. In: Boone DR, Castenholz RW (eds) *Bergey's manual of systematic bacteriology*, vol 1, 2nd edn. Springer, New York, 474-487.
- Collins T., Gerday C. et Feller G. (2005).** Xylanases, xylanase families and extremophilic xylanases. *FEMS Microbiology Reviews*, 1(29), 3-23.
- Daoud L. et Ben Ali M. (2020).** Halophilic microorganisms: Interesting group of extremophiles with important applications in biotechnology and environment; in: *Physiological and Biotechnological Aspects of Extremophiles*, 51-64.
- DasSarma P., Coker J.A. Huse V. et DasSarma S (2010).** Halophiles, industrial applications. *Encyclopedia of Industrial Biotechnology: Bioprocess, Bioseparation, and Cell Technology*, 1-10.
- DasSarma S. et Arora P. (2002).** Halophiles ; in : *encyclopedia of life sciences*, 458-466.
- DasSarma S. et DasSarma P. (2015).** Halophiles and their enzymes: negativity put to good use. *Current Opinion in Microbiology*, 25, 120-126.
- De Lourdes Moreno M., Pérez D. García M.T. et Mellado E. (2013).** Halophilic bacteria as a source of novel hydrolytic enzymes. *Life*, 3(1), 38-51.
- Dohrmann AB. et Müller V. (1999).** Chloride dependence of endospore germination in *Halobacillus halophilus*. *Archives of Microbiology*, 172:264–267.
- Edbeib M.F., Wahab R.A. et Huyop F. (2016).** Halophiles: biology, adaptation, and their role in decontamination of hypersaline environments. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 32(8).1-23.
- Enache M. et Kamekura M. (2010).** Hydrolytic enzymes of halophilic microorganisms and their economic values. *Romanian Journal of Biochemistry* , 47 (1), 47-59.
- Engelman D.M. et Zaccari G. (1980).** Bacteriorhodopsin is an inside-out protein. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 77(10), 5894-5898.
- Erickson B., Nelson J.E. et Winters P. (2011).** Perspective on opportunities in industrial biotechnology in renewable chemicals. *Biotechnology Journal*, 7(2), 176-185.
- Febriani., Aura N. Kemala P. Saidi N. et Iqbalsyah T.M. (2020).** Novel thermostable lipase produced by a thermo-halophilic bacterium that catalyses hydrolytic and transesterification reactions. *Heliyon*, 6(7).
- Galinski E.A. (1995).** Osmoadaptation in bacteria. *Advances in Microbial Physiology*, 37: 273-328.

**Galinski E.A. et Lippert K. (1991).** Novel compatible solutes and their potential application as stabilizers in enzyme technology in: General and applied aspects of halophilic microorganisms, F. Rodriguez-Valera, (ed.), Plenum Press, New York, 351-358.

**Galinski E.A. et Truper H.G. (1994).** Microbial behaviour in salt-stressed ecosystems. FEMS Microbiology Reviews, 2-3(15), 95-108.

**Garrity G.M., Bell J.A. et Lilburn T. (2005).** Phylum XIV *Proteobacteria* phyl nov. In: Brenner D.J., Krieg N.R., Staley J.T., Garrity G.M (eds) Bergey's manual of systematic bacteriology, vol 2, 2nd edn, (The *Proteobacteria*), part B (The *Gammaproteobacteria*). Springer, New York: 1.

**Gauthier M.J., Lafay B. Christen R. Fernandez L. Acquaviva M. Bonin P. et Bertrand J.C. (1992).** 107 gen. nov., sp. nov., a new, extremely halotolerant, hydrocarbon-degrading marine bacterium. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 42: 568-576.

**Gerday C. et Glansdorff N. (2007).** Physiology and biochemistry of extremophiles. ASM press, Washington, DC.P. 450.

**Goodfellow M., Kämpfer P. Busse HJ. Trujillo ME. Suzuki K. Ludwig W. et Withman WB. (2012).** Bergey Manuel of Systematic Bacteriology, The *Actinobacteria* (2ème Eds) vol. V, parts A and B, New York, Dordrecht, Heidelberg, London. P. 2083.

**Ivanova E.P. et Mikhailov V.V. (2001).** A new family, *Alteromonadaceae* fam. nov, including marine *proteobacteria* of the genera *Alteromonas*, *Pseudoalteromonas*, *Idiomarina* and *Colwellia*. Mikrobiologiya, 70:15-23.

**Kanekar P.P., Kanekar S.P. Kelkar A.S. et Dhakephalkar P.K. (2011).** Halophiles – Taxonomy, Diversity, Physiology and Applications; in: Microorganisms in Environmental Management, 1-34.

**Karan R., Singh S. Kapoor S. et Khare S. (2011).** A novel organic solvent tolerant protease from a newly isolated *Geomicrobium* sp. EMB2 (MTCC 10310): production optimization by response surface methodology. New Biotechnology, 28, 136-145.

**Khandeparker R., Verma P. et Deobagkar D. (2011).** A novel halotolerant xylanase from marine isolate *Bacillus subtilis* cho40: gene cloning and sequencing. New Biotechnology, 28(6), 814-821.

**Kharroub K., Aguilera M. Quesada T. Morillo A.J. Ramos-Cormenzana A. Boulharouf A. et Monteoliva-Sánchez M. (2006).** *Salicola salis* sp. nov., an extremely halophilic bacterium isolated from Ezzemoul sabkha in Algeria. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 56:2647-2652.

**Kim K.K., Lee K.C. Oh H-M. et Lee J-S. (2010).** *Halomonas stevensii* sp. nov., *Halomonas hamiltonii* sp. nov. and *Halomonas johnsoniae* sp. nov., isolated from a renal care centre. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 60:369-377.

- Kirtel O., Versluys M. Van den Ende W. et Toksoy Öner E. (2018).** Fructans of the saline world. *Biotechnology Advances*, 5(36), 1524-1539.
- Krieg N.R., Ludwig W. Euzéby J. et Whitman W. B. (2010).** Phylum XIV. *Bacteroidetes* phyl.nov. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 25-469.
- Kushner D. et Kamekura M. (1988).** Physiology of halophilic *Eubacteria*. In: Rodriguez-Valera, F. (Ed.), *Halophilic Bacteria*.
- Leigh J., Albers S.V. Atomi H. et Allers T. (2011).** Model organisms for genetics in the domain *Archaea*: methanogens, halophiles, *Thermococcales* and *Sulfolobales*. *FEMS Microbiology Reviews*, 4(35), 577-608 .
- Leigh J. et Whitman W. (2013).** Archaeal Genetics ; in : *Brenner's Encyclopedia of Genetics*, 2ème éd, 188-191.
- Leschine S. et Paster B.J. (2015).** *Spirochaeta*. *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*, 1-18.
- Lippert K. et Galinski E.A. (1992).** Enzyme stabilization by ectoine-type compatible solutes: protection against heating, freezing and drying, *Applied Microbiology and Biotechnology*, 37, 61-65.
- Liu C., Baffoe D.K. Zhan Y. Zhang M. Li Y. et Zhang G. (2019).** Halophile, an essential platform for bioproduction. *Journal of Microbiological Methods*, (166), 105704.
- Ludlow J.M. et Clark D.S. (1991).** Engineering Considerations for the Application of Extremophiles in Biotechnology. *Critical Reviews in Biotechnology*, 10(4), 321-345.
- Ludwig W., Schleifer KH. et Whitman WB. (2008).** Revised road map to the phylum *Firmicutes*. In: de Vos P, Garrity GM, Jones D, Krieg NR, Ludwig W, Rainey FA, Schleifer K-H, Whitman WB (eds) *Bergey's manual of systematic bacteriology*, vol 3, 2nd edn, The firmicutes. Springer, New York, pp 1-13.
- Magot M., Ollivier B. et Patel BK. (2000).** Microbiology of petroleum reservoirs. *Antonie Leeuwenhoek* 77:103-116.
- Margesin R. et Schinner F. (2001).** Potential of halotolerant and halophilic microorganisms for biotechnology. *Extremophiles*, 5(2), 73-83.
- Mata J.A., Bjar V. Bressollier P. Tallon R. Urdaci M.C. Quesada E. et Llamas I. (2008).** Characterization of exopolysaccharides produced by three moderately halophilic bacteria belonging to the family *Alteromonadaceae*. *Journal of Applied Microbiology*, 105(2), 521-528.
- McGenity TJ., Gemmell RT. Grant WD. et Stan-Lotter H. (2000).** Origins of halophilic microorganisms in ancient salt deposits. *Environmental Microbiology* 2:243-250.

- Mechri S., Bouacem K. Amziane M. Dab A. Nateche F. et Jaouadi B. (2019).** Identification of a New Serine Alkaline Peptidase from the Moderately Halophilic *Virgibacillus natechei* sp. nov., Strain FarD<sup>T</sup> and its Applications as Bioadditive for Peptide Synthesis and Laundry Detergent Formulations. *BioMed Research International*, 1-17.
- Mindari W., Sasongko Edi P. Kusuma Z. et Syekhfani N. (2015).** Characteristics of saline soil and effect of fertilizer application to rice yield, *International Journal of Agriculture*, 6(1), 7-15.
- Miranda-Tello E., Fardeau ML. Joulain C. Magot M. Thomas P. Tholozan JL. et Ollivier B. (2007).** *Petrogahalophila* sp. nov., a thermophilic, moderately halophilic, fermentative bacterium isolated from an offshore oil well in Congo. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 57:40-44.
- Mohammadipanah F., Hamed J. et Dehghani M. (2015).** Halophilic bacteria: potentials and applications in biotechnology. In: Maheshwari, D.K., Saraf, M. (Eds.), *Halophiles, Sustainable Development and Biodiversity*. Springer International Publishing, Switzerland.
- Nagata Y., Wang A. Oshima L. Zhang H. Miyake H. Sasaki. et Ishida A. (2007).** Efficient cyclic system to yield ectoine using *Brevibacterium* sp. JCM 6894 subjected to osmotic downshock, *Biotechnology and Bioengineering*, 99, 941-948.
- Nübel U., Garcia-Pichel F. et Muyzer G. (2000).** The halotolerance and phylogeny of cyanobacteria with tightly coiled trichomes (*Spirulina turpin*) and the description of *Halospirulina tapeticola* gen. nov., sp. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 50:1265-1277.
- Oren A. (1999).** The enigma of square and triangular bacteria. In: Seckbach J (Ed. ), *Enigmatic Microorganisms and Life in Extreme Environmental Habitats*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 337-355.
- Oren A. (2002).** Diversity of halophilic microorganisms: Environments, phylogeny, physiology, and applications. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*, 1(28), 56-63.
- Oren A. (2004).** A proposal for further integration of the cyanobacteria under the Bacteriological Code. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 54:1895-1902.
- Oren A. (2008).** Microbial life at high salt concentrations: phylogenetic and metabolic diversity. *Saline Systems*, 2(4), 1-13.
- Oren A. (2010).** Industrial and environmental applications of halophilic microorganisms. *Environmental Technology*, 31(8-9), 825–834.
- Oren A. (2019).** Halophilic *Archaea* ; in : *Encyclopedia of Microbiology*, 42ème ed, 495-503.

- Ouelhadj A., Bouacem K. Asmani K.L. Allala F. Mechri S. Yahiaoui M. et Jaouadi B. (2020).** Identification and homology modeling of a new biotechnologically compatible serine alkaline protease from moderately halotolerant *Gracilibacillus boracitolerans* strain LO15. *International Journal of Biological Macromolecules* , 1456-1469.
- Prakash B., Vidyasagar M. Jayalakshmi S.K. et Sreeramulu K. (2012).** Purification and some properties of low-molecular-weight extreme halophilic xylanase from *Chromohalobacter* sp. TPSV 101. *Journal of Molecular Catalysis B: Enzymatic*, 74, 192-198.
- Raval V.H., Purohit M.K. et Singh S. (2015).** Extracellular proteases from halophilic and haloalkaliphilic bacteria: occurrence and biochemical properties. In: Maheshwari, D.K., Saraf, M. (Eds.), *Halophiles, Sustainable*. Springer International Publishing, Switzerland.
- Roebler M., Wanner G. et Müller V. (2000).** Motility and flagellum synthesis in *Halobacillus halophilus* are chloride dependent. *Journal of Bacteriology*, 182:532-535.
- Rohban R., Amoozegar M.A. et Ventosa A. (2009).** Screening and isolation of halophilic bacteria producing extracellular hydrolyses from Howz Soltan Lake, *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 36 (3), 333-340.
- Schleifer K.H. (2009).** Phylum XIII. *Firmicutes* Gibbons and Murray 1978, 5 (*Firmicutes* [sic] Gibbons and Murray 1978, 5). In: Whitman WB (ed) *Bergey's manual of systematic bacteriology*, vol 3, 2nd edn, The Firmicutes. Springer, New York, p 19.
- Sha C., Sadaqat B. Wang H. Guo X. et Shao W. (2020).** Efficient xylan-to-sugar biotransformation using an engineered xylanase in hyperthermic environment. *International Journal of Biological Macromolecules*, (157), 17-23.
- Singh P., Jain K. Desai C. Tiwari O. et Madalwar D. (2019).** Microbial Community Dynamics of Extremophiles/Extreme Environment; in: *Microbial Diversity in the Genomic Era*, 323-332.
- Singh S., Sran K.S. Pinnaka, A.K. et Roy Choudhury A. (2019).** Purification, characterization and functional properties of exopolysaccharide from a novel halophilic *Natronotalea sambharensis* sp. nov. *International Journal of Biological Macromolecules*, 136, 547-558.
- Squillaci G., Finamore R. Diana P. Restaino O.F. Schiraldi C. Arbucci S. Lonata E. La Cara F. et Morana A. (2015).** Production and properties of an exopolysaccharide synthesized by the extreme halophilic archaeon *Haloterrigena turkmenica*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 100(2), 613-623.
- Stoeckenius W. et Bogomolni R.A. (1982).** Bacteriorhodopsin and related pigments of *Halobacteria*. *Annual Review of Biochemistry*, 51(1), 587-616.

**Uday U. S. P., Majumdar R. Tiwari O.N. Mishra U. Mondal A. Bandyopadhyay T.K. et Bhunia B. (2017).** Isolation, screening and characterization of a novel extracellular xylanase from *Aspergillus niger* (KP874102.1) and its application in orange peel hydrolysis. *International Journal of Biological Macromolecules*, 105, 401-40.

**Verma A., Kumar S. et Mehta P. (2020).** Physiological and genomic perspective of halophiles among different salt concentrations ; in : *Physiological and Biotechnological Aspects of Extremophiles*, 135-151.

**Waino M. et Ingvorsen K. (2003).** Production of b-xylanase and b-xylosidase by the extremely halophilic archaeon *Halorhabdus utahensis*. *Extremophiles*, 7(2), 87-93.

**Wang C.Y., Ng C.C. Tzeng W.S. et Shyu Y.T. (2009).** *Marinobacter szutsaonensis* sp. nov., isolated from a solar saltern. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 59: 2605-2609.

**Ye Z.W., Jiang J.G. et Wu G.H. (2008).** Biosynthesis and regulation of carotenoids in *Dunaliella*: progress and prospects. *Biotechnology Advances*, 26: 352-360.

**Yegin S. (2017).** Single-step purification and characterization of an extreme halophilic, ethanol tolerant and acidophilic xylanase from *Aureobasidium pullulans* NRRL Y-2311-1 with application potential in the food industry. *Food Chemistry*, 221.

**Yin J., Chen J.C. Wu Q. et Chen G.Q. (2015).** Halophiles, coming stars for industrial biotechnology. *Biotechnology Advances*. 33 (7), 1433-1442.

**Zhang G., Li S. Xue Y. Mao L. et Ma Y. (2012).** Effects of salts on activity of halophilic cellulase with glucomannanase activity isolated from alkaliphilic and halophilic *Bacillus* sp. BG-CS10. *Extremophiles*, 16 (1), 35-43.

**Zhuang X., Han Z .Bai Z. Zhuang G. et Shim H. (2010).** Progress in decontamination by halophilic microorganisms in saline wastewater and soil. *Environmental Pollution*, 158(5), 1119-1126 .

### Webographie

<sup>1</sup><https://www.jefaismesvalises.com/marais-salants-guerande/>

<sup>2</sup> [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Great\\_Salt\\_Lake\\_ISS\\_2003.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Great_Salt_Lake_ISS_2003.jpg)

<sup>3</sup> <http://bc44.eklablog.com/tanzanie-le-lac-natron-a108928880>

<sup>4</sup> [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Sebkhet\\_Sidi\\_Alhani.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Sebkhet_Sidi_Alhani.jpg)

<sup>5</sup> <https://www.lequotidien.sn/salinisation-des-terres-le-phenomene-persiste-au-senegal/>

<sup>6</sup> [https://fr.123rf.com/photo\\_39678487\\_steppe-sols-salins](https://fr.123rf.com/photo_39678487_steppe-sols-salins)

## Résumé

La diversité phylogénétique des microorganismes halophiles, se développant dans les environnements hypersalins, est très importante. Ces microorganismes sont retrouvés dans les trois domaines de la vie: *Bacteria*, *Archaea* et *Eukarya*. La capacité à vivre dans des milieux extrêmes tels que les lacs hypersalés, les marais salants, les mines de sel, les saumurures profondes et les sols salés se fait grâce à diverses stratégies adaptatives. Ainsi, une panoplie de voies métaboliques et de biomolécules sont rencontrées chez ces halophiles leur procurant certaines caractéristiques singulières poussant les biotechnologues à s'intéresser à ce groupe de microorganismes pour accéder à cette diversité et la convertir en outils innovants.

Cette étude bibliographique met l'accent sur les environnements hypersalins, les microorganismes halophiles et halotolérants, leurs caractéristiques, leurs biomolécules ainsi que les applications biotechnologiques potentielles et prometteuses de ces microorganismes fascinants.

**Mots clés:** Environnements hypersalins, Halophile, Halotolérant, Extrême, Stratégies adaptatives, Biomolécules, Applications biotechnologiques.

## Abstract

The phylogenetic diversity of halophilic microorganisms, growing in hypersaline environments, is very important. These microorganisms are found in the three domains of life: *Bacteria*, *Archaea* and *Eukarya*. The ability to live in extreme environments such as hypersaline lakes, salt marshes, salt mines, deep brines and saline soils is achieved through various adaptive strategies. Thus, a variety of metabolic pathways and biomolecules are encountered in these halophiles, giving them certain unique characteristics that have led scientists and biotechnologists to focus on this group of microorganisms to access this diversity and convert it into innovative tools.

This literature review focuses on hypersaline environments, halophilic and halotolerant microorganisms, their characteristics, their biomolecules, as well as the potential and promising biotechnological applications of these fascinating microorganisms.

**Keywords:** Hypersaline environments, Halophilic, Halotolerant, Extreme, Adaptive strategies, Biomolecules, Biotechnological applications.