

UNIVERSITÉ LAVAL

**Faculté de Foresterie et de Géomatique
Département des Sciences du Bois et de la Forêt**

Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux

«STRUCTURE ET FONCTION DES CROÛTES BIOÉDAPHIQUES DES SOLS DÉSERTIQUES»

(Structure and function of biological soil crusts)

by

Belnap, Jayne, Williams, John and Keltenecker, Julie

**Proceedings: Pacific Northwest Forest and Rangeland Soil Organism
Symposium**

USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station
General Technical Report PNW-GTR-461
June 1999

Texte original avec traduction française
par le
PROFESSEUR GILLES LEMIEUX

Publication n° 132

mai 2001

<http://forestgeomat.ffg.ulaval.ca/brf/>

édité par le

Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux

UNIVERSITÉ LAVAL
Département des Sciences du Bois et de la Forêt
Québec G1K 7P4
QUÉBEC Canada

AVANT-PROPOS

Dans le cadre des travaux que nous entreprenons sur la technologie des BRF, nous avons jugé la présente publication sur les sols désertiques d'une très grande pertinence, d'autant plus que peu de bibliographie nous est accessible dans le cadre de la dégradation et de la désertification des sols africains.

Il nous apparaît essentiel de connaître le mieux possible des sols désertiques qui représentent à nos yeux le plus ancien modèle pédogénétique puisqu'il est constitué par l'activité des premiers organismes autotrophes apparus sur terre et qui ont toujours leur contrepartie dans les eaux. Cet ensemble de Cyanophycées (algues bleu-vert ou cyanobactéries) puis de Chlorophycées (algues vertes), utilisant les rayons UV pour faire la photosynthèse et fixer l'azote atmosphérique tout en résistant à des sécheresses qui dépassent souvent l'imagination avec des températures très élevées, est un indice de ce que les premiers organismes à s'installer sur terre ont dû affronter, caractéristiques qu'ils ont gardées. Les dominants sont des cryptogames, particulièrement les lichens et les mousses qui ont également des capacités de résistance aux conditions adverses sans pareil dans notre monde actuel.

Il nous apparaît donc utile de bien connaître ces sols puisque les phénomènes de désertification avec les changements climatiques favorisent ce type d'évolution avec la dégradation galopante de notre environnement. C'est particulièrement le cas en Afrique, bien qu'il ne soit pas unique et comme nous allons travailler en Afrique francophone pour les 5 prochaines années, nous avons cru bon d'en faire la traduction en langue française, tout en associant le texte original de près pour une meilleure compréhension éventuelle.

Professeur Gilles Lemieux
mai 2001

STRUCTURE ET FONCTION DES CROUTES ÉDAPHIQUES DES SOLS DÉSERTIQUES

par

Jayne Belnap¹, John Williams², Julie Kaltenecker³

ABSTRACT

Biological soil crusts are found throughout the world. They are generally dominated by cyanobacteria, lichens and mosses. When moistened, cyanobacteria move through soils, leaving sticky sheaths behind. Sheaths connect loose soil particles, contributing soil resistance to wind and water erosion. Abandoned sheaths are found up to 10 cm down in soils, providing stability at depth. Moistened sheaths absorb ten times their volume of water. Crusted surfaces roughened by frostheaving slow rainfall runoff, thus increasing infiltration.

Crusts can reduce germination of exotic annual grasses. They contribute nitrogen to desert ecosystems, where nitrogen often limits productivity. Plants growing in crusted areas often have higher levels of many nutrients than plants in non-crusted areas.

Many land uses are incompatible with crustal integrity. Cyanobacteria fibers have little resistance to compressional stress. Crushed crusts contribute less nitrogen to soils. Impacted soils are susceptible to both wind and water erosion, leading to soil loss and burial of nearby crusts.

¹US Geological Survey, Biological Resources Division, Forest and Rangeland Ecosystem, Science Center, Canyonlands Field Station, 2282 S. West Resources Blvd, UT 84532

²UDSA-ARS Pendleton, OR 97801-037

³Idaho State Office, Bureau of Land Management, 1387 S Vinnell Way, Boise ID 83709

Recovery is generally very low. Rates depend on climate; size timing and intensity of disturbance; and soil type. In areas with less stable soils and less rainfall, full recovery may take over 250 years, even with small disturbances. Soils with more inherent stability or areas with greater rainfall will recover more rapidly.

Keywords: cryptobiotic soil crusts, microphytic, microbial, soil erosion, germination, nutrient cycles, deserts.

RÉSUMÉ

Des croûtes édaphiques édaphiques se trouvent dans toutes les parties du monde. Elles sont constituées principalement de cyanobactéries, de lichens et de mousses. Imbibées d'eau, les cyanobactéries⁴ se déplacent dans la masse du sol en laissant derrière leurs enveloppes collantes. Ces enveloppes contribuent à souder les particules du sol et assurer une résistance à l'érosion hydrique et éolienne. Ces enveloppes se trouvent jusqu'à une profondeur de 10 cm et elles assurent ainsi une stabilité de la masse supérieure du sol. Ces enveloppes retiennent 10 fois leur volume en eau. Les surfaces des croûtes deviennent rugueuses par cryoturbation des eaux de ruissellement permettant des infiltrations d'eau toujours croissantes.

Les croûtes édaphiques peuvent altérer la capacité de germination de certaines plantes annuelles exotiques. Elles contribuent au bilan de l'azote des écosystèmes désertiques, qui est souvent un goulot d'étranglement à la productivité. Les plantes qui poussent sur des sols possédant une croûte biologique possèdent souvent un niveau de nutriments plus élevé que celles poussant dans des sols sans croûte biologique.

⁴ Les cyanobactéries ont été longtemps reconnues comme des algues dite «bleu vertes»; les Cyanophycées, puisqu'elles sont autotrophes

Plusieurs utilisations du sol sont incompatibles avec la présence de croûtes édaïques. Les fibres des cyanobactéries résistent mal au stress de la compression. Le broyage des croûtes ne contribue que très peu au bilan azoté des sols. Les sols compressés sont très sensibles à l'érosion hydrique et éolienne menant à la perte du sol et au recouvrement mécanique des croûtes édaïques avoisinantes.

La régénération de ces sols est généralement lente une fois perturbés. Le taux de réussite varie selon le climat, l'époque de la perturbation et son intensité ainsi que le type de sol. Dans les régions à sols instables et à faibles précipitations, la réhabilitation complète peut nécessiter 250 ans même si les perturbations mineures. Les sols plus stables et dans des régions à précipitations plus élevées se réhabiliteront plus rapidement.

Mots clé: croûtes cryptobiotiques, microphytiques, érosion du sol, germination, cycle des nutriments, déserts.

INTRODUCTION

In arid and semi-arid lands throughout the world, the cover of vegetation is generally sparse or absent. Open spaces between the higher plants are not bare of autotrophic life, but usually covered by a community of highly specialized organisms. This soil surface floral community consists of cyanobacteria, green algae, lichens, mosses, microfungi, and other bacteria. Cyanobacterial and microfungal filaments weave throughout the top few millimeters of soil, gluing loose soil particles together, forming a biological crust which stabilizes and protect soil

surfaces from erosive forces (Belnap & Gardner [1993]). These crusts occur in all hot, cool and cold arid and semi-arid regions. They may constitute up to 70% of the living cover (Belnap, [1994]) and have only recently been recognized as having a major influence on terrestrial ecosystems. These communities are also referred to as cryptogamic, cryptobiotic, microbiotic soils crusts (Harper and Marble [1988]).

Globally, this consortium of soil biota has many similarities in species composition, structure and function, in spite of occurring in unconnected and seemingly dissimilar environments. Crusts are found in an astonishing variety of higher plant communities throughout the world, ranging from desert to tundra.

INTRODUCTION

Sur les terres arides ou semi-arides de par le monde le couvert végétal est généralement clair-semé ou absent.. Toutefois, les espaces entre les plantes supérieures ne sont pas dépourvus de vie autotrophe mais plutôt recouvert d'associations d'organismes spécialisés et adaptés à ces milieux. Ces écosystèmes sont composés de cyanobactéries, d'algues vertes, de lichens, de mousses de microfungus et d'autres bactéries. Les filaments et mycéliums des flores cyanobactériennes et microfungiques tissent un tapis de quelques millimètres d'épaisseur en surface du sol qui cimentent les particules du sol. C'est ainsi que se forme une croûte biologique qui stabilise et protège le sol des forces érosives (Belnap & Gardner [1993]). On retrouve ces croûtes sous toutes les latitudes, sous des conditions climatiques torrides ou tempérées, dans l'arctique et dans les régions semi-arides. Elles constituent jusqu'à 70% du couvert édaphique vivant (Belnap [1994]). Ces croûtes édaphiques viennent d'être reconnues récemment pour leur grande influence sur les écosystèmes

terrestres. On qualifie également ces associations cryptogamiques, crytobiotiques, microbiotiques (Harper & Marble [1988])

De manière générale il y a beaucoup de ressemblance dans la composition de ces écosystèmes dans les structures et fonctions malgré leur présence dans un milieu totalement différent. On retrouve ces croûtes édaphiques dans une très grande diversité d'écosystèmes dominés par des plantes supérieures sous toutes les latitudes, depuis les grandes zones désertiques jusqu'au confin de la toundra arctique

WHAT BIOLOGICAL CRUSTS ARE NOT: PHYSICAL SOIL CRUSTS

Non-biotic soil surface crusts are a major structural feature in many arid regions. Their properties and manner of formation have been studied for many years, primarily because of their detrimental effects to agriculture crops. These crusts are transient soil-surface layers that are structurally different than material immediately beneath. Rainfall onto unprotected soil surfaces is what forms most physical crusts. Surface aggregates are broken apart by raindrops. Smaller particles wash into spaces between larger particles, thus clogging soil pores and reducing infiltration rate by as much as 90%. In general, rain-formed crusts are less than 5mm thick. This layer is often harder than the rest of the soil because it is drier and compounds such as salts, lime and silica have been deposited at the surface as water evaporates. With large pores absent, these crusts increase water runoff and soil erosion, and prevent the emergence of seedlings.

CE QUE LES CROÛTES ÉDAPHIQUES NE SONT PAS: DE SIMPLES PHÉNOMÈNES PHYSIQUES

Les croûtes édaphiques d'origine physique formées à la surface du sol sont des structures importantes de bien des régions. Leurs propriétés et leur mode de formation ont fait l'objet d'études depuis de nombreuses années principalement à cause des préjudices causés aux cultures en agricoles. Ces croûtes forment à la surface du sol des couches transitoires et de structures différentes des matériaux sous-jacent. Ce sont les précipitations qui sont responsables de la formation de telles croûtes édaphiques en absence de toute protection. Les agrégats du sol sont brisés par les gouttes de pluie. Ainsi les fines particules de sol sont projetées dans l'espace et viennent se loger entre les plus grosses, bloquant ainsi les pores et réduisant les infiltrations de 90% de la normale. De manière générale les croûtes édaphiques ainsi formées n'ont guère plus de 5 mm d'épaisseur. Cette couche indurée est plus sèche et contient des carbonates et des silicates qui se déposent par évaporation de l'eau. Avec l'absence de pores plus grands, ces croûtes accélèrent le ruissellement de surface et l'érosion du sol tout en empêchant l'émergence de plantules.

Crusts may form on soil of almost any texture except coarse sandy soils containing very low silt and clay (Lemos & Lutz [1957]). Conditions that make surface soil especially susceptible to crusting are low organic matter, high silt and high sodium. These characteristics are all related to soils with low structural stability and soil aggregates easily broken down under the impact of water. Soil aggregate structure is also reduced by the hooves of grazing animals or machinery. Such compacted

surfaces have reduced infiltration rates and increased surface runoff and function hydrologically in a manner similar to raindrop-induced crusts.

Ces croûtes édaphiques d'origine physiques peuvent se former sur des sols de presque toutes les textures à l'exception des sables grossiers contenant peu de limon et d'argile (Lemos & Lutz [1957]). Les conditions qui favorisent la formation de croûtes à la surface du sol sont liées à une faible teneur en «matière organique» et des teneurs élevées en limon et en sodium. Ces caractères sont également reliés aux sols ayant une structure instable et des agrégats fragiles qui cèdent sous l'impact des précipitations. La structure du sol et les agrégats sont aussi fragilisés par le piétinement des animaux pendant la paissance et le passage de la machinerie. La compaction réduit ainsi le taux d'infiltration de l'eau et augmente le ruissellement à la manière des gouttes d'eau sur la formation des croûtes édaphiques.

Using intensive grazing to break up these crusts has short-lived results as the soil surface is resealed after the first minutes of an intensive rainstorm. Management systems that promote soil surface protection (through plant and biological soil crust cover) and increases in soil organic matter produce the only lasting solution to physical soil crust reduction (Blackburn [1983]).

Le broutage intensif pour fissurer la croûte édaphique n'a que peu d'impact puisque à la première pluie les pores se referment dans les minutes qui suivent. Les systèmes de régulation des sols qui proposent une protection basée sur l'augmentation du taux de «matière organique» offrent la seule solution durable à la réduction des croûtes édaphiques d'origine physique (Blackburn [1983]).

BIOLOGICAL SOIL CRUST DISTRIBUTION

Many of the dominant cyanobacteria and soil lichens have a cosmopolitan distribution, and crustal communities can have similar growth forms. For instance, the same soil lichens dominate soils crusts of both the Sonoran and Great Basin deserts of the western United States and areas of South Africa and Australia, while vascular plant species and climate varies greatly between these regions. Crusts are generally flat, and sometimes covered with a layer of pebbles in hot deserts of the world, such as Atacama, Sonoran, Chihuahuan and Australian deserts. Where freezing temperatures are common, frost heaving results in crusts with pedicels up to 10 cm high, such as seen on the Colorado Plateau, Great Basin and the Arctic.

DISTRIBUTION DES CROÛTES ÉDAPHIQUES D'ORIGINE ÉDAHIQUES

Plusieurs espèces de cyanobactéries ont une distribution plus ou moins ubiquiste et de ce fait plusieurs écosystèmes peuvent avoir des formes de croissance similaires. À titre d'exemple le même lichen est dominant dans les croûtes édaphiques dans les déserts Sonoran et Great Basin dans la partie ouest des USA tout comme en Afrique du Sud et en Australie. Il en est autrement des plantes vasculaires où les climats et les espèces varient énormément d'une région à l'autre. Les croûtes édaphiques d'origine biologique sont généralement sans relief et parfois recouvertes de graviers dans les déserts torrides du monde tout comme l'Atacama, le Sonoran, le Chihuahua et les déserts australiens. Dans les régions où le gel est important, la cryoturbation provoque l'apparition

de pédicelles sur les croûtes atteignant 10 cm c'est le cas sur le plateau du Colorado, de Great Basin et dans les régions arctiques.

In the western US, overall biological crust cover is greatest in low elevation inland sites (<1000 m) compare to mid-elevation sites (1000-2500m). This results from reduced vascular plant cover, leaving more surface available for colonization and growth of crustal organisms. Crustal organisms have reduced water and nutrient needs relative to vascular plants, and can withstand the harsh growing conditions found in plant interspaces. The positive relationship between biological crust cover and available soil surfaces has been demonstrated in other studies (Anderson et al [1982a], Eldridge [1993a], Harper & Marble [1988], Johansen [1993], Rogers [1972]).

Dans la partie ouest des USA, le couvert des croûtes édaphiques est plus important dans les sites intérieurs (<1000m) à comparer avec des altitudes supérieures (1000-2500m). C'est le couvert de la végétation vasculaire qui en est responsable laissant plus de place au développement et à la croissance des organismes. Ils ont des besoins réduits en eau et nutriments comme les plantes vasculaires. Ainsi, ces organismes peuvent survivre dans des conditions difficiles comme dans les espaces intercalaires. La relation positive entre le couvert croustal et les surface édaphiques disponibles, a largement été démontré (Anderson et al [1982a], Eldridge [1993a], Harper & Marble [1988], Johansen [1993], Rogers [1972]).

Crusts in cool deserts are dominated by the non heterocystic cyanobacterium *Microcoleus vaginatus* (Belnap & Gardner [1993]). *M. vaginatus* is a large, highly mobile filamentous species that lacks heterocysts, the structurally differentiated,

oxygen-excluding cells where cyanobacterial nitrogen fixation generally takes place. In contrast, most crusts in warm deserts are dominated by heterocystic cyanobacteria such as *Lyngbya* and *Nostoc*, with no single species dominating the microflora. These species are much smaller and less mobile than *M. vaginatus*. Common co-dominant lichens in both warm and cold deserts are *Collema sp.* and *Placodium sp.*

Les écosystèmes croustaux des déserts "frais" sont dominés par une cyanobactérie hétérocystique portant le nom de Microcoleus vaginatus (Belnap & Gardner [1993]). C'est une espèce filamenteuse de grande taille très mobile mais qui ne possède pas d'hétérocystes, c'est-à-dire de structures différenciées capables de fixer l'azote en excluant l'oxygène. À l'inverse les écosystèmes croustaux des déserts chauds sont dominés par des cyanobactéries hétérocystiques comme les genres Lyngbya et Nostoc, sans qu'il y ait une seule espèce dominante. Toutefois les espèces de ces genres sont nettement moins mobiles que M. vaginatus. Les lichens co-dominants à la fois dans les déserts froids et chauds appartiennent aux genres Collema et Placodium.

Likelihood of well-developed lichen crusts is increased with increasing moisture by factors that increase soil surface stability. Factors that increase soil surface stability are 1) more closely-spaced plants; 2) flatter areas [depositional rather than erosional surfaces]; 3) limited surface rocks, roots and /or light plant litter to slow water and or wind and to keep hooves off surface; 4) soils with more inherent stability (silt/clay >sand >shrink-swell clay; and 5) more stable microhabitats (under shrubs, away from small washes). More stable soils support greater cover and more varied populations of cyanobacteria, lichens and mosses.

very sandy soils and high shrink-swell clays (such as Mancos shale) have low inherent stability, and as a result, generally only large filamentous cyanobacteria that are highly mobile can survive in these soils. (such as *M. vaginatus*). However, if the very sandy soils are sufficiently stabilized by these cyanobacteria, other smaller species can the colonize them (such as *Scytonema* and *Nostoc*) and lichens and moses may be found under vascular plants, where some protection from sediment burial is provided. In soils such as Mancos shales, some moses and lichens can be found occasionally on northern slopes. Extremely shallow soils colonized by *M. vaginatus* are also often stable enough to support most soil species of lichens and cyanobacteria found in a given area. As soils stability increases, these rich communities of cyanobacteria moses and lichens become more widespread, covering all surfaces not occupied by vascular plants or rocks.

Selon toute apparence les croûtes édahiques dominées par des lichens augmente selon l'humidité disponible et selon d'autres facteurs qui améliorent la stabilité du sol. Voici quelques uns de ces facteurs:

- *1. des plantes plus rapprochées les unes des autres;*
- *2. des endroits plats de dépôts plutôt que d'érosion;*
- *3. des surfaces rocheuses limitent la présence de racines et d'une légère litière propres réduisant les effets érosifs de l'eau et du vent tout en protégeant contre le piétinement des animaux;*
- *4. Des sols plus stables comme des mélanges limon-argile-sable ou des argiles gonflables*
- *5. Des microhabitats plus stables (sous les arbustes à l'abrit de lessivages)*

Des sols plus stables supportent un couvert végétal plus dense et une population plus variée de cyanobactéries, de lichens et de mousses . Les sols très sableux ou formés à partir d'argiles fortement gonflables (comme les

schistes de Mancos) n'ont que peu de stabilité. Ce sont les seules espèces de cyanobactéries filamenteuses et très mobiles qui peuvent de s'y développer comme c'est le cas pour M. vaginatus. Toutefois, si ces sols sableux sont suffisamment stabilisés par les cyanobactéries, plusieurs autres espèces peuvent alors apparaître comme Scytonema et Nostoc. On peut également trouver sous les plantes vasculaires, des lichens et des mousses, qui évitent ainsi l'ensablement. Pour ce qui des sols du type provenant des schistes de Mancos, des lichens et des mousses peuvent se trouver sur les versants nord. Des sols très minces colonisés par M. vaginatus sont assez stables pour permettre la croissance de lichens et de cyanobactéries. Dans la mesure où la stabilité augmente, les écosystèmes de cyanobactéries, lichens et mousses, occupent tous les espaces laissés par les plantes vasculaires et les cailloux.

Time since disturbance also influences the composition of crusts. The composition of biological soil crusts changes through time in a manner analogous to transitions occurring generally during terrestrial plants succession (Johansen et al. [1984]). As is typical of primary successions of vascular plants, nitrogen-fixing organisms appear first. The species appearing earliest in the crustal succession are cyanobacteria and algae (Anderson & Rushforth [1976]); Johansen et al. [1981, 1984]; Harper & Marble [1988]) The ubiquitous *M. vaginatus* can colonize within just days of soil disturbance if soils are wet. Mosses and lichens colonize later, with the lichens *Collema* and *Catepyrenium* generally the first to appear.

Le temps écoulé depuis la perturbation influence la composition des croûtes. Elle change tout comme celle des plantes supérieures de transition dans les successions.(Johansen et al. [1984]). Comme c'est souvent le cas chez les plantes vasculaires, les premiers organismes à apparaître fixent l'azote atmosphérique.

Ce sont d'abord les cyanobactéries et les algues (Anderson & Rushforth [1976]); Johansen et al. [1981, 1984]; Harper & Marble [1988]). *M. vaginatus*, est capable de coloniser un site perturbé en quelques jours si l'humidité nécessaire est disponible. Par la suite les lichens et les mousses apparaissent avec les genres *Collema* et *Catepyrenium*.

MICROSTRUCTURE

Lichens and mosses are easily seen without aid of magnification. However, much of the structure and function of crusts is dependant on cyanobacteria, green algae and microfungi. All these are often too small to be seen without a microscope. In most desert soils, cyanobacteria contribute the most to crust microstructure.

MICROSTRUCTURE

Si les lichens et les mousses sont facilement repérables à l'oeil, il en va autrement des espèces croustales formant la microstructure où dominent les cyanobactéries, les algues et les micromycètes qui nécessitent l'utilisation d'un microscope pour être vues. Dans la plupart des sols désertiques ce sont les cyanobactéries les plus importantes.

Cyanobacterial filaments confer structural integrity to the soils in which they occur. When wetted, the sheath of filamentous cyanobacteria swell, expelling the living filaments and leaving behind empty sheath material. These filaments often string sand and clay particles together, much like fibers in fiberglass. Depending on environmental conditions and soils textures cyanobacterial sheaths may be found at depths of 10 cm below the soils surface (Belnap & Gardner [1993]). As aeolian

and water-borne materials are trapped in the polysaccharide sheaths of cyanobacteria on the soil surface, old sheaths are gradually buried. Thus, influence on water-holding capacity and soil stability may extend far below the depth to which light can penetrate, unless sheaths are crushed. If sheath-soil connections are broken by trampling or vehicles, these sheaths are no longer living and therefore cannot be repaired.

Les filaments des cyanobactéries donnent une structure stable au sol. En présence d'eau, les gaines gonflent, expulsant ainsi les filaments vivants et laissant ainsi les gaines derrière. Ces filaments retiennent le plus souvent des particules de sable ou d'argile. Selon les conditions du milieu et la texture du sol, les gaines peuvent se retrouver à 10 cm de la surface du sol (Belnap & Gardner [1993]). Les matériaux apportés par l'eau et le vent sont ainsi fixés par les gaines recouvertes de polysaccharides puis graduellement enfouies. C'est ainsi que la capacité de rétention de l'eau et de stabilisation du sol se manifeste bien plus profondément dans le sol que la lumière elle-même à moins que les gaines soient brisées. Si cette association gaine-sol est brisée par le passage de véhicules ou d'animaux, les gaines meurent et ne peuvent être revivifier.

Measurements of the bumpy surface topography of undisturbed crusts show that few bumps are greater than 8 mm across, with cyanobacterial filaments ramifying throughout the micropedicels. The volume of cyanobacterial filaments per unit soil surface coverage is thus increased greatly in areas where microtopography of the soil surface is very complex while still preserving photosynthetic capabilities. The roughened soil surface also provides habitat for microfauna, which are responsible for humus production (Gayel & Shtina [1974]; Danin [1978])

En mesurant les aspérités de surface des croûtes n'ayant pas été perturbées on constate que plus d'une aspérités ont plus de 8 mm de diamètre et que des filaments fortement ramifiés dans tout les micropédicelles. Le volume de filaments cyanobactériens se ramifient par unité de meure de surface est grandement augmenté dans ces espaces où les micropropagules dans ces aspérités où la surface des croûtes est la plus complexe et préserve ainsi la capacité photosynthétique de ces aspérités. Cette surface rugueuse donne aussi un habitat pour la microfaune responsable de la production d'humus (Gayel & Shtina [1974]; Danin [1978]).

ECOLOGICAL ROLE

Carbon Fixation

Biological soil crusts are an important source of fixed carbon on sparsely vegetated areas common throughout the West [?] (Beymer & Klopatek [1991]). While vascular plants provide organic matter to soils directly underneath them, large interspace between plants have little opportunity to receive such an input. Carbon contributed by soil crusts help keep plant interspaces fertile, and thus provide energy sources for other microbial populations.

Les croûtes édapiques jouent un rôle important en fixant le carbone des régions à végétation clairsemée particulièrement dans l'ouest [des USA (Beymer & Klopatek [1991]). Alors que les plantes vasculaires fournissent la «matière organique» dans le sol sous-jacent, les espaces intercalaires entre les planes n'en reçoivent que très peu. Ainsi, le carbone apporté par les croûtes

édahiques contribuent au maintien d'une certaine fertilité de ces mêmes espaces apportant ainsi un source d'énergie pour d'autres populations microbiennes.

The dominant components of biological soil crusts are photosynthetic organisms, and require sunlight. When soils are dry, the bulk of cyanobacterial biomass is as 0.2-0.5 mm, with bundels found down 4 mm where sufficient light for net carbon gain available but UV exposure is reduced. When soils are moistened, *M. vaginatus*, which lacks UV-protective pigments, can be seen migrating to the surface for short time periods. Species with UV-screening pigments, are commonly on the soil surface (Garcia-Pichel & Belnap [1996]).

*Les organismes dominants des croûtes édahiques sont autotrophes et de ce fait nécessitent une exposition à la lumière. En période sèche, l'ensemble de la biomasse des cyanobactéries se trouvent entre 0,2 et 0,5 mm de la surface du sol et occasionnellement des populations enfouies à 4 mm. Ceci permet un gain net dans la fixation du carbone mais l'exposition aux rayons ultraviolets est réduite. Lorsque les sols sont humidifiés, *M. vaginatus*, qui ne possède pas de pigments protecteurs contre les rayons UV, migrent temporairement vers la surface du sol. Les espèces tolérant les rayons UV, se trouvent habituellement en surface du sol (Garcia-Pichel & Belnap [1996]).*

Recently, ecophysiologicalists have studied photosynthetic patterns in the lichen species present in biological soil crusts (Lange et al. [1997, 1998]). They have found that soil lichens have several different strategies to gain carbon. While photosynthesis is activated at low water content for all species, species varied in their response to higher water content. Some species, such as *Collema*, showed dramatic drops in carbon fixation at water contents over 60-80%. Other species

showed little, if any, depression at high water contents. Water-holding capacity varies between lichens, which will also influence time of carbon fixation for a given species. Photosynthetic rates are also dependant on temperature (Lange [1980], Lange et al. [1997], Nash et al. [1982a, 1982b], Rychert et al. [1978]). Most crustal species increase photosynthetic rates with increasing temperature up to about 26-28 C°, after which rates decline.

Depuis peu certains écophysiologistes ont porté leur attention sur les différents modèles de photosynthèse propres aux lichens de croûtes édaphiques du sol (Lange et al. [1997, 1998]). Ils ont observé que ces lichens avaient différentes stratégies pour augmenter leurs contenu carboné. Toutes les espèces contenant peu d'eau, ont une réponse différente d'une espèce à l'autre avec un augmentation de l'eau disponible. Certaines espèces comme Collema sp., voient une diminution du carbone fixé dès que le taux d'humidité atteint entre 60 et 80%. D'autres espèces ne montrent aucune sensibilité à ce sujet. La capacité de rétention de l'eau varie chez les lichens ce qui influencera aussi la période de fixation du carbone pour une espèce donnée. Le taux de photosynthèse est également dépendant de la température (Lange [1980], Lange et al. [1997], Nash et al. [1982a, 1982b], Rychert et al. [1978]). Il y a une relation directe entre le taux de photosynthèse et une augmentation de la température dont l'optimum se situe entre 26 et 28C° après quoi le taux fléchi.

Differential responses to timing and amount of precipitation and temperature may mean species composition will shift in response to predicted climate changes, Many areas that are currently winter-rain dominated are predicted to receive increases in summer rain. Effects on species composition may be currently reflected in the different composition of biological soil crusts in the Sonoran

(summer rain-dominated) vs the Mojave, Colorado Plateau and Great Basin deserts (winter rain-dominated). Winter-rain deserts have a rich flora of soil lichens and the cyanobacterial flora is heavily dominated by *Microcoleus* sp. In contrast, the summer rain-dominated Sonoran desert has only a small subset of the lichens found in the winter-rain deserts, while cyanobacterial flora is a complex community co-dominated by up to 10 species.

*Le temps, l'importance des précipitations et la température se traduisent par des réponses et une composition d'espèces différentes. Cette réponse variera selon les types de climat. Plusieurs régions caractérisées par des précipitations hivernales et d'autres par des précipitations estivales. Ceci est particulièrement remarquable dans le cas du désert Sonoran à précipitation estivale par opposition aux déserts Mojave, Colorado Plateau et Great Basin qui sont à précipitations hivernales. Les déserts à précipitations hivernales ont une flore de lichens très riche et la flore de cyanobactéries est fortement dominée par le genre *Microcoleus*. D'autre part les désert à précipitation estivale comme le Sonoran ont une flore de lichen réduite alors que la flore de cyanobactéries est complexe avec une co-dominance de 10 différentes espèces.*

Nitrogen Fixation

Nitrogen concentrations are known to be low in desert ecosystems relative to other ecosystems. Total atmospheric input over the past 10 000 years has been conservatively estimated about 3 kg N m² (ignoring cyanobacteria input), with 77% lost through wind erosion, ammonia volatilization, nitrification, and denitrification (Peterjohn & Schlesinger [1990]). Extensive surveys in cold deserts have revealed only a few nitrogen-fixing plants (Farnsworth et al. [1976]; Wullstein [1989]). Since

nitrogen can limit net primary productivity in many desert ecosystems, normal nitrogen cycles are critical to the fertility of semi-arid soils and in preventing desertification (Dregne [1983]).

Fixation de l'azote

Les sols désertiques sont reconnus pour avoir une faible concentration en azote. Une estimation conservatrice la fixe à 3 kg N/m² au cours des derniers 10 000 années et ce sans l'apport des cyanobactéries. Les pertes sont estimées à 77% par érosion éolienne, volatilisation ammoniacale, nitrification et dénitrification (Peterjohn & Schlesinger [1990]). Les déserts froids ne fixent que peu d'azote avec un nombre restreint de plantes fixatrices (Farnsworth et al. [1976]; Wullstein [1989]). L'azote étant une limite importante à la productivité primaire dans plusieurs écosystèmes désertiques, le cycle normal de l'azote est critique en ce qui regarde la fertilité des sols semi-arides en empêchant la désertification (Dregne [1983]).

Cyanobacteria and cyanobacterial-containing soil lichens can be an important source of both fixed nitrogen for plants and soils in desert ecosystems (Evans & Ehleringer [1993]; Belnap [1995]). Most biological soil crusts in western US are dominated by nitrogen-fixing cyanobacteria and lichens (*Microcoleus vaginatus*, *Scytonema myochorus*, *Nostoc* sp.) and the soil lichen *Collema*. All these species are capable of both light and dark nitrogen fixation (Pearl [1990]). Nitrogen inputs from biological crusts have been estimated from 1 to 100 kg ha⁻¹ annually (Harper & Marble [1988]). The lowest estimates are almost ten times atmospheric inputs estimates by Peterjohn & Schlesinger [1990]. Nitrogen fixation is highly dependant on past and present water and light regimes, as well as species composition

(Rychert et al. [1978]; Belnap [1996]), with maximum fixation at approximately 26°C and above 20% moisture. Past disturbance history is also a critical factor in determining fixation rates (Belnap [1995,1996]).

Les cyanobactéries et les sols qui contiennent des lichens et des cyanobactéries peuvent être une importante source d'azote à la fois pour les plantes et pour les sols dans des écosystèmes désertiques (Evans & Ehleringer [1993]; Belnap [1995]. La majorité des sols à croûtes édaïques dans l'ouest des USA sont dominés par des cyanobactéries fixatrices d'azote (Microcoleus vaginatus, Scytonema myochorus, Nostoc sp.) et des lichens (Collema). Toute ces espèces peuvent fixer l'azote en présence ou en absence de lumière (Pearl [1990]). On estime de 1 à 100 kg ha⁻¹/année l'apport d'azote par les croûtes édaïques (Harper & Marble[1988]). Les plus bas estimés sont 10 fois supérieurs à ceux de Peterjohn & Schlesinger [1990]. Ce processus de fixation d'azote est largement tributaire des régimes hydriques et photiques actuels et passés tout comme la composition des espèces (Rychert et al. [1978]; Belnap [1996]). La fixation maximale se situe vers 26 C° et au dessus d'une teneur en humidité de 20%. L'historique des perturbations passées est également un facteur critique pour connaître les taux de fixation (Belnap [1995, 1996]).

Five to 88% of N fixed by Nostoc has been shown to leak into the surrounding substrate (Belnap et al. [1997]; Magee & Burris [1954]). Nitrogen leaked from these organisms is available to nearby vascular plants (Mayland & MacIntosh [1966]). Vascular plants growing in biologically crusted areas show higher tissue concentrations of nitrogen when compared to plants in uncrusted soils (Harper & Pendleton [1993]; Belnap [1994]; Belnap & Harper [1995]). Since rainfall and dewfall events in desert areas are often too small to promote plant growth, but do

stimulate microbial community activity, biological soil crusts can be the dominant nitrogen source for the ecosystem. As with carbon, crusts contribute nitrogen to soils both under plants and plant interspaces, thereby counteracting the tendency of nutrients to concentrate around perennial plants.

On a démontré que de 5% à 88% de l'azote fixé par Nostoc est distribué dans le substrat (Belnap et al. [1997]; Magee & Burris [1954]). Cet azote est disponible aux plantes vasculaires à proximité (Mayland & MacIntosh [1966]). Les plantes vasculaires qui croissent sur des sols biocroustaux montrent une concentration en azote supérieure à celles ne poussant pas sur de tels sols (Harper & Pendleton [1993]; Belnap [1994]; Belnap & Harper [1995]). Comme les précipitations et les rosées sont des événements trop rares et de trop faible importance, mais sont capables de stimuler la vie microbienne. Ainsi les sols biocroustaux deviennent la principale source d'azote pour l'écosystème. Comme pour le carbone, les croûtes contribuent au bilan azoté du sol sous les plantes et dans les espaces intercalaires évitant ainsi une trop grande concentration autour des plantes vivaces.

Effects on Vascular Plants

Germination and establishment - The presence of crusts can affect vascular plants germination and establishment. While small cracks and crannies on the soil surface are sufficient for small-seeded plants to lodge and germinate, most large seeded-plants need some cover by soil or vascular plant litter. In deserts where plant litter is often limiting in interspaces, large native seeds generally have self-burial mechanisms (such as hygroscopic awns) or through rodent catching. Plants adapted to loose moving soils (such as sand dunes) or deep litter (forests)

accomplish this passively. However, exotic species may lack such adaptations. As crusts stabilize soils, germination can be inhibited in sites with well-developed crusts and low plant litter, as was recently demonstrated for the annual exotic grass *Bromus tectorum* in both the field and laboratory (Belnap, Kaltenecker unpublished data). Once the seeds germinate, biological soil crusts show no barrier to seedling root penetration (Belnap, Pendleton and Meyer unpublished data).

Influence sur les plantes vasculaires

Germination et établissement - La présence de sols croûteux affecter la germination et l'établissement des plantes vasculaires. Les fentes et les lézardes à la surface du sol peuvent permettre aux petites semences de pénétrer et de germer. Toutefois, les semences de plus fortes tailles doivent être par le sol ou par une litière. En milieu désertique les litières sont dans les espaces intercalaires, et les graines des plantes indigènes possèdent des mécanismes pour se couvrir comme la présence d'arêtes hygroscopiques ou par l'intermédiaires des petits rongeurs. Les plantes adaptées aux sols pulvérulents comme les dunes non stabilisées ou propres aux forêts avec une épaisse litière se voient protégées de manière passive pour germer. Toutefois, des espèces exotiques peuvent ne pas posséder de tels mécanismes assurant la germination et la présence de croûtes bien développées peut être un empêchement à la germination. Il en va de même pour ce qui est des litières qui sont généralement peu développées comme il a été récemment démontré chez *Bromus tectorum* sur le terrain et en laboratoire (Belnap, Kaltenecker, [données non publiées]). La présence de sols croûteux n'est pas un frein à la pénétration des racines après la germination (Belnap, Pendleton and Meyer [données non publiées]).

Seedling germination per se has not been shown to limit species density or presence in desert plant communities. Harper and Marble [1988] and Eckert et al. [1986] showed seedlings establishment and survival greater on crust-dominated soils than on soils lacking crusts. Experiments done with both fine and coarse-textured soils demonstrate that seedlings establishment and survival for both forbs and grasses can be much higher in crusted areas when compared to areas where the crust has been removed (Belnap [1993]; Harper and Sinclair [1985]; Sinclair et al. [1984]; Lesica and Shelley [1992]). No study has shown a negative relationship between crusts and vascular plant growth. Rather, many studies worldwide suggest that vascular plant cover is most often controlled by water and/or nutrient availability rather than other site factors (Dunkerly and Brown [1995]; Mabbutt and Fanning [1987]; Tongway and Ludwig [1990]).

La germination même des semis ne montre aucun empêchement à la densité ou la présences d'espèces dans les écosystèmes désertiques. Harper & Marble [1988] de même que Eckert et al. [1986] ont montré que l'établissement des semis et leur survie sont supérieurs sur les sols à croûtes édahiques que sur ceux qui en sont dépourvus. Il en va de même si on compare des sols croustaux à ceux où les croûtes ont été enlevé expérimentalement (Belnap [1993]; Harper & Sinclair [1985]; Sinclair et al. [1984]; Lesica & Shelley [1992]). Aucune étude n'a montré un effet négatif sur la croissance des plantes vasculaire par la présence de croûtes. Au contraire plusieurs études de par le monde tende à démontrer que les facteurs limites pour l'établissement des plantes vasculaires sont propres au milieu comme l'eau et la disponibilité de nutriments (Dunkerly & Brown [1995]; Mabbutt & Fanning [1987]; Tongway & Ludwig [1990]).

Some authors have suggested that there is a negative relationship between cover of biological crusts and vascular plants. However, in a recent study (Belnap et al. [in review], little correlation was seen between vascular plants and crustal cover at coastal and mid-elevation sites, At more arid low-elevation sites, correlation between vascular plant cover and cover of crustal components was generally positive. This relationship suggests that the presence of plants aids survival of crustal components, perhaps due to microclimate conditions associated with perennial vegetation (such as decreased soil surface temperatures and increased surface moisture due to shading). Rather than crusts inhibiting plants it appears more likely that crusts occur in spaces where vascular plants cannot grow and keep them out. Numerous other authors have reported crusts either do not compete with vascular plants (Anderson et al. (1982a); Beymer and Klopatek [1992]; Jeffries and Klopatek [1987]; Kleiner and Harper [1972, 1977a, b]) or actually enhance vascular plant cover (Carleton [1990]; Dadlich et al. [1969]; Graetz and Tongway [1986]; Ladyman and Muldavin [1994]; Ladyman et al. [1994]; Lessica and Shelley [1992]; Muncher et al. [1988]; Rosentreter[1986]).

Plusieurs auteurs ont suggéré une relation négative entre les espèces du couvert des croûtes édaphiques et les plantes vasculaires. Toutefois, dans une étude récente (Belnap et al. [en revue]) très peu de corrélation a été observée entre les plantes vasculaires et les croûtes édaphiques dans les sites côtiers de moyenne élévation. Au contraire, cette relation dans les sites arides de basse élévation a été plutôt positive. Cette relation suggère que la présence de plantes vasculaire contribue au développement des croûtes édaphiques probablement à cause des conditions inhérentes aux plantes vivaces comme le microclimat avec une réduction de la température de surface du sol et une augmentation de l'humidité apporté par l'ombrage. Il semble bien que les

croûte édaphiques se développent là où les plantes vasculaires ne peuvent croître. De nombreux auteurs ont rapporté qu'il n'y a pas de compétition entre les croûtes édaphiques et les plantes vasculaires (Anderson et al. (1982a); Beymer & Klopatek [1992]; Jeffries & Klopatek [1987]; Kleiner & Harper [1972, 1977a, b]) ou plutôt qu'elles contribuent à l'expansion des plantes vasculaires (Carleton [1990]; Dadlich et al. [1969]; Graetz & Tongway [1986]; Ladyman & Muldavin [1994]; Ladyman et al. [1994]; Lessica & Shelley [1992]; Muncher et al. [1988]; Rosentreter[1986]).

Nutrient levels in vascular plants - Plants growing on crusted soil often show higher concentrations and/or greater total accumulation of various essential nutrients when compared to plants growing in adjacent, uncrusted soils. In southeast Utah, leaf tissue nitrogen in annual, biennial and perennial species was 9-31% higher in crusted areas. Dry weight were greater as well (Belnap[1/995]; Belnap and Harper [1995]). This was verified with greenhouse experiments (Harper and Pendleton [1993]). Other authors have obtained similar results with other species (Brotherson and Rushforth [1983]; Shields and Durrell [1964]).

Les teneurs en nutriments des plantes vasculaires - Les plantes croissant sur des croûtes édaphiques ont surtout des concentrations élevées ou de plus grandes accumulations totales de divers nutriments essentiels en regard de plantes environnantes venant sur des sols dépourvus de croûte édaphiques. La teneur en azote des tissus foliaires des plantes annuelles, bisannuelles et vivaces du sud-est de l'Utah (USA) est de 9 à 31% plus élevés sur les sols croustaux. Il en va de même pour les contenus en matière sèche (Belnap[1/995]; Belnap & Harper [1995]). Ceci a été vérifié de manière expérimentale en serre (Harper & Pendleton [1993]). D'autres auteurs ont

obtenu des résultats analogues avec d'autres espèces (Brotherson & Rushforth [1983]; Shields & Durrell [1964]).

Several mechanisms have been postulated to explain this effect. Crusts accumulate nutrient rich fine soil and organic matter (Fryberger et al. [1988]; Campbell et al. [1989]; Gillette and Dobrowolski (1993). Material that blows across biological soil crusts can become trapped, either accumulating within low pockets in the microtopography or stock by exudate on algal sheaths. Algal sheaths are phototropic, and if not buried too deeply, will push through loose soil and organic matter trapping or entrangling the soil in the process (Campbell et al. [1989]). Danin et al. [1989] proposed a positive feedback loop based on this process in which nutrient-rich microsites develop, leading to germination and growth of vascular plants, which in turn contribute to a reduction in erodability and an increase in the accumulation of washed or wind blown soil.

Plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer cette situation. Les croûtes édaphiques accumulent les fines particules de sol et de matière organique riches en nutriments (Fryberger et al. [1988]; Campbell et al. [1989]; Gillette & Dobrowolski (1993). Les matériaux qui sont soufflés au dessus des croûtes édaphiques peuvent être captés et s'accumuler dans des dépressions de la microtopographie de surface ou simplement se déposer sur les exsudats des gaines d'algues. Ces gaines d'algues sont phototropiques et si elles ne sont pas enfouies profondément elle peuvent accumuler des particules organiques dans les sols meubles et les introduire par l'eau et le vent dans le processus de formation du sol (Campbell et al. [1989]). Danin et al. [1989] proposent un système fermé dans lequel se développent des microsites riches en nutriments, permettant ainsi la germination et la croissance de plantes vasculaires et qui en

retour, réduisent les risques d'érosion tout en contribuant à l'accumulation des particules de sol transportées par l'eau ou le vent

Cyanobacterial sheath material is often coated with negatively-charged clay particles. Positively charged macro-nutrients bind to these particles, and are thus prevented from leaching from the soil profile (Belnap and Gardner [1993]). , as dark crusts would be warmer. These clay particles are more nutrient-rich than sand (Black [1968]). Lange [1974] demonstrated that compounds in the gelatinous sheath material of half of the cyanobacteria species studied were able to chelate elements essential for their growth (e.g., iron, copper, molybdenum, zinc, cobalt and manganese). Four of the five genera shown to possess this ability (*Anabaena*, *Anacystis*, *Lyngbya* and *Nostoc*) are represented by common species in the biological crusts of western North American deserts (Shield and Durrell [1964]). It is also possible that nutrient differences are a result of a thermal effect , as dark crusts would be warmer than lighter uncrusted soils. and uptake of nutrient would occur at a higher rate. Herbivores and other consumers benefit directly from the enhanced nutrient status of these ecosystems (Belnap and Harper [1995]). Indirect effects include positive correlations soil mycorrhizae and microarthropod populations with the presence of well-developed biological soil crusts (Harper and Pendleton [1993]; Belnap unpublished data).

Les débris de gaines de cyanobactéries sont souvent recouverts de micelles argileuses chargées négativement. La charge positive des macronutriments fixée à ces particules en prévient leur lessivage (Belnap & Gardner [1993]), car les croûtes de couleur foncée ont une température plus élevée. Ces micelles argileuses sont plus riches en nutriments que le sable (Black [1968]). Pour sa part Lange [1974] a démontré que la composition gélatineuse des gaines de la

moitié cyanobactéries était tout à fait capable de capter les éléments essentiels à la croissance des plantes, comme le fer, le cuivre, le molybdène, le zinc, le cobalt et le manganèse. Quatre des cinq genres présents dans les croûtes des déserts de l'ouest des USA soit Anabaena, Anacystis, Lyngbya et Nostoc ont cette caractéristique (Shield & Durrell [1964]). Il est également possible que cette différence dans les nutriments soit due à un effet thermique causé par la teinte plus foncée des croûtes par rapport à des sols plus clairs et non croûtés et par une consommation plus élevée de nutriments. Les herbivores comme les autres consommateurs bénéficient directement des avantages de ces écosystèmes en matière de nutriments (Belnap & Harper [1995]). Un autre effet positif touche les relations avec les mycorhizes et les populations d'arthropodes dans le bon développement des croûtes édahiques (Harper & Pendleton [1993]; Belnap, données non publiées).

Water Relations

The effect of biological soil crusts on soil water relations is highly variable between different regions., soils and climatic regimes. Crustal development (e.g., cyanobacterial, lichen, moss), climatic regimes, the amount of surface roughness, time since destructive disturbance, soil texture and soil structure can all heavily influence hydrologic cycles at a given site. Soil texture is especially important and can override any effects of biological crusts. For instance, soil with high shrink-swell clays have low infiltration rates, and sandy soils have high infiltration rates, regardless of the biological soil crusts present.

Les relations avec l'eau

Les relations entre les croûtes édaïques et l'eau du sol sont hautement variables d'une région à l'autre selon les types des sols et les régimes climatiques. Le développement des croûtes composées de cyanobactéries, de lichens et de mousses, les régimes climatiques, la rugosité de la surface, la durée depuis la dernière perturbation, la texture et la structure du sol, ont toutes une influence profonde sur les cycles hydrologiques d'un site en particulier. La texture du sol est particulièrement importante avec un impact supérieur à tous les autres facteurs sur les croûtes édaïques. A titre d'exemple les sols composés d'argiles gonflables ont un faible taux d'infiltration de l'eau alors que les sables ont un taux bien supérieur, sans égard aux croûtes.

Research results conducted under a variety of soil and climate conditions around the world show the variable, and interactive, effects of biological soils crusts and soil properties. While the presence of the mucilaginous cyanobacteria can decrease soil permeability, increase surface roughness can increase water pooling and residence time. Consequently, in cool and cold deserts where frost-heaving is common and biological soil crusts greatly increase soil surface roughness, the amount and depth of rainfall infiltration. Under sagebrush mounds in a clayey-skeletal montmorillonitic soils in southern Idaho, sites with a high cover of biological soil crusts in coppice and moss-grass microsites had significantly higher infiltration rates than adjacent bare or vesicular dominated soils (Blackburn et al. [1990]; Johnson and Gordon [1986] ; Pierson et al. [1994a, b]; Johnson and Rosentreter [1988]). (However, this results was complicated by the presence of more plant litter under the shrubs than in plant interspacee, which may have been responsible for this increase). In a Utah sandy loam soil, infiltration rates increased with increased lichen-dominated crusts (Loope and Gilford [1972], and 3-year-old

algal crusts decreased time ponding, although infiltrations rates, once runoff began, were the same with or without the crust (Williams et al.[1995b]).

Des recherches effectuées autour du monde dans différentes conditions édaphiques et climatiques ont montré à la fois, des interactions et des effets variés sur les propriétés des sols biocroûtaux. Tandis que la présence de mucilage sur les gaines des cyanobactéries pouvait réduire la perméabilité du sol, en même temps ce phénomène favorisait la rugosité des croûtes et augmentait la captation de l'eau et la durée de sa présence dans l'écosystème. En conséquence dans les déserts frais ou froids, où les phénomènes de cryoturbation sont courants, les croûtes augmentent la rugosité du sol de même que la quantité d'eau infiltrée et la profondeur atteinte. Ainsi, au sud de l'Idaho (USA), sous les fourrés d'*Artemisia tridentata* avec un sol de montmorillonite squelettique des terrains recouverts de croûtes édaphiques dans des microsites sous fort couvert végétal les infiltrations d'eau étaient supérieures aux sols nus adjacents (Blackburn et al. [1990]; Johnson & Gordon [1986]; Pierson et al. [1994a, b]; Johnson & Rosentreter [1988]). Ces résultats doivent être interprétés avec précaution puisque la litière était plus importante dans les fourrés que dans les parties intercalaires, ce qui pourrait expliquer ces augmentations. Sur un loam sableux de l'Utah, le taux d'infiltration de l'eau augmente à mesure que s'installent les croûtes à dominance de lichens (Loope & Gilford [1972] mais une croûte dominée par des algues de trois ans a moins longtemps gardée sa concentration en eau même si l'infiltration a débuté avec l'écoulement et n'a montré aucune différences, que le sol soit nu ou croustal (Williams et al.[1995b]).

In warm deserts, where frost-heaving is not present and biological soils crusts are flat, infiltration rates appear to depend more on soil type and climatic regimes, and so are site-specific. Reduced infiltration rates as a result of biological soil crust cover have been reported for sandy soils in Arizona (USA) (Brotherson and Rushforth [1983]), Australian sandy soils (Bond [1964]; Eldridge [1993a, b]; Rogers [1977]; Stanley [1983]; Graetz and Tongway [1986]), and Israel sandy soil (Yair [1990]). In New South Wales, Australia, infiltration rate increased on a transect through a sandy-loam soil as grazing decreased and biological crust cover increased. However, comparison with adjacent ungrazed soils with a continuous cover of lichens and mosses showed reduced infiltration (Eldridge [1993b]). Infiltration studies conducted on sandy soils of Oklahoma and Kansas (USA) (Booth [1941]) and silt-loams and clayey silt-loams in Arizona (Faust [1970, 1971]) failed to find any influence of biological soil crusts on infiltration rates.

Dans les déserts chauds où les phénomènes de cryoturbations n'existent pas et les croûtes sont plates les infiltrations d'eau semblent dépendre surtout du type de sol et du régime climatique et elles sont propres à chaque site. Des taux d'infiltration plus lents résultant de croûtes édaphiques ont été observés sur des sols sableux en Arizona (Brotherson & Rushforth [1983]), en Australie (Bond [1964]; Eldridge [1993a, b]; Rogers [1977]; Stanley [1983]; Graetz & Tongway [1986]) et en Israël (Yair [1990]). Dans les Nouvelles Galles du Sud en Australie des mesures d'infiltrations ont été effectuées selon un transect sur un loam sableux et ont montré que les infiltrations d'eau augmentaient au même rythme que diminuait la paissance. Cependant une autre étude comparative portant sur un sol adjacent non pâturé avec un couvert de lichens et de mousses, a démontré une réduction des infiltrations (Eldridge [1993b]). D'autres études portant sur les infiltrations sur des sols sableux en Oklahoma et

au Kansas (USA) (Booth [1941]) des loams limoneux et des loams limono-argileux en Arizona (Faust [1970, 1971]) n'ont montré aucune influence des croûtes édahiques sur les taux d'infiltration.

Conversely, components of biological soil crusts rapidly swell (Shields and Durrell [1964]) up to 13 times the dry volumes (Campbell [1977]). potentially closing flow pathways through soils. Scanning electron microscopy shows sufficient openings in sandy loam soils for water flow (Belnap and Gardner [1993]) but concentration of silt and clay particles, combined with swelling will restrict infiltration even in sandy soils when wet (Verrecchia et al. (1995). The hydrophobic nature of some microphytes have been speculated to contribute to soil surface sealing (Bond [1964]), however, other authors have experimental evidence that shows these organisms to be highly hydrophilic (Kidron, personal communication).

À l'inverse les croûtes édahiques gonflent rapidement (Shields & Durrell [1964]), jusqu'à 13 fois le volume initial anhydre (Campbell [1977]), avec l'éventualité de colmater les passages d'infiltration l'eau du sol. Une étude au microscope à balayage électronique montre que les ouvertures sont suffisantes dans les loams sableux (Belnap & Gardner [1993]) bien que les concentrations de particules de limon et d'argile puissent restreindre les infiltrations même dans les sols sableux humides (Verrecchia et al. (1995). On a également spéculé sur le comportement hydrophobe de certaines microphytes qui scelle la surface du sol (Bond [1964]), alors que d'autres auteurs ont montré que ces mêmes organismes étaient fortement hydrophiles (Kidron, communication personnelle).

The influence of biological crust on effective hydraulic conductivity (K_e : the rate at which water moves through the soil profile under field conditions) is also variable. Lichens-dominated crusts in Utah decreased K_e (Loope and Gilford [1972]). Lichen and algal crusts in Australia were associated with high K_e (Greene et al. [1990]). Algal crusts in Utah and non-disturbed Nevada crusts had no discernible influence on K_e (Williams [1993]; Dobrowalski [1994]).

L'influence des croûtes édaïques sur la conductivité hydrique, où K_e est le taux de percolation de l'eau dans sol sous des conditions de terrain, est également variable. Les croûtes dominées par les lichens en Utah voient leur K_e diminuée (Loope & Gilford [1972]). En Australie les croûtes dominées par des lichens ou des algues montrent un K_e élevé (Greene et al. [1990]). Par ailleurs les croûtes édaïques dominées par des algues en Utah et celles qui ne sont pas perturbées au Nevada ne permettent pas de discerner une influence sur le K_e (Williams [1993]; Dobrowalski [1994]).

Though overall infiltration of precipitation is critical for plant growth, where water infiltrates can also be critical in maintaining plant community structure. Recent work done on banded vegetation has shown that water infiltration and runoff patterns can be important in maintaining vegetative community structure in hyper-arid zones. Banded vegetation occurs in very flat areas where rainfall is too low to support homogenous distribution of vegetation: instead, plants are concentrated in bands that occur perpendicular to the flow of water, These bands capture water, nutrients and fine soil particles. The bigger the bands, the more effective they are in resource capture; however, their overall size is limited by rainfall and nutrients. Biological soil crusts cover inter-band soils. When these inter-band biological soil crusts are disrupted, water infiltration increases between vegetated areas. This

results in less water reaching the vegetated bands, causing large die-offs. This was also seen in Israel, where vegetation died when water infiltration was increased in plant interspace (Zaady, personal communication)

Quoique toute l'infiltration de l'eau de pluie soit critique pour la croissance des plantes elle l'est également pour le maintien de la structure de la végétation. De récents travaux effectués sur les brousses tigrées⁵ ont montré que l'infiltration de l'eau et son mode de ruissellement sont importants pour le maintien de la structure des communautés végétales des zones ultra arides. Les brousses tigrées se développent dans des régions sans relief et où les précipitations ne sont pas assez abondantes pour permettre une distribution homogène de la végétation. Pour obvier à ces contraintes hydriques les plantes se concentrent en bandes parallèles perpendiculairement à l'écoulement des eaux de surface. Ces bandes captent ainsi l'eau, les nutriments et les fines particules du sol. Plus ces bandes sont développées, plus elles sont efficaces à retenir les ressources en eau et en nutriments. Toutefois, leur étendue est fonction de l'importance des précipitations et de la disponibilité des nutriments. Les croûtes édaphiques se retrouvent dans les espaces séparant les bandes de végétation. Lorsque ces bandes intercalaires sont perturbées l'infiltration de l'eau augmente. Ceci a pour effet d'apporter moins d'eau aux bandes à végétation causant la dégradation et la mort de cette dernière. Ceci a également été observé en Israël (Zaady, communication personnelle).

The effect of biological soil crusts on soil moisture is also variable. Soils under biological crusts showed deeper water penetration into the profile and greater availability during drought (Brotherson and Rushforth [1983]; Abrahams et al.

⁵Terme consacré pour décrire les végétations désertiques ou semi-désertiques réparties en bandes parallèles.

[1988]). The ability of the crust to seal the soil surface and reduce evaporation due to high clay and silt concentrations in the crusts has been repeatedly proposed (Brotherson and Rushforth [1983]; Abrahams et al. [1988]). and recently supported by research specifically designed to address the issue (Verrecchia et al. [1995]). However, this can vary. In Utah and Mexico, soil moisture was less under disturbed crusts than intact crusts (Harper and Marble [1988]; Meyer and Garcia-Moya [1989]). Increased soil temperature, through the absorption of solar energy by black crusts, may increase soil moisture evaporation rates (Harper and Marble [1988]).

L'effet des croûtes édaphiques sur le contenu en humidité du sol est également variable. Les sols directement sous les croûtes ont été pénétrés plus profondément par l'eau avec une plus grande disponibilité en les période de sécheresse (Brotherson & Rushforth [1983]; Abrahams et al. [1988]). Plusieurs auteurs ont proposés que les croûtes peuvent sceller la surface du sol en réduisant l'évaporation à cause des concentrations élevées en argiles et en limon (Brotherson & Rushforth [1983]; Abrahams et al. [1988]). Récemment les travaux de Verrecchia et al. [1995] ont appuyé cette hypothèse par des recherches spécifiques à cet effet, bien que ceci puisse varier. En Utah et au Mexique plusieurs auteurs ont démontré que l'humidité était moindre sous les croûtes perturbées que celles qui étaient intactes (Harper & Marble [1988]; Meyer & Garcia-Moya [1989]). L'augmentation de la température du sol causée par l'absorption d'énergie solaire par les croûtes noires peut accroître le taux d'évaporation (Harper & Marble [1988]).

As can be seen above, the impact of crusts on hydrologic cycles is highly site-specific. While much of the variation is probably due to soil and crust differences,

this is difficult to assess due to lack of standardized data collection methods and better descriptions of soil, crust and climate characteristics at each study site.

Comme on peut le constater rplus haut l'impact des croûtes sur les cycles hydriques est spécifique à chaque site. Bien que la variation soit largement tributaire des différences de sols et de type de croûte ceci est difficile à bien évaluer en l'absence de méthodes standards de prise de données et de meilleures descriptions des sols, des croûtes et des caractéristiques climatiques de chaque site.

Soil Stabilization - Wind and water can be major erosive forces in deserts, as sparse vegetation leaves large soils spaces unprotected by plant litter or vegetative cover (Goudie [1978]). These interspace soils in deserts is most often stabilized by rocks or biological crusts. Biological soil crusts play an important role in both preventing soil loss and facilitating soil accretion. They contribute to aggregate stability, surface and subsurface organic matter, soil structure and soil surface microtopography as a result of physical and chemical attributes (Booth and Durrell [1941; Fletcher and Martin [1948]; Shields and Durrell [1964]). Contribution to aggregate stability can be visually assessed on both a micro- and macro-scale (Belnap [1994]; Belnap and Gardner [1993]).

***La stabilisation du sol** - Le vent et l'eau peuvent être les deux principaux agents d'érosion dans les désert, d'autant plus que de grandes plages de sols sont sans protection en l'absence de couvert végétal ou de litière (Goudie [1978]). Ces sols sans protection sont le plus souvent stabilisés soit par des pierres ou par des croûtes édaphiques. Ces croûtes peuvent jouer un rôle important en prévenant les pertes de sols et au contraire en favorisant l'accumulation de*

sédiments éoliens. Ces croûtes contribuent à maintenir la stabilité des agrégats de même que la matière organique en surface, et sous la surface du sol a structure du sol et sa microtopographie de surface résultant des caractéristiques physiques et chimiques (Booth & Durrell [1941; Fletcher & Martin [1948]; Shields & Durrell [1964]). On peut évaluer cette contribution à la stabilité des agrégats visuellement aussi bien qu'à l'échelle microscopique ou macroscopique (Belnap [1994]; Belnap & Gardner [1993]).

As seen in the microstructure chapter, polysaccharides extruded by the cyanobacteria and green algae, in combination with lichen and moss "rootlets", entrap and bind soil particles together, increasing the size of soil aggregates. As soil aggregates get larger, they are heavier, have a greater surface area, and are therefore more difficult for wind or water to move. In both wet and dry soils, these structures can be seen firmly gluing soil particles together at up to 7 cm below the soil surface. The presence of biological soil crusts enable otherwise loose sandy soils to stay in place on steep slopes, and stabilize pockets of very shallow soil (Bond and Harris [1964]; Marathe [1972]; Gayel and Shtina [1974]; Danin and Yaalon [1980]; Shultgen [1985]; Graetz and Tongway [1986]; Campbell et al. [1989]; Danin et al. [1989]; Belnap and Gardner [1993]). Rough microtopography also slows both wind and water erosion by creating a still air boundary layer to protect against wind erosion. Providing detention dams creates pooling and slowed flows, thus giving sediment time to settle out of the water and reducing sediment loss (Brotherson and Rushforth [1983]; Alexander and Calvo [1990]). The degree to which different types of crusts protect the soil surface from both wind and water erosion is: bare soil < algal crusts < lichen/moss crust (Belnap and Gillette [1997, 1998]; Kinnell et al. [1990]; Eldridge and Greene [1994]; Tchoupopnou [1989]).

Biological soils crusts are unambiguously effective in reducing wind erosion of soil (Belnap and Gillette [1997, 1998]).

Comme nous l'avons vu précédemment les polysaccharide sécrétés par les cyanobactéries et les algues vertes associés aux rhizoïdes des lichens et mousses, lient les particules de sol en augmentant la taille des agrégats. Comme ces derniers augmentent de taille et de poids et occupent une plus grande superficie, ils offrent plus de résistance aux forces érosives de l'eau et du vent. Sur des sols secs et mouillés ces structures peuvent être observées jus qu'à 7 cm sous la surface du sol. D'autre part la présence de croûtes biologique contribue à maintenir des sols pulvérulents, comme des sables, en place sur de fortes pentes et stabiliser des poches de sols très minces (Bond & Harris [1964]; Marathe [1972]; Gayel & Shtina [1974]; Danin & Yaalon [1980]; Shultgen [1985]; Graetz & Tongway [1986]; Campbell et al. [1989]; Danin et al. [1989]; Belnap & Gardner [1993]). Une rude microtopographie de la surface des croûtes ralenti le processus d'érosion tant éolien qu'hydrique en créant un coussin d'air. En créant de petits barrages, l'eau est retenue et son écoulement ralentie. Ceci a pour effet de permettre aux sédiments de se stabiliser sur place et en réduire les pertes (Brotherson & Rushforth [1983]; Alexander & Calvo [1990]). Voici par ordre croissant le degré de protection contre l'érosion apporter par les croûtes édahiques; d'abord le sol nu, puis les croûtes dominées par les algues vertes, et finalement celles dominées par les lichens et les mousses (Belnap & Gillette [1997, 1998]; Kinnell et al. [1990]; Eldridge & Greene [1994]; Tchoupopnou [1989]). Il ne peut subsister de doute sur l'efficacité des croûtes édahiques à rréduire l'érosion éolienne (Belnap & Gillette [1997, 1998]).

EFFECTS OF DISTURBANCE

Many uses of deserts result in impacts to the biological soil crusts. The largest impacts come from driving off-road with vehicles, including military and civilian vehicles; trampling by livestock and people; and various mining activities. Effects of these activities are especially noticeable at sites with highly erodible soils with high topographic relief.

Plusieurs activités ont un impact sur les croûtes édaphiques. Parmi les principales mentionnons la circulation hors-piste des voitures et camions civiles ou militaires, le piétinement des animaux en divagation et les activités humaines, reliées à l'industrie minière. C'est particulièrement le cas où le relief est accidenté et susceptibles à l'érosion.

Species composition - Surface disturbance also results in changes in species composition of soil crusts. While multiple species of soil lichens and mosses, as well as 4 or more species of cyanobacteria, can be found in untrampled areas on most soil types, no lichens and only one species of cyanobacteria are generally found in directly-adjacent trampled areas (Belnap [1995]). Changes in species composition has implications for both soil stability and nutrient inputs.

Les perturbations de surface ont comme conséquences directes des changements de compositions des espèces formant les croûtes édaphiques. Alors que de nombreuses espèces de lichens, soit plus ou moins quatre espèces ou de cyanobactéries, se retrouvent dans des lieux non piétinés et sur des sols divers, aucun lichen et une seule espèce de cyanobactérie occupe des lieux

piétinés adjacents (Belnap [1995]) . Ce changement a des implications tant sur la stabilité du sol que sur la disponibilité des nutriments.

Microtopography - Trampled surfaces are generally flat, whereas untrampled interspace surfaces can support cyanobacterial pedicels from 1-7 cm high (depending on climate of the site). Flattened surfaces do not slow water or wind velocity, nor does sediment have an opportunity to settle out; thus more sediment is lost from trampled sites than untrampled sites. Water residence time on smooth is shorter, and water infiltration reduced (Harper and Marble [1988]).

Microtopographie — Les croûtes qui sont l'objet de piétinement ont généralement un relief plat alors celles qui ne le sont pas peuvent avoir des pédicelles de cyanobactéries allant de 1 à 7 cm de hauteur selon le microclimat. Ces surfaces dépourvues de relief ne sont pas aptes à retenir l'eau ou à diminuer la vitesse de l'air. ni à retenir les sédiments si elles sont piétinées. Lors de pluies la persistance de l'eau sur les croûtes lisses est moindre tout comme l'infiltration qui s'en trouve réduite (Harper and Marble [1988]).

Soil Stability - Different soils have different intrinsic soil strength that vary with moisture content. Arid soils with little tendency to form inorganic aggregates (e.g. sandy soils) are more susceptible to stresses when dry, while soils with inorganic crusting are more susceptible to impacts when soils are wet. Trampling greatly accelerates desertification process through increased soil loss and water runoff. Soils in arid regions are often highly erodible and soil formation is extremely slow, taking 5 000 to 10 000 years (Dregne [1983]).

La stabilité du sol — Chaque sol a des caractéristiques, des faiblesses et des forces qui lui sont propres. Les sols arides sableux qui forment surtout des agrégats minéraux sont plus susceptibles au stress de la sécheresse, alors qu'à l'inverse les sols à structure organique sont plus sensibles aux impacts de l'eau. Le piétinement par les animaux accélère beaucoup le processus de désertification par la perte de sol causé par l'écoulement superficiel des eaux. Les sols des régions désertiques sont extrêmement sensibles à l'érosion et leur formation s'étend sur de longues périodes allant de 5 000 à 10 000 années (Dregne [1983]).

Crustal components are brittle when dry and the connections they make between sand grains easily crushed. Therefore, compressional disturbances, such as those generated by animal, people and vehicular traffic, can severely affect the ability of crusts to stabilize soils (Belnap and Gillette [1997]; Williams et al. [1995a]). Damage to the underlying cyanobacterial sheath material is non-repairable, since living cyanobacteria are no longer present at these depths to regenerate filament and sheath materials.

Les diverses composantes des croûtes sont fragiles à l'état sec et les liens entre les grains de sable et les agrégats facilement brisés. Ainsi, la pression exercée par le passage des animaux des gens ou des véhicules altèrent profondément la possibilité des croûtes à stabiliser le sol (Belnap & Gillette [1997]; Williams et al. [1995a]). Les dommages aux gaines de cyanobactéries sous-jacentes à la surface du sol sont irréparables puisque ces dernières ne sont plus présentes, donc incapables de régénérer filaments et gaines.

Water erosion from plots with biological soil crusts, undisturbed for two to three years, was significantly less than from plots without crusts in Utah and Idaho (Williams et al. [1995b]; Loope and Gilford [1972]; Blackburn et al. [1990]; Pierson et al. [1994a, b]). Lower erosion rates were not simply due to decreased runoff, strongly suggesting that the reduced erodibility was attributable to conditions unique to the coppice and moss-grass microsites. Globally, many authors have reported that presence of biological soil crusts reduces soil susceptibility to water erosion through reduced raindrop erosion and sediment loss from sites (Alexander and Calvo [1990]; Beymer and Klopatek [1992]; Eldridge [1993]; Eldridge and Greene [1994]; Foth [1978]; Harper and Marble [1988]; Ladyman and Mudavin [1996]).

Dans une série d'expériences en Utah et dans l'Idaho, les parcelles contenant des croûtes édaphiques non perturbées depuis deux à trois ans ont été nettement moins érodées par l'eau que celles qui en étaient dépourvues (Williams et al. [1995b]; Loope & Gilford [1972]; Blackburn et al. [1990]; Pierson et al. [1994a, b]). Cette diminution de l'érosion hydrique n'était pas uniquement causée par le ruissellement, mais ressemblait plutôt à ce qui se passe sur les microsites avec des rejets, des mousses et des herbes. D'une manière plus globale, plusieurs auteurs ont rapporté une plus grande résistance à l'érosion hydrique en particulier à l'effet de l'impact des gouttes de pluie et la perte de sédiments (Alexander & Calvo [1990]; Beymer & Klopatek [1992]; Eldridge [1993]; Eldridge & Greene [1994]; Foth [1978]; Harper & Marble [1988]; Ladyman & Mudavin [1996]).

All studies have shown that crust cover reduces wind erosion on all soil types by requiring much higher wind speeds to initiate soil particle movement (Belnap and

Gillette [1997, 1998]; McKenna-Neuman et al. [1996]; Williams et al. [1995a]). Resistance to wind erosion parallels biological crust development. Well-developed crusts (with lichens and mosses) on all soils tested conferred the greatest erosion resistance, when compared with less-developed crust. Compressional disturbances to the crusts greatly decrease resistance to wind erosion for all soil types, regardless of the disturbance regime or soil type, as cyanobacteria and lichens are brittle when dry and crushed easily. Vehicle tracks result in greater damage than hoof prints on a given soil type. After 10 years of recovery, sandy soils tested in southeast Utah were still susceptible to wind erosion at commonly-occurring wind speeds (Belnap and Gillette [1997, 1998]).

Toutes les études ont montré que le couvert offert par les croûtes réduit l'érosion éolienne sur tous les types de sols. Des vents de plus forte vélocité sont nécessaires pour enclencher le mouvement des particules édaphiques (Belnap & Gillette [1997, 1998]; McKenna-Neuman et al. [1996]; Williams et al. [1995a]),

Il y a une corrélation entre la développement des croûtes édaphiques et la résistance à l'érosion éolienne. Les croûtes bien développées et particulièrement celles composées de lichens et de mousses sur tous les types de sols étudiés offrent une plus grande résistance à l'érosion en regard des sols où les croûtes sont moins développées. Les perturbations des croûtes par compression du sol diminuent la résistance à l'érosion éolienne quelque soit le type de sol et quelque en soit la fréquence car les Cyanobactéries et lichens sont particulièrement fragiles à l'état sec et facilement broyés. C'est le cas des traces de voitures qui sont plus dommageables au sol que les empreintes laissées par les animaux. Après 10 ans des sols sableux étudiés dans le sud est

de l'Utah étaient toujours sensibles à l'érosion causée par la vitesse normale des vents (Belnap & Gillette [1997, 1998]).

Decreases in the wind resistance of soils is directly associated with increased sediment movement (Leys [1990]; Williams et al. [1995a]). Nearby biological soil crusts can be buried by blowing sediment, resulting in the death of the photosynthetic organisms (Belnap [1995, 1996]). Because over 75% of the photosynthetic biomass and almost all photosynthetic productivity, is from organisms in the top 3 mm of these soils, very small soil losses can dramatically reduce site fertility and further reduce soil surface stability. In addition, many plants have relatively inflexible rooting depths, and often cannot adapt to rapidly changing soil depths.

Une baisse de la résistance des sols au vent signifie automatiquement une augmentation du mouvement des particules sédimentaires (Leys [1990]; Williams et al. [1995a]). Les croûtes édaphiques au voisinage peuvent être recouvertes par des sédiments d'origine éolienne provoquant ainsi la mort des organismes faisant la photosynthèse (Belnap [1995, 1996]). Plus de 75% des organismes effectuant la photosynthèse et la presque totalité de la productivité provient des organismes qui sont logés dans les 3 premiers mm du sol. En réalité de petites pertes de sol peuvent avoir une influence négativement sur la fertilité des sols tout en réduisant la stabilité de surface. D'autre part, plusieurs plantes ont des systèmes racinaires qui ne s'implantent qu'à des profondeurs spécifiques et de ce fait ne s'adaptent que très lentement aux changements de profondeur des sols.

Nutrient cycles

Nitrogenase activity can be dramatically reduced in soil crusts after experimentally-applied disturbance (Belnap & al. [1994], Belnap [1995,1996]), Disturbance by human feet, mountain bikes, four-wheel drive trucks, tracked vehicles (tanks), and raking all resulted in an immediate 40-80% in nitrogenase activity. After 6-9 months, nitrogenase activity had dropped still lower in the disturbed areas than the initial measurements, with treatments showing an 80-100% reduction in nitrogenase activity.

Le rôle de la nitrogénase dans la fixation de l'azote peu être profondément altéré dans les croûtes édaphiques suite à des perturbations expérimentales (Belnap & al. [1994], Belnap [1995,1996]). Les perturbations occasionnées par les empreintes de pas , des vélos ou des véhicules tout-terrain occasionnent une réduction immédiate de l'ordre de 40 à 80% de cette activité enzymatique. Plus encore des mesures effectuées dans une période de 6 à 9 mois après les perturbations montrent un déclin allant de 80 à 100% de l'activité de la nitrogénase.

Crust disturbance can result in large decreases in soil nitrogen through a combination of reduced input and elevated losses (Peterjohn & Schlesinger [1990]). Current long-term studies demonstrate a 42% decrease in soil nitrogen and 34% decrease in plant tissue nitrogen 25 years following release from grazing. The greatest long-term impact of disturbance may be on the soil microbial pool: plant-available nitrogen can decrease almost 80% following disturbance. This has large implications for ecosystems that are dependant on biological crusts for nitrogen, such as the Colorado Plateau (Evans & Ehleringer [1993], Evans & Belnap [1999]). Reduced fertility of systems is one of the most problematic aspects of desertification (Dregne [1983]).

Non seulement la perturbation des croûtes induit une énorme réduction de l'azote du sol, mais également en réduisant l'apport d'azote en augmentant les pertes considérablement (Peterjohn & Schlesinger [1990]). Des études à long terme nous montrent une diminution de 42% de l'azote du sol et de 34% du contenu en azote dans les tissus végétaux 25 ans après que la paissance fut arrêtée. L'impact le plus important de ces perturbations sur le sol est probablement au niveau du pool microbien; l'azote disponible à la croissance des plantes diminue de 80% après une perturbation. Ceci a un impact majeur sur les écosystèmes qui dépendent des croûtes édaphiques pour leur apport en azote comme c'est le cas pour le Plateau du Colorado (Evans & Ehleringer [1993], Evans & Belnap [1999]). La réduction de la fertilité des systèmes biologiques est l'aspect le plus problématique de la désertification (Dregne [1983]).

Albedo

Albedo is also of concern in semi-arid and arid systems. When trampled surfaces were compared to untrampled surfaces, there was up to a 50% increase in reflectance from 0,25 to 2,5 μm (Belnap [1995]) this represents a change in the surface energy flux of approximately 40 watts/m². Large acreages of trampled areas can lead to changes in regional climate patterns in many regions (Sagan et al.[1979])

L'albédo est également un facteur important à considérer dans les déserts semi-arides et arides. Les surfaces piétinées par opposition à celles qui l'ont pas été montrent une augmentation de la réflexion de la lumière de l'ordre de 0,25 à

2,5 μm (Belnap [1995]), ce qui représente un changement considérable dans le flux énergétique de surface de l'ordre de 40 watts/m². De vastes espaces soumis au piétinement peuvent mener à des changements climatiques régionaux dans plusieurs endroits (Sagan et al. [1979])

Changes in surface albedo will result in changes in soil temperatures. Trampled surfaces have significantly different surface temperatures than untrampled surfaces. For example, trampled surfaces in southeast Utah were found to be 23° C cooler than adjacent crusted surfaces. In the winter, surface temperatures of well-developed crusts were up to 14°C higher than ambient air temperature (Belnap [1995]). Surface temperatures can be very important in desert systems. Nitrogenase activity is heavily temperature dependent, with lower temperatures resulting in lower activity levels (Rychert et al. [1978]). Altered soil temperatures can be expected to affect microbial activity, plant nutrient uptake rates and soil water evaporation rates. Soil temperatures have been shown to affect seed germination time and seedling growth rates for vascular plants. Timing of these events is often critical in deserts, and relatively small delays can reduce species fitness and seedling establishment which may eventually affect community structure (Bush & Van Auken [1991]). Food and other resources are often partitioned among ants, arthropods and small mammals on the basis of surface temperature-controlled foraging times (Doyen & Tschinkel [1974], Crawford [1991], Wallwork [1982]). Many small desert animals are weak burrowers, and soil surface microclimates are of great importance to their survival (Larmuth [1978]). Consequently, altering surface temperatures can affect nutrient availability and community structure for many desert organisms, thus increasing susceptibility to desertification.

Les variations de l'albédo en surface du sol se traduisent automatiquement en variations de la température de ce dernier. Les surfaces piétinées ont des températures différentes des surfaces qui ne l'ont pas été. À titre d'exemple les surfaces piétinées du sud-est de l'Utah ont une température inférieure de 23° C à celles de la surface des croûtes édaphiques. En période hivernale, la température de surface des croûtes édaphiques est de 14° C, supérieure à l'air ambiant (Belnap [1995]). Les températures de surface du sol sont d'une grande importance dans un système désertique. La fixation de l'azote par la nitrogénase est directement dépendante de la température (Rychert et al. [1978]). Des températures inférieures affectent également l'activité microbienne, le taux de prélèvement des nutriments par les plantes tout comme de l'évaporation de l'eau. Il en va de même pour les temps de germination et de la croissance des plantules chez les plantes vasculaires. Le synchronisme de ces événements est critique en milieu désertique. De légers décalages peuvent réduire la résistance des plantules, ce qui affectera toute la structure de la communauté biologique (Bush & Van Auken [1991]). Les ressources, particulièrement les ressources alimentaires, sont réparties entre les fourmis, les arthropodes et les petits mammifères en fonction des températures de surface du sol. Celle-ci contrôle les périodes d'alimentation (Doyen & Tschinkel [1974], Crawford [1991], Wallwork [1982]). Plusieurs petites espèces animales des déserts sont composées de mauvais fouisseurs, et le microclimat de la surface du sol est d'une importance cruciale pour leur survie (Larmuth [1978]). Par voie de conséquence toute altération significative de la température de surface du sol a un impact sur la disponibilité alimentaire et la structure des différentes communautés biologiques du désert d'où une augmentation de la prédisposition à une désertification accrue.

Fire

High intensity fire will burn biological crusts, resulting in reduction of visible cover, biomass and species diversity (Callison & al. [1985]) Greene & al. [1990] Johansen & al. [1993]). The extent of damage depends on the type of plant community in which the crust occurs, the distribution of fuel and thus fire intensities (Johansen & al. [1993]). Arid and semiarid communities historically had patchy plant distribution, resulting in discontinuous fuel with biological crusts between (Whisenant [1990]). Biological crusts provide little fuel to carry a fire through interspaces, thereby acting as "refugia" to slow the spread of fire and decrease its intensity (Rosentreter [1986]). Unburned islands of vascular vegetation and biological crust provide propagules for reestablishment of the community in burned areas. Johansen & al. [1993] observed that the structural matrix of the crust was left intact following fire, maintaining stability against erosive forces following fire during the recovery period for vascular plants and the biological crusts.

Les croûtes édaphiques vont être consumées par un incendie violent dont le résultat sera la disparition du couvert végétal, une diminution appréciable de la biomasse et de la biodiversité (Callison & al. [1985]) Greene & al. [1990] Johansen & al. [1993]). L'étendu des dommages est tributaires du type société végétale dans laquelle se trouvent les croûtes édaphiques, la distribution des matériaux combustibles et de l'intensité de l'incendie (Johansen & al. [1993]). Normalement les déserts arides ou semi-arides ont une couverture végétale à distribution hétérogène et discontinue avec des croûtes intercalaires (Whisenant [1990]). Les croûtes édaphiques ne donnent que peu de matériel combustible et de ce fait réduisent l'intensité de l'incendie et sa propagation (Rosentreter [1986]). Les plages de végétation vasculaire qui n'ont pas brûlé

de même que les croûtes permettant un nouvel ensemencement des zones incendies. En 1993, Johansen a observé que la structure des croûtes demeurent intacts après l'incendie permettant ainsi d'éviter de trop importants dommages par l'érosion éolienne.

Exotic annual grasses, primarily *Bromus sp.*, have invaded semiarid and arid landscape throughout western North America, homogenizing fuel distribution and drastically altering fire regimes (Whisenant [1990], Peters & Bunting [1994]). Increases in both fuel amount and continuity have resulted in large, continuous fires. For example, natural fire return intervals for *Artemisia tridentata ssp. wyomingensis* communities on the western Snake River Plain are greater than 60 years (Whisenant [1990]). These have been modified to intervals of 5 years or less, with some areas burning annually. Salt-desert shrub communities rarely burned under pristine conditions. In addition, fire seasons have become longer than the historical average due to the presence of dry fuel from late spring until the onset of cool weather and fall rains. Biological crusts are lost from the community if fire return intervals are shorter than the period required for the crusts to recover (Greene et al. [1990], Whisenant [1990]). Lichens and mosses are lost if annual grasslands are allowed to dominate. Increases in both live plant density and litter amount result in little open space, repressing the recovery of a diverse biological crust (Kaltenecker [1997]).

Des plantes allochtones comme celles du genre Bromus ont complètement envahies les déserts semi-arides ou arides par tout l'ouest de l'Amérique du Nord. Ceci a comme conséquence une modification et une uniformisation profonde du mode de distribution du régime des feux de surface (Whisenant [1990], Peters & Bunting [1994]). Cette végétation allochtone apporte un

matériel inflammable inusité et une fréquence accrue de grands incendies. À titre d'exemple, la fréquence des feux pour les groupements à Artemisia tridentata ssp. wyomingensis des plaines de la rivière Snake montre qu'elle est de l'ordre de 60 ans ou plus (Whisenant [1990]). Actuellement l'intervalle entre les feux est de l'ordre de 5 ans voire même avec une fréquence annuelle. Il en va de même pour les groupements arbustifs halophiles. Il va de soi que si la période entre les incendies est plus courte que celle nécessaire au rétablissement des croûtes édaphiques, ces dernières disparaissent faute de pouvoir se reconstituer (Greene et al. [1990], Whisenant [1990]). La végétation de mousses et de lichens est également perdue si les herbes annuelles viennent à dominer le paysage faute d'espace permettant aux croûtes d'avoir la biodiversité nécessaire (Kaltenecker [1997]).

Timing and Intensity of Disturbance

Only a few studies discuss season of use and attendant impacts on biological soil crusts. In addition, past disturbance regimes are generally not reported. Marble & Harper [1989] found heavy grazing treatments (17 sheep days/acre, applied over 1-2 days) in early winter did not significantly affect biological soil cover and composition or vascular plant cover and composition. When the grazing season was extended to late winter, both biological soil crust cover and species richness declined significantly. Differences are attributed to insufficient soil moisture in late winter/early summer to permit regrowth of biological soil species. This reduction in biological soil crust cover coincides with Lusby's [1979] findings that extending the grazing from February 15 to May 15 resulted in increased runoff/erosion from depletion of biological soil crusts. Continuous grazing has been shown to be deleterious to biological soil crusts. Jeffries & Klopatek [1987] showed a near

complete destruction of the crust on a site heavily grazed year- long, compare to similar pristine and light-moderate winter on sandy blackbrush (*Coleogyne ramosissima* - *Rosaceae*) sites in southern Utah and northern Arizona. Brotherson & Rushforth [1983] showed large reductions of both biological soil crust and vascular vegetation on continuous moderate to heavily grazed sites in northern Arizona.

*Peu d'études portent sur les effets de l'utilisation des sols de croûtes édaphiques, plus encore on en fait même pas allusion aux régimes de perturbation passées. En 1989, Marble & Harper montrèrent qu'une paissance de 17 moutons à l'acre un jour sur deux en début d'hiver n'avait que peu d'influence sur la qualité des sols et de la végétation vasculaire. Toutefois, si cette paissance se continuait vers la fin de l'hiver, tant les croûtes édaphiques que la diversité de la végétation en souffraient considérablement. Ceci est attribuable à une déficience en eau du sol en cette période jusqu'au début de la saison estivale alors que croissance de la végétation repart. Comme l'a démontré Lusby [1979] lorsque la période de paissance était prolongée du 15 février au 15 mai, les pertes en eau et l'érosion du sol résultent directement de la destruction des croûtes édaphiques. Une paissance continue s'est montrée complètement destructrice pour les croûtes édaphiques. Jeffries & Klopatek [1987] ont montré les effets destructeurs d'un pâturage permanent sur les croûtes en comparaison avec un site modérément pâturé de *Coleogyne ramosissima* (Rosacées) en Utah en Arizona. Il en va de même pour Brotherson & Rushforth [1983] qui montrent un grande détérioration des croûtes édaphiques et de la végétation vasculaire à la suite d'une paissance modérée à forte et continue de plusieurs sites du nord de l'Arizona.*

Likewise, intensifying physical impacts through short duration grazing strategies is also deleterious to biological soil crusts. While this is reported to be beneficial to vascular plants communities in some ecosystems dominated by summer moisture such as Zimbabwe (Savory & Parsons [1980]) and the Great Plains region of U.S., it is not beneficial to either native vascular plants or biological soil crusts in areas where precipitation is predominantly received in the winter, such as the Mojave, Great Basin, Colorado Plateau or Columbia River Basin (Johansen [1986]). Platou & Tueller [1985] suggest that the natural grazing system in the shrub-steppe is more similar to rest-rotation grazing in the winter only (Mack & Thompson [1982], Parameter & Van Dervender [1995], Hormay [1970]).

Une stratégie de paissance qui intensifie l'impact physique à court terme est aussi destructrice des croûtes édaphiques. Une telle stratégie est reconnue viable dans les écosystèmes où les précipitation sont estivales comme au Zimbabwe (Savory & Parsons [1980]) ou dans le Great Plain Desert aux USA. Un tel aménagement de la paissance ne peut être bénéfique à la flore vasculaire ou aux croûtes édaphiques où les précipitation arrivent en période hivernale comme dans les désert Mojave, Great Basin, celui du Plateau du Colorado ou du bassin de la rivière Columbia (Johansen [1986]). Pour leur part, Platou & Tueller [1985] pensent qu'un système de paissance comme celui de la steppe arbustive devrait être soumis à des rotations et des «jachères» et restreint à la période hivernale (Mack & Thompson [1982], Parameter & Van Dervender [1995], Hormay [1970]).

EXOTIC PLANTS

Introduced annuals such as *Bromus tectorum* and *Taeniatherum asperum* appear to impose long-term threats to biological soil crust communities. Surveys in these

plant communities show that the rich perennial moss/lichen community has generally been replaced with annual mosses and cyanobacteria. The mechanisms by which the presence of annual grasses negatively affects the biological soil crusts is not clear, but could include a decrease in available soil surfaces (via increased cover of vascular plant and plant litter); increased soil disturbance by small rodents responding to an increased soil turnover by increased populations of soil fauna; and/or increased soil disturbance by plant surface roots.

L'introduction de plantes annuelles comme Bromus tectorum et Taeniatherum asperum ont tendance à long-terme à mettre en péril les croûtes édaphiques. De nombreux relevés montrent que les riches associations mousses-lichens sont généralement remplacées par des mousses annuelles et des cyanobactéries. Les mécanismes qui affectent les croûtes édaphiques ne sont pas élucidés, mais il semble qu'un manque d'espace vital envahi par les plantes supérieures et une perturbation accentuée du sol par les petits rongeurs en soient la cause. Ces derniers voient leur population augmenter et de ce fait perturbent beaucoup plus la surface du sol. Il en va de même par une augmentation des surfaces occupées par les racines des plantes supérieures.

REGIONAL THREATS

Many regional factors influence ecological processes in deserts. Atmospheric nitrogen deposition from power plants and/or exhausts, increased UV-B radiation from ozone reductions, and changes in land-use patterns are likely to cause large changes in the integrity and sustainability of ecosystems in the southwestern US. Inherent low resource availability and species diversity of these ecosystems

(Verstraete & Schwartz [1991]) make them especially susceptible even to small changes in critical ecosystem processes that determine species composition and primary productivity. However, large changes in nitrogen and carbon dynamics may occur because components of biological crusts may be very sensitive to these global changes (Garcia-Pichel & Bebout [1996], Baymer & Klopatek [1991], Evans & Belnap [1999]).

Un grand nombre de facteurs régionaux influencent l'évolution du processus écologique de la vie des déserts. parmi ceux-ci mentionnons l'apport d'azote atmosphérique sous forme de dépôts de surface provenant des centrales thermiques au charbon pour la production d'électricité, les gaz d'échappement des moteurs à explosion, une augmentation de la radiation UV-B à cause de la réduction de la couche d'ozone atmosphérique, de même que des changements profonds dans le mode d'utilisation des terres et du sol. C'est particulièrement le cas dans le sud-ouest des USA. De par la nature même de ces écosystèmes désertiques, la disponibilité des ressources est réduite tout comme la biodiversité (Verstraete & Schwartz [1991]). Cela rend ces milieux très sensibles aux moindres variations qui auront une influence sur les mécanismes vitaux de ces écosystèmes et de la composition des espèces qui leurs sont propres au niveau de la productivité primaire. Il est presque assuré que les changements profonds de la dynamique de l'azote et du carbone auront une influence sur la composition des croûtes édaphiques qui y seront extrêmement sensibles (Garcia-Pichel & Bebout [1996], Baymer & Klopatek [1991], Evans & Belnap [1999]).

Arid ecosystems may be more severely impacted by increased atmospheric nitrogen deposition than more mesic ecosystems. Historic rates of nitrogen input

and overall nitrogen availability are low so even small changes in rates of deposition represent a significant change in the nitrogen cycle. Nitrogen derived via long-distance pollution transport from major urban regions and from power plants may contribute significant amounts of N to ecosystems still recovering from more than a century of grazing impacts. Nitrogen deposition could in part offset the reduced N inputs resulting from plant invasion and previously-impacted or recovering cryptobiotic crusts; alternatively anthropogenic N deposition may aggravate N loss through increased ammonia volatilization and denitrification.

Les écosystèmes désertiques sont beaucoup plus sensibles à une augmentation de l'azote atmosphérique par déposition que les écosystème mésiques. Historiquement l'apport d'azote atmosphérique est négligeable par rapport au bilan total rendant hautement significatifs les apports par déposition dans le cycle de l'azote. L'apport des régions urbaines et des centrales thermiques contribuent de manière importante à ce déséquilibre dans des régions qui se relèvent à peine d'un impact majeur par un siècle de pâturage intensif. Paradoxalement un tel apport réduit l'azote disponible en favorisant l'invasion par des plantes allochtones qui ont un impact considérable sur les croûtes édaphiques en voie de reconstitution. Ainsi, l'azote issue de l'activité humaine qui arrive sous forme de dépôts d'origine atmosphériques augmentent les pertes par la production d'ammoniaque qui se volatilise par le processus de dénitrification.

RECOVERY FROM DISTURBANCE

Natural Recovery Rates

The recovery of biological crusts and vascular plants appear to occur in concert, rather than individual «steps» in the recovery processes (Danin et al. [1989], Johansen et al. [1993], Kaltenecker [1997]). The biological crust stabilizes the soil surface and increases nutrient availability to enhance reestablishment vascular plants (Belnap & Harper [1995], Williams et al. [1995]). Vascular plants also protect the soil surface. In addition they provide shading and curb wind speed at the surface, providing conditions conducive to development of the biological crust (Danin et al. [1989]). As the community develops, the shaded areas under plant canopies and open interspaces between plants allow diversification in the crust. Microsites created by the uneven topography of the crust serve as safe sites for vascular plant seeds.

Un taux de rétablissement naturel

Il semble bien que le retour à l'équilibre des croûtes édaphiques et des plantes vasculaires se fasse de concert entre les différents niveaux édaphiques plutôt que de manière individuelle pour chaque espèce. Le rétablissement s'effectue donc par phases par son propre processus (Danin et al. [1989], Johansen et al. [1993], Kaltenecker [1997]). Les croûtes édaphiques stabilisent la surface du sol tout en augmentant la mise en disponibilité des nutriments ce qui favorise un meilleur développement des plantes vasculaires (Belnap & Harper [1995], Williams et al. [1995]). Il en va de même pour les plantes vasculaires qui protègent également la surface du sol. Cette végétation apporte une protection contre les rayons solaires tout en réduisant l'effet des vents, ce qui est particulièrement favorable au développement des croûtes édaphiques (Danin et al. [1989]). C'est ainsi que les zones protégées du soleil par les plantes vasculaires et la présence de zones intercalaires permettent la diversification à l'intérieur des croûtes édaphiques. La présence de microsites par une

topographie rugueuse des croûtes édaphiques assure une protection pour les semences des plantes vasculaires.

Species composition — Recovery rates of biological soil crusts depend on the type and extent of disturbance, the availability of nearby inoculation material, as well as on the temperature and moisture regimes that follow disturbance events. Recovery time is faster when crustal material is not removed, as pieces of remaining organisms remain to re-inoculate recovering surfaces. Therefore, although most damage is done with initial impact, recovery will be faster if disturbance are not repeated. Timing of the disturbance is also important. Damage is less severe when crusts are wet. In addition, if damage occurs when rain is imminent, then crustal organisms have opportunity to reattach themselves before being blown away or buried. However, if disturbance occur before a long dry period, reattachment is not possible and much crustal material may be lost or too deeply buried for recovery. Size of disturbance can be important especially if crustal material have been lost from disturbed site. As inoculant must come from adjoining areas, the size of the perimeter area relative to the internal surface area of the disturbance can heavily influence recovery rates. In addition, the recovery is slower if soils in adjacent areas are destabilized. Sediments from these areas can either bury adjacent crusts, leading to their death, or provide material for «sandblasting» nearby surfaces, thus increasing wind erosion rates and slowing recovery (Belnap [1995], McKenna-Neumann & al. [1996]).

La reconstitution des croûtes — Le rétablissement des croûtes édaphiques dépend du type de perturbation et de son amplitude. C'est également le cas pour ce qui est des «inoculants» permettant d'amorcer à nouveau la croissance des croûtes qui doivent venir des environs immédiats. La disponibilité de l'eau

à l'époque de la reconstitution et la température après la perturbation, sont autant de facteurs qui affectent le rétablissement. La période nécessaire au rétablissement est d'autant plus courte que le matériel biologique formant les croûtes reste sur place, servant lui-même à la recolonisation. Les dommages sont fait lors de l'impact initial et le temps de rétablissement sera d'autant plus court que la perturbation est ponctuelle. La période durant laquelle la perturbation se produit est également important. Les dommages sont de moindre importance si les croûtes sont humides. De même, si les dommages sont causés juste avant une pluie, les organismes peuvent se ressouder (cyanobactéries) avant d'être balayés par le vent ou simplement enterrés. À l'inverse, si la perturbation survient au début d'un période sèche il devient impossible aux organismes de se souder à nouveau et le matériel biologique est perdu ou enterré. Il y a une relation entre l'étendu de la perturbation sur le terrain et la perte de matériel biologique. Dans ce cas il faut que les «inoculants» proviennent de sites voisins. La longueur du périmètre par rapport à la surface perturbée peut avoir une influence importante sur le temps et la possibilité de réhabilitation. Il y aura d'autres problèmes si les sols environnants sont instables. Ainsi, le sédiments éoliens provenant de ces sols instables peuvent recouvrir les croûtes et les détruire ou encore les éroder par le vent chargé de sédiments au niveau de la surface. Ceci a pour effet de réduire considérablement le temps de rétablissement (Belnap [1995], McKenna-Neumann & al. [1996]).

Cyanobacteria or green algae recover first. *Microcoleus* is generally the first species to appear. Cyanobacteria are mobile, and can often move up through disturbed sediments to reach needed light levels for photosynthesis, while slow-growing lichens and mosses and incapable of such movement. Instead, they require

stable soil surfaces for growth, and colonization of these components generally takes place after surfaces have been stabilized by cyanobacteria. *Collema*, a nitrogen-fixing lichen, is generally the first lichen to appear.

Les cyanobactéries (Cyanophycées) et les algues vertes (Chlorophycées) sont généralement les premiers organismes à amorcer le rétablissement des croûtes édaphiques. Comme les cyanobactéries sont mobiles, elles peuvent se frayer un chemin vers la surface des sols perturbés où elles atteignent des niveaux de luminosité permettant la photosynthèse. Au contraire, les lichens et mousses ne peuvent agir de cette manière étant dépourvus de mobilité. Ces derniers nécessitent un sol stabilisé par les cyanobactéries pour s'établir. Les lichens fixateurs d'azote du genre Collema, sont les premiers à s'établir.

Cyanobacterial and green algal communities can recover quickly, especially in regions where effective precipitation is relatively high. As these organisms are metabolically active only when wet, the recover process is more rapid in regions where soil surface moisture lasts for a relatively longer period of time. For instance, green algal communities recover within two years of a summer wildfire in the lower Columbia Basin (Johansen & al. [1993]). This relatively rapid recovery is credited to cooler, wetter conditions relative to the more southerly locations. This includes areas that receive a majority of annual precipitation as cool-season moisture. Other influential factors might include mild temperatures, with the majority of moisture occurring as rain rather than snowfall. Sites with fine textured soils such as silt loams retain surface-soil temperature moisture for a longer period than do coarse-textured, sandy or gravelly soils.

Les associations de cyanobactéries et d'algues vertes peuvent se rétablir rapidement après perturbation, en particulier dans les régions où les précipitations sont relativement élevées. Le métabolisme de ces organismes est uniquement actif en périodes humides. À titre d'exemple les associations d'algues vertes du bassin inférieur du Columbia se régénèrent en 2 années suivant un feu en période estivale (Johansen & al. [1993]). Ceci est attribuable à des conditions de température plus fraîches et plus humides que des lieux identiques plus méridionaux. Ceci est également valable pour les régions qui reçoivent la majorité de la précipitation annuelle en période annuelle riche et humide. D'autres facteurs peuvent également intervenir dans les régions à climat plus doux où les précipitations se font sous forme de pluie non pas de neige. On peut également noter que les sites possédant des sols à texture fine comme des loams limoneux retiennent une humidité de surface sur une plus longue période que les sols à textures grossières, sableuses ou graveleuses.

Estimates of time for visually-assessed recovery have varied from 5 to 100 years (Anderson et al, [1982b], Jeffries & Klopatek [1987], Callison et al. [1985], Cole [1990]). However, Belnap [1993] showed that many components of recovery cannot be assessed visually. Assuming linear recovery rates, recovery was estimated to be 35-65 years for cyanobacterial biomass, 45-85 years for lichen cover, and 250 years for moss cover in scalped 0,25 m² plots surrounded by well-developed crusts. Since recovery is dependent on presence of nearby inoculant, larger disturbed areas will take longer to recover. Several studies have demonstrated that inoculation can hasten recovery (Tidemann et al. [1980], Ashley and Rushforth [1984], Belnap [1993]).

Un estimé visuel du rétablissement des croûtes édaphiques montre des variations allant de 5 à 100 ans (Anderson et al, [1982b], Jeffries & Klopatek [1987], Callison et al. [1985], Cole [1990]). Cependant, Belnap [1993] a montré que plusieurs composantes ne peuvent être évaluées visuellement. En prenant comme base de raisonnement que le rétablissement soit linéaire dans le temps il faut de 35 à 65 ans pour le rétablissement de la biomasse des cyanobactéries, de 45 à 85 ans pour celle des lichens et 250 ans pour les mousses. Cet estimé est valable pour une parcelle de 0,25m² entourée de croûtes bien développées. Comme le rétablissement est tributaire d'inoculant dans l'entourage immédiat les zones de perturbation plus grandes prendront plus de temps encore pour se rétablir. Plusieurs études ont fait la preuve que l'inoculation peut accélérer le processus de rétablissement (Tidemann et al. [1980], Ashley and Rushforth [1984], Belnap [1993]).

Nitrogen-fixation — On the Colorado Plateau, recovery of nitrogenase activity levels in experimentally-disturbed areas is slow. In areas where crusts were removed, no nitrogenase activity was detectable after 9 years. N content of soils was much lower when compared to adjacent control plots. In areas disturbed with 4 wheel drives, no recovery could be documented after two years (Belnap [1996]). Thirty years after release from grazing, soil and plant N and nitrogenase activity levels were found to be significantly lower when compared to an area that was never grazed (Evans & Belnap [1999]). Similar results were found for disturbances in the Mojave Desert. Analysis of recovery rates for dated disturbances show 2000 years may be required to restore N inputs at old tank tracks and old ghost towns. Recovery of nitrogenase activity in experimentally-disturbed areas in the Great Basin and southern New Mexico show much faster recovery trajectories of 20-30 years (Belnap & Herrick [unpublished data]).

Fixation de l'azote — *Le rétablissement de l'activité de la nitrogénase des zones perturbées expérimentalement, est très lent sur le Plateau du Colorado. Après 9 ans, alors que les croûtes édaphiques ont été retirées, aucune activité de fixation de l'azote par la nitrogénase n'a été notée. Le contenu en azote a été beaucoup plus bas en comparaison avec les parcelles témoins adjacentes. Dans les zones perturbées par le passage des véhicules tout-terrain 4X4 aucun rétablissement de l'activité de cette enzyme n'a pu être détecté (Belnap [1996]). Dans une zone où le pâturage est interdit depuis plus de 30 ans le taux d'azote des plantes et celui de la nitrogénase est significativement plus bas que dans les zones qui n'ont pas été pâturées (Evans & Belnap [1999]). Des observations analogues ont été faites dans le désert Mojave. Des mesures de rétablissement pour des perturbations dont on connaît les dates d'origine suggèrent qu'il faut 2000 ans pour restaurer le capital azote dans les vieilles traces de tanks ou dans les villes fantômes abandonnées. Le rétablissement de l'activité de la nitrogénase dans les parcelles perturbées expérimentalement dans la région du désert du Grand Bassin et du sud du Nouveau-Mexique montrent un rétablissement beaucoup plus rapide soit de l'ordre de 20 à 30 ans (Belnap & Herrick [données non publiées]).*

Albedo — Restoration of normal surface albedos and temperatures will depend on the restoration of cyanobacteria, lichens and mosses. While cyanobacteria from a dark matrix in which other components are embedded, dark mosses and lichens contribute up to 40% of the cover in an undisturbed crust (Belnap [1993]). Consequently, recovery of surface albedos will depend on climate and soils.

L'albédo — Le retour à un albédo et des températures normales des croûtes édaphiques est largement tributaire de rétablissement des cyanobactéries, des mousses et des lichens. Lorsque les cyanobactéries sont à l'intérieur de croûtes sombres tout comme les mousses et les lichens, ces derniers contribuent à 40% du couvert dans les croûtes n'ayant subi aucune perturbation (Belnap [1993]). De ce fait le rétablissement de l'albédo sera tributaire du type de sol et d climat.

Fire — Time required for post-fire recovery of the biological crust depends on a number of factors, including the size and intensity of the fire, the composition of the crust (i.e., which types of organisms are dominant), general climate of the area and weather immediately following the fire, soil characteristics, pre-fire condition of the biological crust and plant community, and post-fire disturbances (Belnap [1993], Johansen & al. [1993]). Small or low intensity fires result in a mosaic of burned and unburned vegetation, thereby providing vascular plant and biological crust propagules to colonize the burned areas. Mosses dominate biological crusts in the northern Great Basin with two to five years following fire if the community is not covered to annual grasses (J. Kaltenecker, unpublished data). Although the lichens that co-dominate are slow growing and may take several decades to reach pre-fire cover values, considerable diversity is apparent within about one decade. Recovery may be enhanced in areas that burn late in the dry season, as opposed to early-season fires. Historically, fires occurred in late summer when the native bunchgrass were dry enough to burn. Consequently, the period of time between burning and cooler, moister weather during which resprouting of vascular vegetation and growth of the biological crust occur was probably less than two months long. Since invasion of exotic annual grasses, fire seasons have increased in length by one to two months. The longer interim before conditions conducive to

regeneration increases the vulnerability of the soil surface to destructive impacts: trampling or crushing by humans, livestock or vehicles and the erosive forces of wind or brief, high intensity summer rain storm.

Le feu — Le temps de rétablissement des croûtes édaphiques après feu dépend de nombreux facteurs. Parmi ceux-ci il y a l'étendu et l'intensité du feu, la composition des croûtes édaphiques en ce qui regarde le type d'organismes dominants, le climat régional, et celui qui a sévit immédiatement après l'incendie. Il en va également de même pour ce qui est des caractéristiques pédologiques, la condition dans laquelle se trouvaient les croûtes avant l'incendie tout comme ce qui regarde la communauté végétale de même que l'état des perturbations avant le feu (Belnap [1993], Johansen & al. [1993]). De petits incendies ou des incendies de faible intensité donnent une mosaïque ou alternent des plaques brûlées et de plaques vives. Ceci a comme effet de permette à la végétation vasculaires comme celle des croûtes de recoloniser rapidement les plaques brûlées. Si le site n'est pas colonisé de plantes annuelles comme dans la partie nord du Grand Basin, les croûtes domines par les mousses se rétablissent en moins de 5 ans après l'incendie (J. Kaltenecker, données non publiées), Cependant, les lichens qui sont co-dominants peuvent mettre plusieurs décennies avant de présenter une source de combustible pour l'incendie. Toutefois, une végétation diversifiée est observable en moins d'une décennie. Le rétablissement peut être plus rapide et de meilleur qualité si l'incendie a lieu en fin d'été par opposition à ceux du début de saison. De manière générale, les feux ont lieu en fin de saison de croissance alors que le graminées sèches offrent un excellent combustible. De ce fait , la période qui sépare l'incendie de la saison fraîche et plus humide est plutôt courte donnant une période de croissance réduite. Comme nous assistons à une invasion de

graminées annuelles allochtones, la saison propice aux incendies est prolongée de 1 à 2 mois. Plus le temps entre le feu et la nouvelles végétation est long plus difficile est la régénération à cause de la vulnérabilité du sol de surface. Ainsi, les impacts du piétinement par les troupeaux, les hommes ou les véhicules tout-terrain ajoutés aux forces érosives du vent et des pluies violentes de l'été causent des dégâts importants.

Enhanced Recovery Rates — The use of inoculants to speed up recovery of crusts works well (Saint-Clair et al. [1986], Lewin [1977], Tidemann & al. [1980], Ashley & Rushforth [1984]). In an experiment reported from southeast Utah, all measured responses were significantly enhanced by inoculation (Belnap [1993, 1995, 1996]).

Un meilleur rétablissement — *L'apport d'inoculants pour accélérer le rétablissement des croûtes édaphiques fonctionne très bien (Saint-Clair et al. [1986], Lewin [1977], Tidemann & al. [1980], Ashley & Rushforth [1984]). Des données provenant d'une expérience dans le sud-est de l'Utah ont toutes été significatives (Belnap [1993, 1995, 1996]).*

EVOLUTIONARY HISTORY OF DISTURBANCE

Soil and plant characteristics of low and mid-elevation Colorado Plateau ecosystems suggests that they probably evolved with low levels of soil surface disturbance by ungulates. These characteristics include limited surface water, sparse vegetation, the presence of biological soil crust which are easily disturbed by trampling, and the dependance of these ecosystems on nitrogen provided by the biological soil crusts (Evans & Ehrlinger [1993], Evans & Belnap [1999]).

beetles, present globally in other systems with large ungulate populations are lacking (Mack & Thompson [1982]). Limited surface water would have kept ungulate populations small and generally limited to winter use to lower elevation, as is seen today (Parmeter & Van Devender [1995]). Winter use results in lower impacts to biological crusts (Marble & Harper [1989] as soils are wet or soon to be wet. Dominant bunchgrasses that lack adaptation to grazing such as tillering, secondary compounds, or high tissues silica content (Mack & Thompson [1982], Martin [1975], Stebbins [1981]). In addition, shallow soils and limited precipitation limits the distribution of burrowing vertebrate and invertebrate species. Thus, these systems may depend more heavily on soil surface integrity for natural ecosystem functioning than other regions. As a result, these deserts may be more negatively affected by soils surface disturbance than deserts that evolved higher levels of surface disturbance.

L'ÉVOLUTION DES PERTURBATIONS

Les caractéristiques propres aux sols et à la végétation de basses et moyennes élévations du Colorado Plateau donnent à penser que les perturbations ont été peu importantes en surface par les Ongulés. Parmi ces caractéristiques on note le peu de disponibilité d'eau pour abreuver cette faune de mammifères, une végétation claire semée, la présence de croûtes édaphiques fragiles résistant mal au piétinement. Ces écosystèmes sont complètement dépendant de l'azote apportée par le sol des croûtes édaphiques (Evans & Ehrlinger [1993], Evans & Belnap [1999]). Dans ces conditions on ne trouve pas de bousiers alors qu'ils sont si abondants où il y a présence d'Ongulés (Mack & Thompson [1982]). Le peu d'eau disponible aurait donc réduit de la populations des Ongulés ou limités à basse altitude durant la période hivernale comme on le constate aujourd'hui (Parmeter & Van Devender [1995]). Une paissance hivernale est

bien moins dommageable aux croûtes édaphiques à basse altitude (Marble & Harper [1989] parce que les sols sont humides ou en voie de l'être. Les graminées dominantes ne sont pas adaptées au broutage tout comme au labour (Mack & Thompson [1982], Martin [1975], Stebbins [1981]). Plus encore, des sols peu profonds et le manque de précipitation. Il faut également reconnaître que les sols superficiels auxquels s'ajoutent de faibles précipitations restreignent la distribution des espèces de vertébrés et d'invertébrés fouisseurs. De ce fait, ces systèmes sont très dépendants d'une surface du sol peu perturbée bien plus que dans les autres régions. Ainsi, il semble que ces déserts soient moins affectés par les perturbations de surface que ceux qui ont évolué avec un taux de perturbation plus élevés.

CONCLUSION

Unfortunately, many activities of man are incompatible with the presence and well-being of biological soil crusts. The cyanobacterial fibers that confer such tensile strength to these crusts are no match for the compressional stress placed on them by increased anthropogenic activities. Crushed crusts contribute less nitrogen and organic matter to the ecosystem. Impacted soils are left highly susceptible to both wind and water erosion. Raindrop erosion is increased, and overland water flows carry detached material away.

Par sa présence, l'homme et son action sont incompatibles avec la vie et le rôle des croûtes édaphiques. Le rôle physique que jouent les cyanobactéries dans la résistance des croûtes n'est pas de taille à supporter les méfaits des activités anthropogènes. Après les perturbations, les croûtes brisées apportent moins d'azote et moins de «matière organiques» à l'écosystème. Ceci a pour

conséquence de laisser les sols à une érosion éolienne et hydrique, comme celle de l'impact des gouttes de pluie et des eaux de ruissellement qui transportent le matériel croutal ainsi désagrégé.

Soil erosion in arid lands is a major threat worldwide. Beasley et al. [1984] estimated that in rangeland of the United States alone, 3,6 million hectares has some degree of accelerated wind erosion. Relatively undisturbed biological soil crusts can contribute a great deal of stability to otherwise highly erodible soils. Unlike vascular plant cover, crustal cover is not reduced in drought, and unlike rain crusts, these organic crusts are present year-round. Consequently, they offer stability over time and in adverse conditions that is often lacking in other soil surface protectors. Unfortunately, disturbed crusts now cover vast areas in the western United States as a result of ever-increasing recreational and commercial uses of these semi-arid and arid areas. Therefore, the tremendous land area currently being impacted may lead to significant increases in regional and global soil erosion rates.

L'érosion des sols désertiques est une menace majeure de par le monde. Pour leur part Beasley et al. [1984] estiment à 3,6 millions d'hectares les terres arides endommagées par l'érosion éolienne aux USA. Les croûtes édaphiques ayant subi que de légères perturbations apportent beaucoup de stabilité au sol qui serait autrement très susceptible à l'érosion. À l'inverse du couvert végétal de plantes vasculaires, la protection du sol assurée par les croûtes est toujours assurée même en période de grande sécheresse. Elles offrent donc une stabilité en tout temps et particulièrement dans les conditions adverses, ce qui n'est pas le cas des autres types de protection de surface. Malheureusement de vastes régions sont couvertes de croûtes fortement perturbées dans l'ouest

des USA. C'est le résultat d'une activité humaine qui augmente sans cesse. La résultante de tout ce ceci est sans doute une augmentation des effets de l'impact humain qui abouti invariablement a des taux de plus en plus élevés d'érosion du sol.

BIBLIOGRAPHIE

- Abrahams, A.D., Parsons, A.J. & Luk, K.S. (1988)** «Hydrologic and sediment responses to simulated rainfall on desert hillslopes in southern Arizona» *Catena* **15**:105-117
- Alexander, R.W., & Calvo, A. (1990)** «The influence of lichens on slope processes in some Spanish badlands». In Thormes, J.B. (ed). — *Vegetation and Erosion*, John Wiley and Sons Ltd. Chichester, England pp. 385-398.
- Anantani, Y.S. & Marathe D.V. (1972)** «Soil aggregating effects of some algae occurring in the soils of Kutch and Rajasthan». *Journ. of University of Bombay* **41**:94-100
- Anderson, D.C. & Rushforth, S.R. (1976)** «The cryptogamic flora of desert soil crusts in southern Utah». *Nova Hedwigia* **28**: 691-729.
- Anderson, D.C., Harper, K.T. & Holmgren, R.C. (1982a)** «Factors influencing development of cryptogamic crusts in Utah deserts». *Journal of Range Management* **35**: 180-185.
- Anderson, D.C., Harper, K.T. & Rushforth, S.R. (1982b)** «Recovery of cryptogamic soil crusts from grazing in Utah winter ranges» *Journal of Range Management* **35**: 355-359.
- Ashley, J. & Rushforth, S.R. (1984)** «Growth of soil algae on topsoil and processed oil shale from Uintah Basin, Utah, USA» *Reclamation and Revegetation Research* **3**: 49-63.
- Beasley, R.P., Gregory, M. & McCarty, T.R. (1984)** «Erosion and Sediment Pollution Control, 2nd ed Iowa State University Press.
- Belnap, J. (1993)** «Recovery rates of cryptobiotic soil crusts: assessment of artificial inoculant and methods of evaluation» *Great Basin Naturalist* **53**: 89-95
- Belnap, J. (1994)** «Potential role of cryptobiotic soil crusts in semiarid rangeland» In Monsen, S.B. & Kitchen, S.G. (eds) — *Proceedings, Ecology and Management of Annual Rangelands* USDA Forest Service, General Technical Report INT-GTR-313 pp 179-185.
- Belnap, J. (1995)** «Surface disturbances: their role in accelerating desertification» *Environmental Monitoring and Assessment* **37**: 39-57.
- Belnap, J. (1996)** «Soil surface disturbances in cold deserts: effect on nitrogenase activity in cyanobacterial-lichen soil crusts» *Biology and Fertility of Soils* **23**: 362-367.
- Belnap, J. & Gardner, J.S. (1993)** «Soil microstructure of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*» *Great Basin Naturalist* **53**:40-47.
- Belnap, J. & Gillette, D.A. (1997)** «Disturbance of biological soil crusts: impact on potential wind erodability of sandy desert soils in SE Utah, USA» *Land Degradation and Development*, **8**:355-362.
- Belnap, J. & Gillette, D.A. (1998)** «Vulnerability of desert soil surfaces to wind erosion: impact of soils texture and disturbance» *Journ. of Arid Environments* **39**: 133-142.
- Belnap, J. & Harper, F.T. (1995)** «Influence of cryptobiotic soil crusts on elemental content of tissues in two desert seed plants». *Arid Soil Research and Rehabilitation* **9**: 107-115.

- Belnap, J., Harper, K.T. & Warren S.D. (1994)** «Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: nitrogenase activity, chlorophyll content and chlorophyll degradation». *Arid Soil Research and Rehabilitation* **8**:1-8.
- Belnap, J., Barr, D. & Garcia-Pichel, F. (1997)** «N leakage in cyanobacterial-lichen soil crust (abs)». *Ecological Bulletin* **78**:250.
- Belnap, J., Sanford R.L. & Lungu, L. (1996)** «Biological soil crusts: ecological roles and responses to fire in Miombo Woodlands of Zimbabwe». *Transaction of the Zimbabwe Scientific Association* **70**: 14-20.
- Beymer, R.J. & Klopatek, J.M. (1991)** «Potential contribution of carbon by microphytic crusts in pinyon-juniper woodlands». *Arid Soil Research and Rehabilitation* **5**: 187-198.
- Beymer, R.J. & Klopatek, J.M. (1992)** «Effects of grazing on cryptogamic crusts in pinyon-juniper woodlands in Grand Canyon National Park». *American Midland Naturalist* **127**:139-148.
- Black, C.A. (1968)** «Soil-plant relationships» 2nd edition. John Wiley and Sons Inc. New York 790 pp.
- Blackburn, W.H. (1983)** «Influence of brush control on hydrologic characteristics of range watersheds». In McDaniel, K.C. (ed) *Proceedings of the Brush Management Symposium*, Texas Tech. Press, Lubbock USA pp 73-88.
- Bond, R.D. (1964)** «The influence of the microflora on the physical properties of soils; II- Field studies on water repellent sands» *Australian Journal of Soil Research* **2**: 123-131.
- Bond, R.D. & Harris J.R. (1964)** «The influence of the microflora on physical properties of soils. I - Effects associated with filamentous algae and fungi». *Australian Journal of Soil Research* **2**: 111-122.
- Booth W.E. (1941)** «Algae as pioneer in plant succession and their importance in erosion control». *Ecology* **22**:38-46.
- Brotherson, J.D. & Rushforth, S.R. (1983)** «Influence of cryptogamic crusts on moisture relationships of soils in Navajo National Monument, Arizona». *Great Basin Naturalist* **43**: 73-78.
- Bush, J.K. & Van Auken, O.W. (1991)** «Importance of time of germination and soil depth on growth of *Prosopis glandulosa* seedling in the presence of a C₄ grass». *American Journal of Botany* **78**: 1732-1739.
- Callison J., Brotherson, J.D. & Browns, J.E. (1985)** «The effects of fire on the blackbrush (*Coleogyne ramosissima*) community of southwest Utah». *Journal of Range Management* **38**: 535-538.
- Campbell, S.E. [1977]** « Desert crust of Utah: an aridity adapted algal mat community» 16th Algal Symposium, 30 April 1977 Wood Hole, Mass. 11pp.
- Campbell, S.E., Seeler, J.S. & Golubic, S. (1989)** «Desert crust formation and soil stabilization». *Arid Soil Research and Rehabilitation* **3**: 217-228.
- Carleton, T.J. (1990)** «Variation in terricolous bryophyte and macro lichen vegetation along primary gradients in Canadian boreal forests». *Journal of Vegetation Science* **1**: 585-594.
- Cole, D.N. (1991)** Trampling disturbance and recovery of cryptogamic soil crusts in Grand Canyon National Park» *Great Basin Naturalist* **50**: 321-325.

- Crawford, C.S. (1991)** «The community ecology of macroarthropode detritivores», In Polis, G. (ed) Ecology of Desert Communities, University of Arizona Press, Tucson Arizona.
- Dadlich, K. S., Varma, A.K. & Venkataraman, G.S. (1969)** «The effect of *Calotrix* inoculation on vegetable crops. Plant and Soil **31**: 377-379.
- Danin, A. (1978)** «Plant species diversity and plant succession in a sandy area in the Northern Negev» Flora **167**: 409-422.
- Danin, A. & Barbour M.B. (1982)** «Microsuccession of cryptogams and phanerogams in the Dead Sea Area, Israel». Flora **172**: 173-179.
- Danin, A., Barbour, M.B., Dor, I. & Yisraeli, T. (1989)** «The role of cyanobacteria in stabilization of sand dunes in Southern Israel». Ecologia Mediterranea **XV**:55-64.
- Danin, A. & Yaalon, D.H. (1980)** «Trapping of silt and clay by lichens and bryophytes in the desert environment of the Dead Sea region». Bat Sheva Seminar on Approaches and Methods in Paleoclimatic Research with Emphasis on Aridic Areas, Jerusalem, 32 p.
- Dobrowski, J.P. (1994)** «In situ estimation of effective hydraulic conductivity to improve erosion modeling for rangeland conditions» In: Variability of Rangeland Erosion Processes. SSSA Publication 38, Soil Science Society of America, 667 S Segoe Rd., Madison WI 53711, USA pp.83-91.
- Doyen, J.T. & Tschinkel, W.F. (1974)** «Population size, microgeographic distribution and habitat separation in some tenebrionid beetles» Annals of the Entomological Society of America, **67**: 617-126.
- Dregne, H.E. (1983)** «Desertification of Arid Lands». Harwood Academic Publishers, New York pp 1-16.
- Dunkerley, D.L.& Brown, K.J, (1995)** «Runoff and runoff areas in a patterned chenopod shrubland, arid western New South Wales, Australia: characteristics and origin. Journal of Arid Environments, **30**: 41-55.
- Eckert, Jr. R.E., Peterson, F. F., Meurisse, & Stephens, J.L. [1986]** «Effects of soil-surface morphology on emergence and survival of seedlings in big sagebrush communities». Journal of Range Management **39** (5): 414-420.
- Eldridge, D.J. (1993a)** «Cryptogams, vascular plants and soil hydrological relations: some preliminary results from the semiarid woodlands of eastern Australia». Great Basin Naturalist **53** (1): 48-58.
- Eldridge, D.J. (1993b)** «Cryptogam cover and soils surface condition: effects on hydrology on a semiarid woodland soil». Arid Soil Research and Rehabilitation **7**:203-217.
- Eldridge, D.J. & Greene, R.S.B. (1994)** «Assessment of sediment yield by splash erosion on a semi-arid soil with varying cryptogam cover». Journal of Arid Environments **26**: 221-232.
- Evans, R.D. & Belnap, J. (1999)** «Long-term consequences of disturbance on nitrogen dynamics in an arid ecosystems». Ecology (In press).
- Evans, R.D. & Ehleringer, J.R. . (1993)** «A break in the nitrogen cycle in aridland? Evidence from N¹⁵ of soils» Ecologia **94**: 314-317.
- Farnsworth, R.B., Romney, E.M. & Wallace, A. (1976)** «Implications of symbiotic nitrogen fixation by desert plants». Great Basin Naturalist **36** (1): 65-80.

- Faust, W.F. (1970)** «The effect of algal-mold crusts on the hydrologic processes of infiltration, runoff and soil erosion under simulated rainfall conditions». M.S. Thesis University of Arizona, Tucson AZ 60 p.
- Faust, W.F. (1971)** «Blue-green algal effects on some hydrologic processes at the soil surface. In: Hydrology and Water Resources in Arizona and the Southwest, Proceedings from the 1971 meetings of the Arizona Section, American Water Resource Association, and Hydrology Section of the Arizona Academy of Sciences. Tempe, AZ p. 99-106.
- Fletcher, J.E. & Martin, W.P. (1948)** «Some effects of algae and molds in the raincrust of desert soils». *Ecology* **29**: 95-100.
- Fryberger, S.C., Schenk, C.J. & Krystinik, L.F. (1988)** «Stokes surfaces and the effect of near surface groundwater-table on æolian deposition» *Sedimentol.* **35**: 21-41.
- Garcia-Pichel, F. & Bebout, B.M. (1986)** «The penetration of ultraviolet radiation into shallow water sediments: high exposure for photosynthetic communities». *Marine Ecology Progress Series* **131**: 257-262.
- Garcia-Pichel, F. & Belnap, J. (1996)** «The microenvironments and microscale productivity of cyanobacterial desert crusts» *Journal of Phycology* **32**: 774-782.
- Gayel, A.G. & Shtina, E.A. (1974)** «Algae on the sands of arid regions and their role in soil formation». *Soviet Soil Science* **6**: 311-319.
- Gillette, D.A. & Dobrowolski, J.P. (1993)** «Soil crust formation by dust deposition at Shaartuz, Tadzhik, SSR». *Atmospheric Environment* **27A**: 2519-2525.
- Goudie, A.S. (1978)** «Dust storms and their geomorphological implications». *Journal of Arid Environments* **1**: 291-310.
- Graetz, R.D. & Tongway, D.J.U. (1986)** «Influence of grazing management on vegetation, soil structure and nutrient distribution and the infiltration of applied rainfall in a semi-arid chenopod shrubland». *Australian Journal of Ecology* **11**: 347-360.
- Greene, R.S.B., Chartes, C.J. & Hodgkinson, K.C. (1990)** «The effects of fire on the soil in a degraded semi-arid woodland. I. Cryptogam cover and physical and micromorphological properties». *Australian Journal of Soil Research*, **28**: 755-777.
- Harper, K.T. & Marble, J.R. (1988)** «A role for nonvascular plants in management of arid and semiarid rangeland». In: Tueller, P.T. (ed), *Vegetation Science Applications for Rangeland Analysis and Management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp135-169.
- Harper, K.T. & Saint-Clair, L.L. (1985)** «Cryptogamic soil crusts on arid and semiarid rangelands in Utah: effects of seedling establishment and soil stability». Final Report, Bureau of Land Management, Utah State Office, Salt Lake City.
- Harper, K.T. & Pendelton, R.L. (1993)** «Cyanobacteria and cyanolichens: can they enhance availability of essential minerals for higher plants?». *Great Basin Naturalist* **53**: 59-72.
- Hormay, A.L. (1970)** «Principles of rest-rotation grazing and multiple-use land management». Forest Service Training Text 4(2200), U.S. Department of Agriculture, Forest Service.
- Jeffries, D.L. & Klopatek, J.M. (1987)** «Effects of grazing on the vegetation of the blackbush association». *Journal of Range Management*, **40(5)**: 390-392.
- Johansen, J.R. (1993)** «Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of North America». *Journal of Phycology* **29**: 140-147.

- Johansen, J.R. (1986)** «Importance of cryptogamic soil crusts to arid rangelands: implications for short duration grazing». In: Tiedmann, J.A. (ed) Short Duration Grazing. Washington State University, Pullman, WA. pp 127-136.
- Johansen, J.R., Ashley, J. & Rayburn, W.R. (1993)** «The effects of range-fire on soil algal crusts in semiarid shrub-steppe of Lower Columbia Basin and their subsequent recovery». Great Basin Naturlist **53**: 73-88.
- Johansen, J.R., Rushforth, S.R. & Brotherson, J.D. (1981)** «Sub-aerial algae of Navajo National Monument, Arizona». Great Basin Naturlist **41**: 433-439.
- Johansen, J.R., Saint-Clair, L.L., Webb, B.L. & Nebeker, G.T. (1984)** «Recovery patterns of cryptogamic soil crusts in desert rangelands following fire disturbance». Bryologist **87**: 238-243.
- Johnson, C.W. & Gordon N.D. (1986)** «Runoff and erosion from rainfall simulator plots on sagebrush rangeland». In: Proceedings of the Fourth Interagency Sedimentation Conference, Las Vegas, NV vol. 1 pp.3-132 to 3-141.
- Johnson, C.W. & Rosentreter, R. (1988)** «Influence of cryptogamic ground cover on rangeland soil loss». In: UNEP Workshop: Uses of Microbiological Processes in Arid Lands for Desertification Control and Increased Productivity. ISEB Symposium. 6-12 October 1988, Albuquerque and Santa-Fe, NM.
- Kaltenecker, J.H. (1997)** «The recovery of microbiotic crusts following post-fire rehabilitation on rangelands of the western Snake River Plain». M.S. Thesis Boise State University, Boise ID 99 pp.
- Kappen, L., Lange, O.L., Schultze, E.D., Evenari, M. & Buschbom, U. (1979)** «Ecophysiological investigations on lichens of the Negev Desert. VI. Annual course of the photosynthetic production of *Ramalina maciformis* (Del.) Bory». Flora, **168**: 85-108.
- Kinnell, P.I.A., Chartes, C.J. & Watson C.L. (1990)** «The effects of fire on the soil in a degraded semi-arid woodland, Susceptibility of the soil to erosion by shallow rain-impacted flow». Australian Journal of Soil Research, **28**: 755-777.
- Kleiner, E.F. & Harper, K.T. (1972)** «Environment and community organization in grasslands of Canyonlands National Park». Ecology **53**: 229-309.
- Kleiner, E.F. & Harper, K.T. (1977a)** «Occurrence of four major perennial grasses in relation to edaphic factors in a pristine community». Journal of Range Management, **30(4)**: 286-289.
- Kleiner, E.F. & Harper, K.T. (1977b)** «Soil properties in relation to cryptogamic groundcover in Canyonlands National Park». Journal of Range Management, **30(3)**: 202-205.
- Ladyman, J.A.R. & Muldavin, E. (1994)** «A study of a terricolous cryptogam and other ground cover in low disturbance pinyon-juniper woodlands in New Mexico». Unpublished report to the USDA Forest Service, Albuquerque, New Mexico.
- Ladyman, J.A.R. & Muldavin, E., Fletcher, R. & Aldon, E. (1994)** «An examination of three mesas to compare and contrast the relationships between terrestrial cryptogam and vascular plant cover». American Academy for the Advancement of Science. In: Proceedings, Southwestern and Rocky Mountain Division 70th Abstract **57**: 25.
- Lange, W. (1974)** «Chelating agents and blue-green algae». Canadian Journal of Microbiology **20**: 1311-1321.

- Lange, O.L. (1980)** «Moisture content and CO₂ exchange of lichens. I. Influence of temperature on moisture-dependent net photosynthesis and dark respiration in *Ramalina maciformis*». *Oecologia* **45**: 82-87.
- Lange, O.L., Belnap, J. & Reichenberger, H. (1998)** «Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange». *Functional Ecology*, **12**: 195-202.
- Lange, O.L., Belnap, J. & Reichenberger, H. & Meyer, A. (1997)** «Photosynthesis of green algal soil crust lichens from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange». *Flora*: **192**: 1-15.
- Larmuth, J. (1978)** «Temperature beneath stones used as daytime retreats by desert animals». *Journal of Arid Environments* **1**:35-40.
- Lemos, P. & Lutz, J.F. (1957)** «Soil crusting and some factors affecting it». *Soil Science Society of America Proceedings* **21**: 485-491.
- Lesica, P. & Schelley, J.S. (1992)** «Effects of cryptogamic soil crust on the population dynamics of *Arabis fecunda* (Brassicaceae)». *American Midland Naturalist* **128**: 53-60.
- Lewin, R.A. (1977)** «The use of algae as soil conditioners». *CIBCASIO Trans.* **3**:33-35 (Publication of Centros de Investigacion de Baja California, Scripps Institute of Oceanography, Lajolla, California).
- Leys, J.N. (1990)** «Soil crusts: their effect on wind erosion». Research Note 1/90. Soil Conservation Service of New South Wales, Australia.
- Loope, W.L. & Gilford, G.F. (1972)** «Influence of a soil microfloral crust on select properties of soils under pinyon-juniper in southeastern Utah». *Journal of Soil Water and Conservation*, **27**: 164-167.
- Lusby, G.C. (1979)** «Effects of grazing on runoff and sediment yield from desert rangeland at Badger Wash in Western Colorado, 1953-1973». Geological Survey Water-Supply Paper 1532-1. US Government Printing Office, Washington, D.C.
- McKenna-Neuman, C., Maxwell, C.D. & Boulton, J.W. (1996)** «Wind transport of sand surfaces crusted with photoautotrophic microorganisms». *Catena* **27**: 229-247.
- Mabbutt, J.A. & Fanning, P.C. (1987)** «Vegetation banding in arid western Australia». *Journal of Arid Environments* **12**: 41-59.
- Mack, R.N. & Thompson, J.N. (1982)** «Evolution in steppe with few large hooved mammals». *The American Naturalist* **119**: 757-773.
- Magee, W.E. & Burris, R.H. (1954)** «Fixation of N₂ and utilization of combined nitrogen by *Nostoc muscorum*». *American Journal of Botany* **41**:777-782.
- Marathe, K.V. (1972)** « Role of some blue-green algae in soil aggregation». In: Desikachary, T.V. (ed) *Taxonomy and biology of Blue-green algae*. University of Madras, India pp 328-331.
- Marble, J.R. & Harper, K.T. (1989)** «Effect of timing of grazing on soil-surface cryptogamic communities in Great Basin low-shrub desert: A preliminary report. *Great Basin Naturalist* **49**: 104-107.
- Martin, P.S. (1975)** «Vanishings, and future of the prairie». *Geoscience and Man* **10**:39-49.
- Maryland, H.F. & McIntosh, T.H. (1966)** «Availability of biologically fixed atmospheric ¹⁵N to higher plants» *Nature* **209**: 421-422.

- Meyer, S.E. & Garcia-Moya, E. (1989)** «Plant community patterns and soil moisture regime in gypsum grasslands of north central Mexico». *Journal of Arid Environments* **16**: 147-155.
- Muncher, H.J., Chartres, C.J., Tongway, D.J.U & Greene, R.S.B. (1988)** «Micromorphology and significance of the surface crusts of soil in rangelands near Cobar, Australia». *Geoderma* **42**: 227-244.
- Nash, L., Lange, O.L. & Kappen, L. (1982)** «Photosynthetic patterns of Sonoran desert lichens, II. A multivariate laboratory analysis», *Flora* **172**: 419-426.
- Paerl, H.W. (1990)** «Physiological ecology and regulation of N₂ fixation in natural waters». *Advanced Microbial Ecology* **2**: 305-344.
- Paramenter, R.R. & Van Devender, T.R. (1995)** «Diversity, spatial variation, and functional roles of vertebrates in the desert grassland», In: McClaran, M.P. and Van Devender, T.R. (eds) *Desert Grasslands*. University of Arizona Press, Tucson pp 196-229.
- Peterjohn, W.T. & Schlesinger, W.H. (1990)** «Nitrogen loss from deserts in the southwestern United States». *Biogeochemistry* **10**: 67-79.
- Peters, E.F. & Bunting, S.C. (1994)** «Fire conditions pre- and postoccurrence of annual grasses on the Snake River Plain». In: Monsen, S.B. and Kitchen, S.G. (eds). *Proceedings, Ecology and Management of Annual Rangelands*, General technical Report INT-GTR-313. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, Ogden Utah, pp 31-36.
- Pierson, Jr, F.B., Blackburn, W.H., Vam Nactor, S.S. & Woods, J.C. (1994a)** «Partitioning small scale spatial variability of runoff and erosion on sagebrush rangeland». *Water Resources Bulletin* **30(6)**: 1081-1089.
- Pierson, Jr, F.B., Blackburn, W.H. & Woods, J.C. (1994b)** «Incorporating small scale spatial variability into predictions of hydrologic response on sagebrush rangelands». In: *Variability of Rangeland Water Erosion Processes*. SSSA Publication 38. Soil Science Society of America, 677 S. Segoe Rd. Madison WI 53711, USA pp. 23-34.
- Platou, K.A. & Tueller, P.T. (1985)** «Evolutionary implications for grazing management systems». *Rangelands* **7**: 57-61.
- Rogers, R.W. (1972)** «Soil surface lichens in arid and subarid south-eastern Australia». *Australian Journal of Botany* **20**: 301-316.
- Rogers, R.W. (1977)** «Lichens of hot arid and semi-arid lands» In: Seaward, M.R.D. (ed) *Lichen Ecology*. Academic Press New York.
- Rosentreter, R. (1986)** «Composition patterns within a rabbitbrush (*Chrysothamnus sp.*) community of the Idaho Snake River plain. In: *Proceedings, Symposium on the Biology of Artemisia and Chrysothamnus*. General Technical Report INT-200:USDA Forest Service, Intermountain Research Station, Ogden, Utah. pp. 273-277.
- Rychert, R.C., Skujins, J., Sorensen, D. & Porcella, D. (1978)** «Nitrogen fixation by lichens and free-living microorganisms in deserts». In: *Nitrogen fixation in Desert Ecosystems*, West N.E.; Skujins, J., Dowden, Hutchinson and Ross (eds). Stroudsburg, Pennsylvania. pp. 20-30.
- Saint-Clair, L.L., Johansen, R. & Webb, B.L. (1986)** «Rapid stabilization of fire-disturbed sites using a soil crust slurry: inoculation studies». *Reclamation and Revegetation Research* **4**: 261-269.

- Saint-Clair, L.L., Webb, B.L., Johansen, J.R. & Nebeker, G.T. (1984)** «Cryptogamic soil crusts: enhancement of seedling establishment in disturbed and undisturbed areas». *Reclamation and Revegetation Research* **3**: 129-136.
- Sagan, C., Toon, O.B. & Pollack, J.B. (1979)** «Anthropogenic albedo changes and the earth's climate». *Rangelands* **206** 1363-1368.
- Savory, A. & Paesons, S.D. (1980)** «The Savory grazing method». *Rangelands* **2**: 234-237.
- Schulten, J.A. (1985)** «Soil aggregation by cryptogams of a sand prairie». *American Journal of Botany* **72**: 1657-1661.
- Shields, L.M. & Durrell, L.W. (1964)** «Algae in relation to soil fertility». *The Botanical Review* **30**: 92-128.
- Stanley, R.J.(1983)** «Soils and vegetation: An assessment of current status». In: Messer J., & Mosley, B (eds). *What future for Australia's arid land?* Australian Conservation Foundation , Canberra pp.8-18
- Stebbins, G.L. (1981)** «Coevolution of grasses and herbivores». *Annals of the Missouri Botanical Garden* **68**: 75-86.
- Tchoupopnou, E. (1989)** «Experimental studies of rain splash erosion some soil microphytic crusts on Utah rangelands». M.S thesis, Utah University, Logan UT.
- Tidemann, A.R., Lopushinsky, W. & Larsen, Jt. H.J. (1980)** «Plant and soil responses to a commercial blue-green algae inoculant». *Soil Biology and Biochemistry*, **12**: 471-475.
- Tongway, D.J. & Ludwig, J.A. (1990)** «Vegetation and soil patterning of semi-arid mulga lands of Eastern Australia». *Australian Journal of Ecology* **15**: 23-34.
- Verrechia, E., Yair, A, Kidron, G.J. & Verrechia, K. (1995)** «Physical properties of the psammophile cryptogamic crust and their consequences to the water regime of sandy soils, north-western Negev Desert, Israel». *Journal of Arid Environements*, **29(4)** 427-437.
- Verstraete & Schwartz (1991)** «Desertification and global climate change». *Vegetatio* **91**: 3-13.
- Wallwork, J.A. (1982)** «Desert Soil Fauna». Praeger Scientific Publishers, London.
- Webb, R.H. & Wilshire (eds)** «Environmental effects of off-road vehicles: impacts and management in arid regions». Springer-Verlag, New York.
- Whisenant, S.G. (1990)** «Changing fire frequencies on Idaho's Snake River Plains: ecological and management implications», In: McArthur, E.D., Romney, E.M., Smith, S.D. and Tueller, P.T. (eds). *Proceedings, symposium on Cheatgrass invasion, Shrub die-off, and other aspects of shrub biology and management*, General Technical Report INT-276, US Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, Ogden, Utah, p.4-10.
- Williams, J.D. (1993)** «Influence of microphytic crusts on selected soil physical and hydrologic properties in the Hartnet Draw, Capitol Reef National Park, Utah. Ph.D. Dissertation, Utah State University, Logan. UT 170 pages.
- Williams, J.D., Dobrowolski, J.O., West, N.E. & Gillette. D.A. (1995a)** «Microphytic crust influences on wind erosion». *Transaction of the American Society of Agricultural Engineers* **38**: 131-137.
- Williams, J.D., Dobrowolski, J.O. & West, N.E. (1995b)** «Microphytic crust influence on interrill erosion and infiltration». *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers* **38**: 139-146.

- Wullstein, L.H. (1989)** «Evaluation and significance of associative dinitrogen fixation for arid soil rehabilitation». *Arid Soil Research and Rehabilitation* **3**: 259-265.
- Yair, A. (1990)** «Runoff generation in a sandy area-the Nizzana sands, western Negev, Israel». *Earth Surface Processes and Landforms* **15**: 597-609.

Publication n° 132
mai 2001
Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux
UNIVERSITÉ LAVAL
Département des Sciences du Bois et de la Forêt
Québec G1K 7P4
QUÉBEC
CANADA
courriel: gilles.lemieux@sbf.ulaval.ca
<http://forestgeomat.fg.ulaval.ca/brf/>
FAX 418-656-5262
tel. 418-656-2131 poste 2837