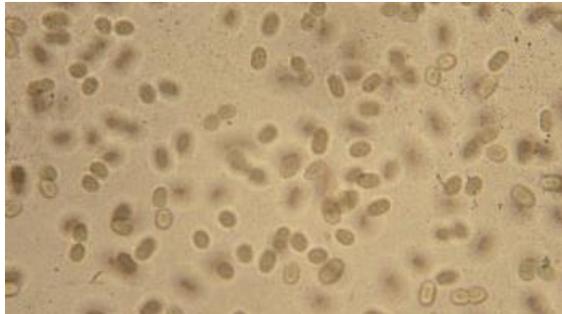


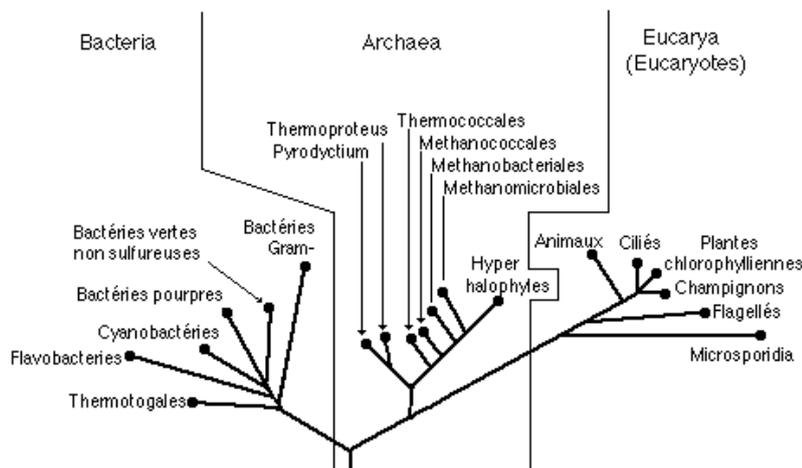
Chapitre 2 : Les cyanobactéries

1-Définition des cyanobactéries



Les cyanobactéries (Cyanobacteria), également appelées cyanophycées (Cyanophyceae) sont des organismes procaryotes autotrophes. Elles étaient autrefois appelées « algues bleues ». Il en existe plus de 1500 espèces réparties dans environ 120 genres. Elles ont apparues il y'a environ 3,8 milliards d'années et font partie des espèces qui sont à l'origine de l'expansion de la vie sur terre par leur production d'oxygène par photosynthèse et par leur contribution au premier puit biologique de carbone et à une désacidification des océans, lorsqu'elles se sont organisées en colonies fixées (stromatolithes), capables de produire du calcaire.

Les cyanobactéries ont pour seul point commun cette photosynthèse de type « plante », ce qui leur a valu pendant longtemps d'être classées dans les algues (algues bleu-vert, cyanophycées). Leur nature procaryotique les a fait reclasser dans les bactéries Gram négatives (Phylum BX dans la récente classification du Bergey's).



Arbre phylogénique universel basés sur la comparaison des séquences de l'ARN ribosomal 16S. Il montre l'existence des trois domaines: bacteria, archaea et eucarya. Les cyanobactéries sont situées dans le domaine "Bacteria" ainsi que les deux autres groupes de bactéries photosynthétiques: les bactéries pourpres et vertes (d'après Woese *et al.*, 1990).

Chez les cyanobactéries, on distingue au microscope électronique deux zones différenciées principalement par leur couleur : le chromoplaste (zone périphérique contenant les thylakoides) et le centroplasma (zone centrale assurant des fonctions semblables à celles

d'un noyau, contenant de l'ADN sous forme d'aiguilles). Le chromoplasma, outre la photosynthèse, assure deux autres fonctions : la respiration et la fixation d'azote chez certaines espèces.

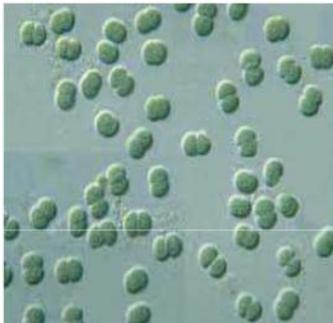
Certaines cyanobactéries sont aussi actives la nuit ou en l'absence de lumière, se transformant en quelque sorte en bactéries chimio-hétérotrophes. D'autres survivent aussi en anaérobiose (ex : *Oscillatoria limnetica*) en photosynthétisant à partir du sulfure d'hydrogène au lieu de l'eau.

Beaucoup de cyanobactéries sont en outre capables de fixer le diazote (N₂). Des cellules spécialisées, appelées hétérocystes, contiennent des enzymes (nitrogénases) qui fixent le diazote atmosphérique, de sorte que la cellule en croissance puisse l'utiliser.

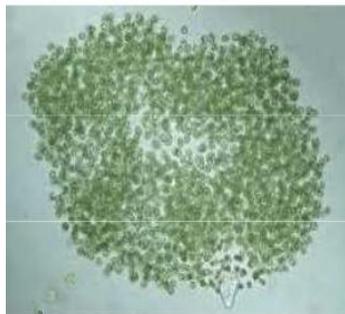
Les cyanobactéries constituent un groupe génétiquement et morphologiquement très hétérogène. Cette hétérogénéité est reflétée notamment par la taille de leurs génomes allant de 2400 à 13000 kb et par leur pourcentage en GC (32 à 71 %) couvrant l'éventail des valeurs rencontrées dans le monde bactérien.

2-Morphologie des cyanobactéries

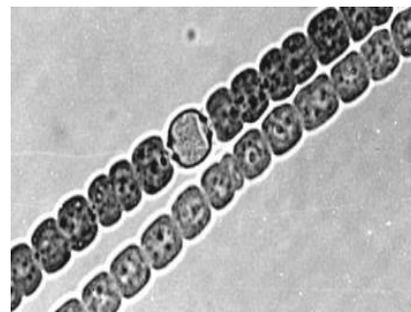
Les cyanobactéries présentent une grande diversité morphologique. Certaines sont unicellulaires, sphériques ou en bâtonnets et se multiplient par divisions binaires, d'autres sont filamenteuses et se propagent par rupture du filament végétatif ou par germination des akinètes (spores). Certaines peuvent différencier des cellules spécialisées, telles que les hétérocystes, les akinètes et les hormogonies. Certaines présentant des ramifications qui peuvent être de plusieurs types. Cette hétérogénéité leur a permis de coloniser la grande majorité des écosystèmes terrestres ou aquatiques, ainsi que les milieux extrêmes chauds, salés et hypersalés et alcalins. Il existe des formes terrestres, marines et dulçaquicoles, libres et symbiotiques.



Cellules isolées

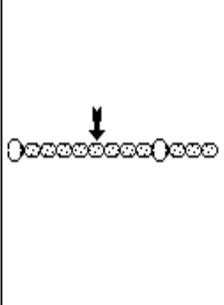
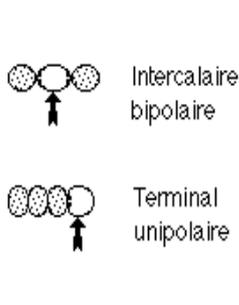
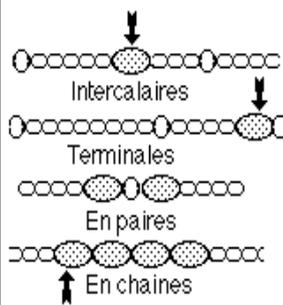


colonies



Hétérocyste intercalaire bipolaire chez *Anabaena*

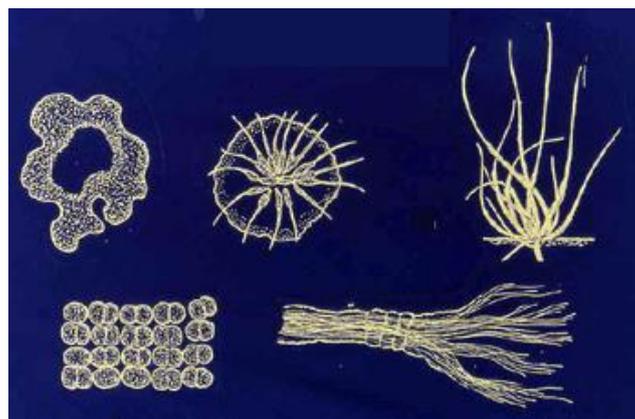
Leur couleur résulte de la présence de pigments (chlorophylles vertes, carotènes rouges et orange, xanthophylles jaunes, phycocyanine bleue et phycoérythrine rouge) et de mucilage. Elle varie du jaune sale au noir en passant par différentes teintes de bleu-vert ou de brun. Leur ancien nom d'algues bleues est dû à la présence de phycocyanines. Si l'on extrait les pigments solubles dans l'acétone (chlorophylles et caroténoïdes) d'une culture de cyanobactéries la couleur bleue devient alors parfaitement visible.

Cellules végétatives	Hétérocystes	Spores ou Akinètes
Activité photosynthétique	Fixation de l'azote	Conservation Dissémination
	 Intercalaire bipolaire Terminal unipolaire	 Intercalaires Terminales En paires En chaînes

En plus de ces trois types de cellules les Cyanobactéries peuvent présenter un certain nombre de structures telles que des gaines mucilagineuses, des ramifications, etc...

Chez les formes filamenteuses on appelle trichome la file de cellules et filament l'ensemble du trichome et de la gaine mucilagineuse entourant le trichome lorsqu'une gaine est formée.

La gaine mucilagineuse peut réunir de nombreux filaments et former des colonies de forme indéfinie ou définie. Suivant leur taille on peut distinguer de micro (< 1mm) et des macro-colonies

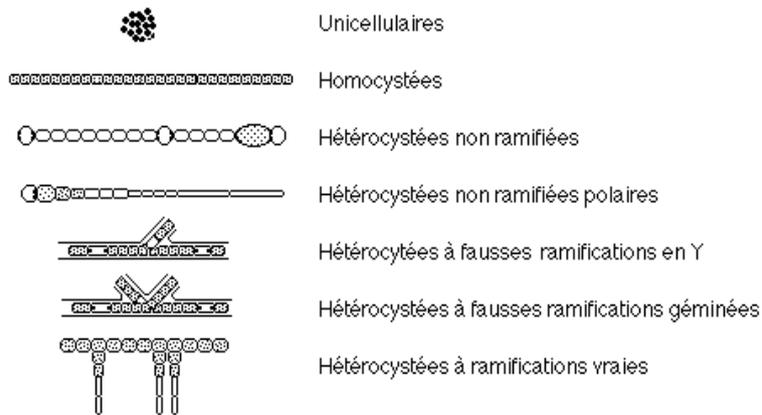


Exemples de microcolonies de Cyanobactéries

Les cyanobactéries sont non mobile ou mobile par glissement ou mobilité à l'aide de vacuole à gaz (Nostocales).

3-Taxonomie des cyanobactéries

La combinaison de différents caractères morphologiques a servi jusqu'à récemment de base à la taxonomie des cyanobactéries.

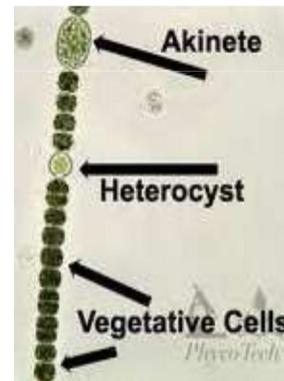


Les principaux caractères pris en compte étaient:

- * aspect de la croissance: unicellulaire, coloniale, filamenteuse
- * aspect et forme de la colonie pour les formes coloniales
- * présence, taille et forme des cellules végétatives
- * présence, taille et forme des hétérocystes et akinètes
- * présence ou absence de vacuoles à gaz
- * présence ou absence d'hormogonies, mobilité des hormogonies

• pour les organismes filamenteux:

- différenciation cellulaire: hétérocystes et akinètes
- polarité: base et apex du filament
- gaine: absence ou présence, épaisseur
- ramifications vraies ou fausses
- nature des fausse ramifications: simples ou géminées



En raison du polymorphisme des cyanobactéries, les anciennes classifications ont donné naissance à de très nombreux genres et espèces superflus. Seule la classification morphologique de Rippka et *al.* (1979) est fondée sur des caractères morphologiques stables observables en culture. Elle a amené à une première révision taxonomique qui a considérablement réduit le nombre de taxons reconnus.

En raison du polymorphisme des cyanobactéries, les anciennes classifications ont donné naissance à de très nombreux genres et espèces superflus. Seule la classification morphologique de Rippka et *al.* (1979) est fondée sur des caractères morphologiques stables observables en culture. Elle a amené à une première révision taxonomique qui a considérablement réduit le nombre de taxons reconnus.

Sous-section I : Reproduction par division binaire suivant 1, 2 ou 3 plans symétriques ou non, ou par bourgeonnement

Sous-section II : Reproduction par fissions multiples internes avec production de cellules filles plus petites que les cellules parentales ou par fissions multiples et D

Sous-section III : Trichomes composés de cellules ne se différenciant pas en hétérocystes ou en akinètes

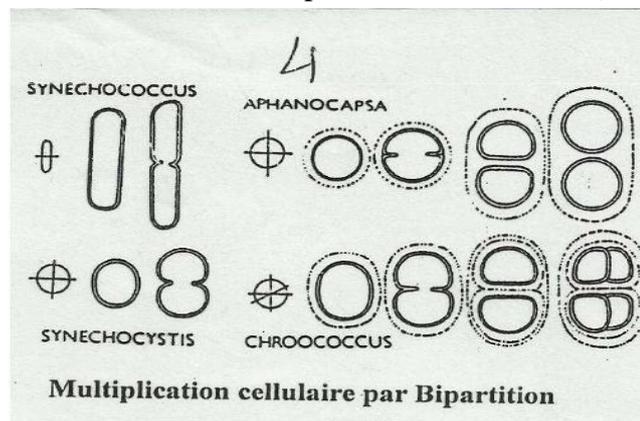
Sous-section IV : Une ou plusieurs cellules du trichome se différencient en hétérocystes, au moins lorsque le milieu est carencé en ammonium ou en nitrate; certaines cellules peuvent aussi former des akinètes

Sous-section V : Reproduction par fission binaire, parfois ou fréquemment suivant plusieurs plans, donnant naissance à des trichomes multisériés et (ou) à des trichomes présentant différents types de ramifications vraies

4- Reproduction des cyanobactéries

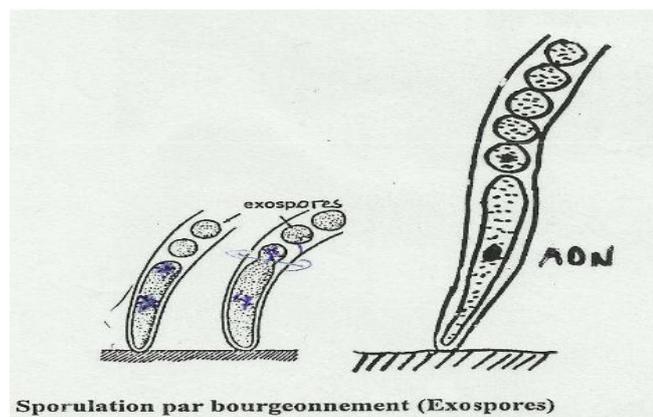
La reproduction, chez les cyanobactéries, se fait par division végétative et par spores, soit unicellulaires (coccospores), soit sous forme de filaments de cyanobactéries (trichomes = hormogonies). Ce qui constitue deux principales classes de cyanobactéries : les coccogonophycidées (formes solitaires ou coloniales) et les hormogonophycidées (formes coloniales filamenteuses).

- ✓ Pas de reproduction sexuée
- ✓ multiplication végétative seulement :-Simple division cellulaire (fission= bipartition)

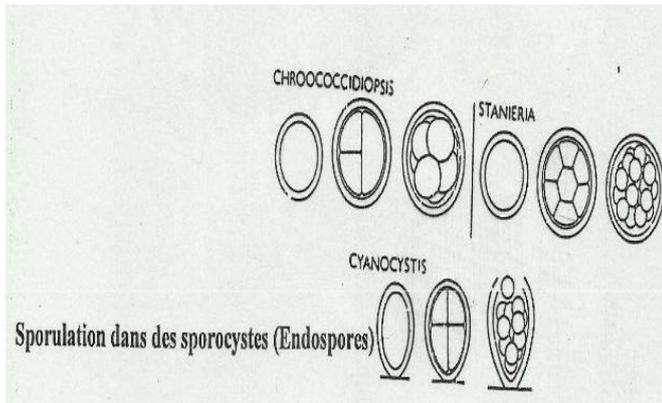


-Formation de spores unicellulaires

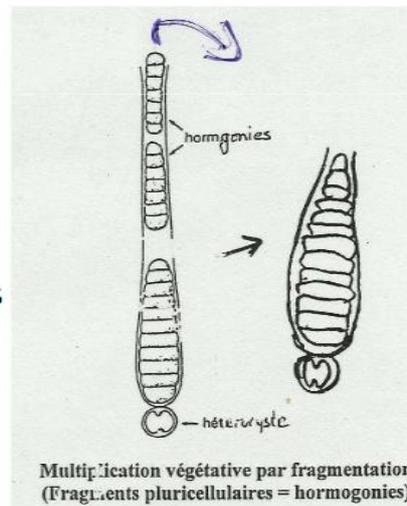
- ✓ Par bourgeonnement (spores exogènes= exospores)



- ✓ par fission multiple (spores endogènes ou baeocytes)



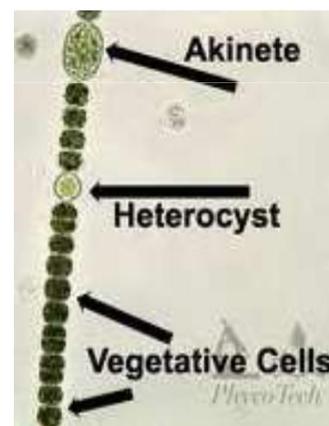
-Formation de spores pluricellulaires (hormogonies) : Fragments pluricellulaires courts qui se détachent du filament initial pour former un nouveau trichome.



-Formation de spores de résistance, dormance : akinètes chez les cyanobactéries filamenteuses

Rôle des akinètes : permettre de survivre longtemps aux mauvaises conditions

Rôle de l'hétérocyste: Fixation de N_2 atmosphérique grâce à la nitrogénase en absence d'oxygène (inhibiteur de l'enzyme)



5-Physiologie des cyanobactéries

Les cyanobactéries sont capables d'adopter différents modes de métabolisme carboné. La photosynthèse est leur principale méthode de nutrition (autotrophie), cependant, en présence

de substrats organiques et de CO₂, certaines espèces utilisent le carbone organique pour leurs synthèses cellulaires. Quelques espèces peuvent croître à l'obscurité en hétérotrophie.

Les cyanobactéries utilisent l'azote minéral des nitrates, nitrites et sels ammoniacaux. L'azote nitrique est la source d'azote préférée dans la plupart des milieux de culture. En l'absence d'azote minéral, de nombreuses formes de cyanobactéries peuvent utiliser l'azote de l'air comme source d'azote et l'incorporer dans leurs cellules (fixation de N₂). A la mort de ces cyanobactéries, cet azote retourne dans l'environnement sous forme d'azote minéral assimilable par les plantes. La fixation de l'azote a donc un rôle très important dans le maintien de la fertilité de certains environnements naturels ou cultivés.

Certaines cyanobactéries se développent de façon symbiotique avec des champignons, des végétaux et certains mollusques. Certaines de ces symbioses ont une importance écologique ou agronomique.

6-La photosynthèse chez les cyanobactéries

Les cyanobactéries sont des photoautotrophes, c'est à dire qu'elles utilisent la lumière comme source d'énergie et le CO₂ comme source de carbone. Elles sont les seuls procaryotes effectuant la photosynthèse oxygénique comme le font les plantes, en utilisant l'eau comme donneur d'électrons pour produire de l'oxygène. Les cyanobactéries possèdent un appareil photosynthétique similaire à celui des chloroplastes.

7-Fixation de l'azote par les cyanobactéries

Les cyanobactéries utilisent l'azote minéral des nitrates, nitrites et sels ammoniacaux. L'azote nitrique est la source d'azote préférée dans la plupart des milieux de culture. En absence d'azote minéral, certaines cyanobactéries utilisent directement l'azote de l'air (N₂), c'est ce que l'on appelle "la fixation de l'azote".

L'aptitude à la fixation de N₂ se rencontre chez de nombreuses formes de cyanobactéries. Toutes les formes hétérocystées telles que cette *Anabaena* fixent l'azote, aussi bien en aérobiose qu'en anaérobiose. Quelques formes non-hétérocystées (homocystées) filamenteuses fixent l'azote en anaérobiose. Des formes unicellulaires (*Aphanothece* et *Gloeothece*) peuvent également fixer l'azote en aérobiose. Toutefois, la fixation de N₂ intervient seulement lorsqu'il y a une déficience en azote minéral. En particulier, la formation des hétérocystes, cellules spécialisées dans la fixation de N₂ chez certaines formes de cyanobactéries, est inhibée par des sources d'azote combiné telles que les nitrates ou l'ammonium.

L'enzyme responsable de la fixation de l'azote est la nitrogénase. Cet enzyme est irréversiblement inhibé par l'oxygène.

Certaines formes unicellulaires telles que cette *Aphanothece* dans une rizière asiatique ont une activité photosynthétique dans la journée et fixent l'azote la nuit lorsque l'absence d'énergie lumineuse empêche la production d'oxygène par photosynthèse. L'activité fixatrice des cyanobactéries a des implications importantes pour la fertilité des sols cultivés et non cultivés ainsi que celle des écosystèmes aquatiques dulçaquicoles et marins. En particulier c'est l'activité fixatrice d'azote des cyanobactéries qui a permis de maintenir

pendant des siècles la production de riz dans les rizières traditionnelles qui ne reçoivent pas d'engrais azoté minéral.

8-Ecologie des cyanobactéries dans l'environnement

En raison de leur caractère photosynthétique, les cyanobactéries (fixatrices d'azote ou non), sont des producteurs primaires. Dans les milieux fertiles, leur contribution, qui est faible par rapport à celle des Phanérogames (plantes), passe souvent inaperçue. Par contre dans les milieux extrêmes (pluviométrie réduite, températures élevées ou très basses, milieux hypersalés) elles constituent, avec les algues, le producteur primaire principal. Dans certaines conditions, elles peuvent se développer de façon explosive à la surface des sols (manne de la bible...), dans les eaux douces (fleurs d'eau), et les eaux marines.



Fleur d'eau à Cyanobactéries unicellulaires



Croûte à cyanobactéries et bactéries photosynthétiques à la surface d'un sol argileux salé

Les cyanophycées vivent presque partout, y compris dans des conditions extrêmes, des glaces polaires aux sables des déserts. Elles survivent dans les lacs très chauds et/ou acides des cratères volcaniques comme dans les geysers. Elles croissent tant en eau douce que salée, sous forme planctonique. Elles se développent particulièrement bien dans certains milieux pollués par les activités humaines (eutrophisation, dystrophisation). Ces proliférations (blooms) forment des fleurs d'eau de couleur particulières qui apparaissent sur un plan d'eau en voie de pollution. On assiste à ces efflorescences algales quand l'eau contient de l'azote et/ou du phosphore en excès. Un autre paramètre influençant l'apparition de fleur d'eau est le débit du cours d'eau. Un fort débit provoque un brassage continu de la matière en suspension en plus d'empêcher la stratification des eaux. Ainsi, l'acquisition de nutriments par les cyanobactéries est peu probable et elles ne peuvent se positionner dans la colonne d'eau pour obtenir l'intensité lumineuse requise. C'est pourquoi les fleurs d'eau apparaissent dans les lacs et les rivières à faible débit, plutôt que dans les fleuves.

9- Toxicité des cyanobactéries

Les toxines cyanobactériennes sont des poisons naturels qui sont emmagasinés dans certaines cyanobactéries. Ces toxines sont libérées dans l'eau lors de la mort des cyanobactéries.

Certaines peuvent attaquer le foie : les hépatotoxines ou le système nerveux : les neurotoxines ou peuvent irriter la peau : dermatotoxines + les LPS.

Certaines toxines provoquent des problèmes d'allergies et de dermatoses, sensations de brûlures, des démangeaisons qui sont parfois suivies de desquamations rougeâtres, boursoufflées.

Les neurotoxines : Elles agissent sur le système nerveux et paralysent les muscles respiratoires, provoquant la mort en quelques minutes. Elles stimulent constamment les muscles et provoquent des crampes, puis une fatigue excessive et une paralysie. Quand les muscles respiratoires sont atteints, l'oxygénation insuffisante du cerveau engendre des convulsions et la suffocation.

Les hépatotoxines : De faibles doses sont à l'origine de maux d'estomac et de troubles intestinaux et hépatiques. Une consommation régulière de faibles doses de toxines favoriserait l'apparition de troubles chroniques du foie et du tube digestif. Aux Etats-Unis et en Australie, des intoxications humaines gastro-intestinales et hépatiques graves ont été signalées.

Les toxines des cyanobactéries sont nocives pour les oiseaux, les vaches, les chevaux et les autres vertébrés mais aussi pour le zooplancton des lacs et des étangs. L'ingestion et l'inhalation de toxines peuvent provoquer la mort des mammifères.

FACTEURS FAVORISANT LE DEVELOPPEMENT DES CYANOBACTERIES

Une absence de vent. Une température de l'eau comprise entre 15 et 30°C. Une eau alcaline et riche en éléments nutritifs. L'accumulation de détergents et d'engrais entraîne une augmentation des concentrations d'azote et de phosphore dans les réserves d'eau et favorise la prolifération des cyanobactéries et la formation de fleurs d'eau (blooms).

Les genres principaux reconnus pour produire des toxines sont : Anabaena, Aphazinomeon, Cylindrospermopsis, Microcystis, Nodularia, Oscillatoria, Planktothrix.

La plus grande partie des cyanotoxines produites s'accumulent à l'intérieur des cellules et l'ampleur de la production semble être corrélée avec la phase de croissance des cyanobactéries. Ensuite, lorsque les bactéries sont à la fin de la période de sénescence, elles meurent et se lysent, provoquant le relâchement des toxines dans le milieu environnant. Ainsi, lorsque la période de floraison est en progression, on retrouve très peu de toxines extracellulaires alors que vers le déclin de celle-ci, la concentration de toxines extracellulaires augmente énormément.

L'évaluation de la toxicité d'une efflorescence ne peut se faire par la seule reconnaissance des espèces en présence, car une même cyanotoxine peut être synthétisée par plusieurs genres. Par exemple, on sait que les genres Microcystis et Anabaena produisent des cyanotoxines de type microcystine.

La présence d'un genre réputé produire des cyanotoxines ne signifie pas nécessairement que les toxines seront présentes, car ce ne sont pas toutes les espèces constituant le genre qui produiront des cyanotoxines. Les espèces toxiques peuvent générer une souche qui possèdera ou non les gènes pour la production de toxines. Il est à noter que selon la diversité du matériel génétique des souches toxiques, celles-ci peuvent générer des cyanotoxines de toxicité variable.

10- Quelques domaines d'application des cyanobactéries

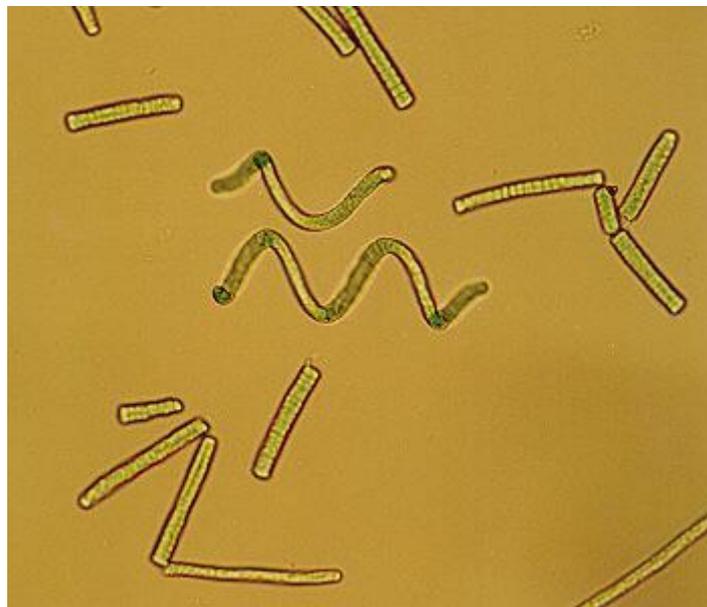
➤ Riziculture

Le riz est la troisième céréale mondiale en volume de production (468.10 6 t par an), mais la première en terme de consommation alimentaire humaine. Il constitue la base du régime alimentaire de près de 50% de la population mondiale.

Les organismes fixateurs d'azote, capables d'utiliser l'azote de l'air, constituent une fois enfouis dans le sol une source d'azote utilisable par le riz et qui ne nécessite pas ou peu d'investissement financier par le riziculteur. Par contre, ces techniques demandent aux riziculteurs un travail supplémentaire, parfois important. La technologie la plus ancienne faisant usage des organismes fixateurs de N₂ en riziculture est celle des engrais verts: légumineuses et *Azolla* qui est une symbiose entre une petite fougère aquatique et une cyanobactérie fixatrice d'azote (*Anabaena azollae*) et qui a été utilisée depuis le 11e siècle pour la riziculture en Chine.

➤ Spiruline

La spiruline est une algue planctonique unicellulaire. Elle est ainsi nommée parce qu'elle se présente sous forme de longs filaments spiralés, ces algues bleues microscopiques appartenant à l'embranchement des cyanophytes sont parmi les premiers végétaux à être apparus sur terre. La spiruline est une algue bleu-vert microscopique (0,2 à 0,3 mm de long) qui doit son nom à sa forme de spirale. Il en existe de nombreuses variétés dont font partie la *Spirulina maxima* et la *Spirulina platensis*.



Presque aussi vieille que la vie sur terre, elle croît à l'état naturel dans des lacs des régions chaudes dont le sous-sol ou le terrain volcanique enrichissent les eaux de sels minéraux. Aujourd'hui, les microalgues servant à la fabrication de produits sont récoltées par aquaculture ou dans des étangs ou des lacs naturels contrôlés et sont commercialisées sous diverses formes comme supplément alimentaire. Les deux principales espèces de spiruline utilisées commercialement sont la *Spirulina maxima* et la *Spirulina platensis*. La première

espèce provient du Mexique et était déjà consommée par les Aztèques du lac Texoco (aujourd'hui disparu), tandis que la deuxième espèce a été retrouvée au lac Tchad où elle fait partie de l'alimentation traditionnelle des tribus vivant dans le sud de la province du Kanem. Les spirulines sont composées à environ 65 % de protéine, et d'une forte concentration de fer. Elles contiennent aussi de l'acide gamma-linolénique, du bêta-carotène, de la phénylalanine, de la thiamine, de la riboflavine, du magnésium, du phosphore, du calcium, du potassium et des vitamines du groupe B. Les protéines et le fer qu'elles contiennent font de la spiruline un aliment intéressant pour les chercheurs qui s'intéressent à son potentiel comme denrées agricoles dans les pays où la famine sévit. Par contre, et malgré certaines allégations, les recherches ont démontré que la vitamine B12 contenue dans la spiruline n'était pas assimilée par l'humain.

➤ **Pigments (les cyanobactéries et le saumon)**

Le saumon sauvage tire sa couleur rose caractéristique de pigments naturels appelés astaxanthine et canthaxantine qui se trouvent dans les algues planctoniques et les cyanobactéries. Ces algues et cyanobactéries sont d'abord consommées par d'autres organismes de petite taille, comme le krill (minuscules organismes planctoniques ressemblant à des crevettes). Lorsque ces organismes sont ingérés par des saumons sauvages, le pigment qu'ils contiennent est retenu par les tissus musculaires des saumons et donne à leur chair sa

Les algues, les cyanobactéries et le krill n'entrent pas normalement dans les aliments servant à l'alimentation des saumons d'élevage. En l'absence des pigments dérivés de ces organismes, la chair du saumon serait de couleur crème, au lieu de la couleur rose privilégiée par les consommateurs. Donc, il faut ajouter de l'astaxanthine et de la canthaxanthine synthétiques dans la nourriture des saumons avant leur mise sur le marché pour que leur chair acquière sa couleur rose.

Les pigments caroténoïdes synthétiques (c.-à-d. de couleur jaune, rouge ou orange) représentent environ 15 à 25 % du coût de production des aliments commerciaux des saumons.

Les principaux ordres de cyanobactéries

Ordre	Forme générale	Hétérocystes	Autres propriétés	Genres représentatifs
Chroococcales	Bacilles ou coques Agrégats non filamenteux	Non	Presque toujours immobiles	<i>Chamaesiphon</i> , <i>Gloeobacter</i> , <i>Synechococcus</i>
Pleurocapsales	Bacilles ou coques Peuvent former des agrégats	Non	Seuls quelques béocytes (petites cellules sphériques reproductrices) sont mobiles	<i>Pleurocapsa</i> , <i>Dermocarpa</i>
Oscillatoriales	Filaments, trichomes non ramifiés	Non	Généralement mobiles	<i>Lyngbya</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Spirulina</i>
Nostocales	Filaments, trichomes non ramifiés	Oui	Souvent mobiles ; peuvent produire des akinètes (cellules à paroi épaisse, résistantes à la dessiccation)	<i>Anabaena</i> , <i>Nostoc</i> , <i>Calothrix</i>
Stigonématales	Trichomes filamenteux ramifiés	Oui	Peuvent produire des akinètes	<i>Fischerella</i> , <i>Stigonema</i> , <i>Geitleria</i>