



République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère De l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique



UNIVERSITE ABBES LAGHROUR –KHENCHELA-

FACULTE DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE

**DEPARTEMENT DE BIOLOGIE MOLECULAIRE
ET CELLULAIRE**

MEMOIRE

Présenté pour l'obtention du diplôme de

MASTER ACADEMIQUE

FILIERE : BIOLOGIE

SPECIALITE : MICROBIOLOGIE APPLIQUE

Thème

Diversité des cyanobactéries

Préparé par :

- **BOUALLEGUE Imen**
- **ARAAR Aya**

Jury d'évaluation :

Présidente :	DEROUICHE Fouzia	M.C.A	Université Abbès Laghrou Khenchela
Directrice :	BENREDJEM Lamia	M.A.A	Université Abbès Laghrou Khenchela
Examinatrice :	BOUTARFA Soumia	M.A.A	Université Abbès Laghrou Khenchela

Année Universitaire 2020/2021

Remerciement

Avant toute chose, nous tenons à remercier Dieu le tout puissant qui nous a donné la puissance pour achever ce travail. La réalisation de ce mémoire n'a été possible que grâce à la collaboration d'un certain nombre de personnes en particulier notre encadreur **Benredjem Lamia** pour sa patience, sa rigueur, et sa disponibilité durant la période de la préparation de ce travail.

Nous exprimons toute notre gratitude aux membres du jury : **Mme DEROUCHE Fouzia** et **Mme BOUTARFA Soumia** qui ont accepté avec joie d'être notre jury. Nous réservons une pensée spéciale à tous nos enseignants de la Faculté qui ont su nous donner une formation didactique et appréciable durant notre cursus.

Dédicaces

Je dédie ce travail

A ma mère qui rêvait de ce jour mais malheureusement elle ne peut pas être là, mais elle restera toujours avec moi dans mon cœur.

A mon père et mes grands parents qui sont la source de mon savoir et mes principes. Et bien pour leur support et encouragement.

A tata SABAH et tonton MESSOUD pour être toujours là pour moi, ils m'aident de toutes manières possibles. Merci je vous aime.

A ma sœur ASMA et mes nièces JENNA et RANIM.

A mon frère RAFIK, sa femme HOUDA et mes deux pépites ELINE et ISRAA et a mon petit frère OUSSAMA ; qui m'avez toujours soutenu et encouragé durant ces années d'études.

A mes tantes NADIA, RADHIA et SIHEM. Mes tontons : SALIM, OMAR et KAMEL et tous leur familles.

A mes sœurs : INSAF, SARA, AYA, RYM, NADA, RANIA, ZAMEN, SAFA, ABIR, RACHDA, CHAHINEZ, RADHIA et YOUSRA merci pour ces merveilles 5 ans je vous aime.

A mon binôme AYA pour faire ce travail ensemble.

Et pour toutes les personnes que je n'ai pas mentionnées mais je n'ai pas oublié.

Dédicace

Je dédie ce modeste travail accompagnée d'un grand amour à : Celle qui m'a arrosé de tendresse et d'espoir, à la source d'amour incessible qui m'a bénié par ses prières Hbiba ma chère mère.

A mon support dans ma vie qui m'a appris m'a supporté m'a dirigé vers la gloire Larbi mon père.

A mes chers frères : Redha et Sid ahmed, Walid et mes sœur : Sara et Maroua pour leur appui et leur encouragement permanents Ama très chère tante Hassina pour son soutien moral tout au long de mon parcours universitaire

A mes plus chers neveux : Iskandar et Idriss et ma petite belle-nièce : Melia

A mes meilleures amies : Souha, Rima, Achouak, Zamen, Thelja, Racheda, Radhia, Yousra, Nada, Rim , Rania , Safa , Abir

A mon binome Imen Que ce travail soit l'accomplissement de vos vœux tant allégués, et le fruit de votre soutien infailible, Merci d'être toujours là pour moi

Sommaire

Liste des figures	
Liste des tableaux	
Liste des abréviations	
Introduction.....	2
Chapitre 1 : INTRODUCTION AUX CYANOBACTERIES.....	3
1. Apparition des cyanobactéries.....	4
2. Description générale des cyanobactéries.....	4
2.1. Morphologie des cyanobactéries.....	4
2.2. Pigments photosynthétiques.....	6
2.3. Ecologie.....	6
2.3.1. Une bactérie ubiquitaire	7
2.3.2. Symbiose.....	7
3. Facteurs environnementaux et caractéristiques physiologiques des cyanobactéries favorisant leur dominance.....	7
3.1. Mobilité verticale et horizontale.....	7
3.2. Nutriments.....	8
3.3. Température.....	8
3.4. pH et sources de carbone	9
3.5. prédation.....	9
Chapitre 2 : Classification des cyanobactéries.....	11
1. Classification morphologique	12
A. Morphologie cellulaire et coloniale.....	12
B. Cytologie.....	15
C. Division cellulaire et reproduction.....	17
2. Classification moderne des cyanobactéries.....	19
Chapitre 3 : Les cyanotoxines.....	20
1. Généralités.....	21
2. Classification des composés cyanobactériens bioactifs ou cytotoxines.....	22
2.1. Les hépatotoxines	22
2.2. Les neurotoxines	22
2.3. Les dermatotoxines	22
3. Pourquoi les cyanobactéries produisent-elles des toxines?.....	23

4. Facteurs favorisant la production de cyanotoxines.....	23
a. Rôle des nutriments et du fer.....	23
b. Croissance cellulaire.....	24
c. Effet de la lumière.....	24
d. Effet de zooplancton.....	25
5. Cyanotoxines et cyanobactéries dans les eaux souterraines.....	25
Chapitre 4 : Outils de détection des cyanobactéries.....	26
1. Méthode de détection en temps réel des cyanobactéries.....	27
1.1. Analyse par sonde fluorométrique d'échantillons ponctuels.....	27
1.2. Analyse par sonde fluorométrique avec circulation de l'eau en continu (écoulement continu)	27
1.3. Télédétection.....	28
1.4. Sonde fluorométrique submersible.....	29
Chapitre 5 : Les cyanobactéries dans le monde et en Algérie	31
1. Les cyanobactéries les plus communes dans le monde.....	32
2. Les cyanobactéries en Algérie	33
2.1 Les cyanobactéries dans les lacs Oubeira ,Tonga et de El Mellah	33
2.2 Les cyanobactéries dans le barrage D'Ain El Dalia (Souk Ahras).....	34
2.3 Les cyanobactéries dans le barrage Cheffia	34
Conclusion.....	37
Références bibliographiques.....	38
Résumé	

Liste des figures

Figure	Page
Figure 1. Cyanobactérie unicellulaire coloniale du genre <i>Wornichina</i>	4
Figure 2. Cyanobactérie organisée en trichomes, genre <i>Aphanizomenon</i>	5
Figure 3. Cyanobactérie organisée en filaments, genre <i>Phormidium</i>	5
Figure 4. Trichome de cyanobactérie du genre <i>Anabaena</i> présentant un hétérocyste (H) et un akinète (A).....	6
Figure 5. Une diversité de formes (forme de colonie et mucilage) chez les cyanobactéries coccoïdes	14
Figure 6 : Position des thylakoïdes dans les genres oscillatoriacés	17

Liste des tableaux

Tableau	Page
Tableau 1. Espèces de cyanobactéries potentiellement toxiques et des toxines associées (AFSSA et AFSSET, 2006).....	21

Liste des abréviations

- ANAs** : l'anatoxine-a, l'homoanatoxine-a, l'anatoxine- a(s).
- BMAA** : β -N-méthylamino-L-alanine.
- CVNS** : cylindrospermopsine.
- EM** : microscope électronique.
- IPFM** : intoxication paralysante par les fruits de mer.
- LM** : lumen (mesure de flux lumineux).
- MCs** : microcystines.
- MC-LR** : variante la plus toxique de MCs
- NODs** : nodulaires.
- PNEK** : parc National d'EL KALA.
- PSp** : paralytic shellfish poisoning
- RUBISCO** : site de l'ribulose biphosphate carboxy/oxygénase.
- SAXs** : les saxitoxines.
- UV** : ultra violet .

Résumé

C'est avec l'objectif de produire une synthèse décrivant la diversité des cyanobactéries. En effet ces organismes sont d'une grande importance du fait de leur capacité à produire des toxines. Ces dernières concernent l'homme soit en tant que menace par les intoxications alimentaire soit parce que leur présence peut être influencé par les activités humaines.

La classification des cyanobactéries est surtout reposée sur des caractères morphologiques, écologiques et ultra structural ainsi que les caractéristiques naturels et les études moléculaires. Les méthodes de biologie moderne, en particuliers les procédures génétiques ont considérablement modifié leurs critères taxonomiques mais le problème avec cette approche a été que les résultats ne sont pas toujours en accord avec les critères traditionnels.

Mots clés : Diversité, Cyanobactéries, Classification des cyanobactéries

Abstract

It is with the objective to produce a synthesis describing the diversity of cyanobacteria. Indeed these organisms are of great importance because of their ability to produce toxins. These toxins concern humans either as a threat through food poisoning or because their presence can be influenced by human activities.

The classification of cyanobacteria is mainly based on morphological, ecological and ultrastructural characters as well as natural characteristics and molecular studies. The methods of modern biology, especially genetic procedures have considerably modified their taxonomic criteria but the problem with this approach has been that the results are not always in agreement with the traditional criteria.

Keywords: Diversity, Cyanobacteria, Classification of cyanobacteria

ملخص

تهدف إلى إنتاج توليف يصف تنوع البكتيريا الزرقاء. في الواقع لهذه الكائنات أهمية كبيرة بسبب قدرتها على إنتاج السموم. هذه السموم تهم البشر إما كتهديد من خلال التسمم الغذائي أو لأن وجودها يمكن أن يتأثر بالأنشطة البشرية.

يعتمد تصنيف البكتيريا الزرقاء بشكل أساسي على الخصائص المورفولوجية والبيئية والبنية التحتية بالإضافة إلى الخصائص الطبيعية والدراسات الجزيئية. لقد قامت طرق علم الأحياء الحديثة ، وخاصة الإجراءات الجينية ، بتعديل معاييرها التصنيفية بشكل كبير ، لكن المشكلة في هذا النهج كانت أن النتائج لا تتوافق دائمًا مع المعايير التقليدية

الكلمات المفتاحية: التنوع ، البكتيريا الزرقاء ، تصنيف البكتيريا الزرقاء

Introduction

Les cyanobactéries (cyanoprocaroyotes, cyanophytes, algues bleu-vert) représentent un groupe ancien mais diversifié et abondant de micro-organismes qui possèdent une structure cellulaire procaryote (bactérienne). Contrairement à toutes les autres algues, les cyanobactéries appartiennent phylogénétiquement aux Eubactéries en raison de leur phylogénie.

Plusieurs pays sont aux prises avec la prolifération de cyanobactéries dans les écosystèmes d'eau douce. Ce phénomène a gagné en importance au cours des dernières décennies (Chen *et al.*, 2003).

La problématique liée à la prolifération des cyanobactéries et à la libération des toxines dans les milieux aquatiques ne cesse d'être prise en compte par les scientifiques et les pouvoirs publics. En effet ces toxines concernent l'homme soit en temps que menaces par les intoxications alimentaires, soit par ce que leur présence peut être influencée par les activités humaines. Il paraît alors nécessaire de développer les connaissances sur ce sujet, et de mettre en place les outils techniques, scientifiques et d'information indispensables à une maîtrise du risque.

Le travail présenté est consacré à l'étude bibliographique qui est constituée de cinq chapitres. Le premier chapitre est l'introduction aux cyanobactéries, le deuxième chapitre traite la classification des cyanobactéries, le troisième chapitre parle des cyanotoxines, le quatrième décrit les outils de détection des cyanobactéries et enfin le dernier chapitre parle des cyanobactéries dans le monde et en Algérie.

CHAPITRE 1
INTRODUCTION AUX
CYANOBACTERIES

1. Apparition des cyanobactéries

Les cyanobactéries, ou algues bleu-vert, font partie des plus vieux organismes apparus sur terre. Cependant, la datation des premiers fossiles cyanobactériens est sujette à controverse. Selon les premières datations, les cyanobactéries seraient apparues il y a plus de 3 milliards d'années (Fay, 1983), tandis que des publications plus récentes indiquent que leur apparition s'est faite il y a 2,7 milliards d'années (Lee, 2008). On peut cependant affirmer que l'apparition massive d'oxygène (O₂) dans l'atmosphère a eu lieu il y a 2,4 milliards d'années, grâce à l'activité photosynthétique de cyanobactéries primitives (Falkowski et Knoll, 2007).

2. Description générale des cyanobactéries

2.1. Morphologie des cyanobactéries

Les cyanobactéries présentent une diversité morphologique importante. En effet on les retrouve :

- soit sous forme unicellulaire isolée ou en colonies (Fig. 1) ;
- soit sous forme de trichome qui correspond à un enchaînement de cellules(thalle) sans gaine (Fig. 2) ;
- soit sous forme de filament qui est un thalle avec gaine (Fig. 3)

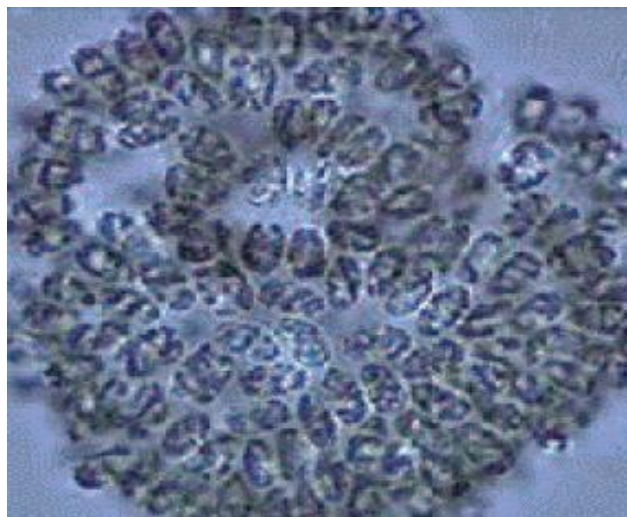


Figure 1. Cyanobactérie unicellulaire coloniale du genre *Wornichina*

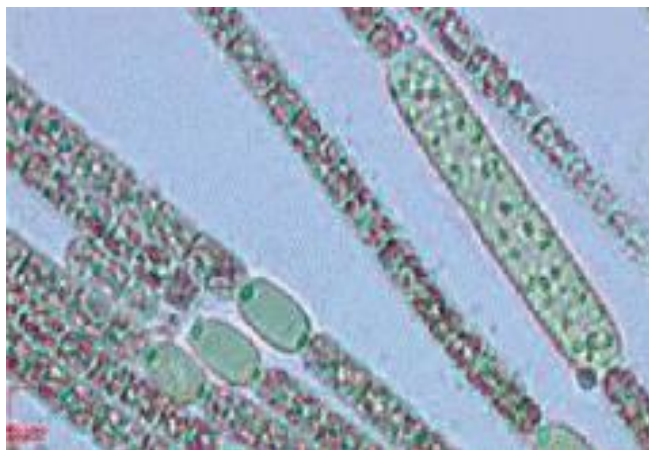


Figure 2. Cyanobactérie organisée en trichomes, genre *Aphanizomenon*

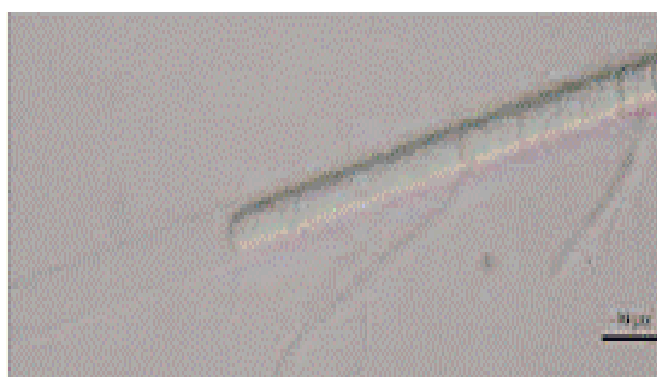


Figure 3. Cyanobactérie organisée en filaments, genre *Phormidium*

Les cyanobactéries sont généralement distinguées en fonction de leurs caractéristiques morphologiques (taille des cellules, présence de gaine, couleur). Cependant, ces caractéristiques peuvent varier en fonction des conditions environnementales, ce qui peut rendre l'identification des espèces difficile. Celle-ci peut cependant être aidée par la présence ou non d'hétérocystes (Fig. 4), cellules permettant la fixation de l'azote atmosphérique et donc conférant aux cyanobactéries la possibilité de se développer dans des milieux appauvris en azote inorganique.

Un autre type de cellule peut être observé, il s'agit d'akinètes. Ce sont des cellules de grande taille, à paroi épaisse et riche en réserves nutritionnelles. Les akinètes sont des formes de résistance qui permettent la survie des cyanobactéries sur les sédiments lorsque les conditions environnementales sont défavorables à leur maintien dans la colonne d'eau (Fig. 4).

Les cyanobactéries possèdent également des vacuoles de gaz qui leur permettent d'ajuster leur position dans la colonne d'eau en régulant leur flottaison. Ainsi dans la journée les cellules migrent en surface pour profiter au mieux de l'énergie lumineuse, alors que le soir elles vont plutôt avoir tendance à migrer en profondeur afin d'exploiter les nutriments qui s'y trouvent souvent en plus grande concentration. Cette variation de répartition est à prendre en compte lors de prélèvements. (Afssa/Afsset 2006 ; Lavoie *et al.*, 2007 ; Chorus et Bartram, 1999).



Figure 4. Trichome de cyanobactérie du genre *Anabaena* présentant un hétérocyste (H) et un akinète (A)

2.2. Pigments photosynthétiques

La réalisation de la photosynthèse met en jeu un ensemble de pigments photosynthétiques. Le terme de « pigment » correspond au fait que ces molécules sont colorées, de par leur capacité à capter certaines radiations lumineuses. Les cyanobactéries synthétisent plusieurs types de pigments qui sont : la chlorophylle a, les caroténoïdes et des phycobiliprotéines ou pigments accessoires tels que la phycocyanine, la phycoerythrine et l'allophycocyanine. Cette composition en pigments, spécifique des cyanobactéries, leur permet d'exploiter le rayonnement solaire disponible sur une plus grande étendue de longueurs d'ondes, comparé aux autres algues, ainsi la photosynthèse est plus efficace même à faible intensité lumineuse (Lavoie *et al.*, 2007).

2.3. Ecologie

2.3.1. Une bactérie ubiquitaire

On retrouve les cyanobactéries dans la plupart des environnements communs: en eau douce (principalement dans les lacs), sur les littoraux, dans les mers, dans l'air, sur les sols humides et même dans les roches (p. ex. les récifs coralliens) (Reviere, 2003). Les cyanobactéries sont également capables de s'imposer au sein de milieux aux conditions plus extrêmes (Castenholz, 2001). Des espèces comme *Phormidium laminosum* tolèrent des températures de 70°C (Reviere, 2003), d'autres espèces ont été retrouvées sur des surfaces rocheuses de régions désertiques (Yeager *et al.*, 2007), ou encore dans des lacs à salinité élevée ou même hypersalins (Dillon, 2009). C'est leur capacité à résister à la dessiccation qui leur permet de croître dans ces milieux (Castenholz, 2001). Des cyanobactéries sont également présentes dans certains lacs des régions polaires, notamment en Antarctique, où les températures sont très basses (Jungblut, 2005; Taton, 2003). Leur développement s'y explique tout d'abord par une très faible présence d'autres organismes autotrophes (donc peu de compétition). De plus, les cyanobactéries peuvent supporter les alternances congélations/décongélations (Castenholz, 2001).

2.3.2. Symbiose

Certaines cyanobactéries, du genre *Nostoc* en général, sont impliquées dans des symbioses avec une large variété d'organismes: des champignons (formation des lichens), des plantes (p. ex. avec famille des bryophytes), des éponges, ou encore des protistes (Adams et Duggan, 2008). Les cyanobactéries fournissent à ces hôtes de l'azote et des carbones fixés (provenant réciproquement du N₂ et du CO₂) (Adams et Duggan, 2008 ; Lee, 2008).

3. Facteurs environnementaux et caractéristiques physiologiques des cyanobactéries favorisant leur dominance

3.1. Mobilité verticale et horizontale

Certaines cyanobactéries sont capables de se déplacer dans la colonne d'eau par glissement et par rotation hélicoïdales des filaments tournant sur eux-mêmes (Bourrelly, 1985). D'autres régulent leur flottabilité en modulant le taux de formation de vésicules à gaz, (Walsby *et al.*, 1997) ou en utilisant comme ballast les hydrates de carbone et de protéines résultant de la photosynthèse (Oliver et Gant, 2000 ; Rabouille *et al.*, 2003). Ainsi, les cellules

sont capables de se déplacer entre la surface des plans d'eau, où elles profitent au mieux de l'énergie lumineuse, vers les couches d'eau plus profondes, où les concentrations en nutriments minéraux peuvent être plus élevées du fait du relargage de phosphore par les sédiments par exemple. C'est le cas du genre *Microcystis*, qui présente un cycle annuel comprenant une phase benthique en hiver et une phase pélagique en été (Reynolds *et al.*, 1981 ; Takamura *et al.*, 1984 ; Tsujimura *et al.*, 2000). Lorsque la colonne d'eau est bien stratifiée, elles s'accumulent en surface pour former une écume (Bonnet et Poulin, 2002). Cette stratégie permet alors à ces espèces d'éliminer leurs compétitrices en leur interdisant l'accès à la lumière. D'autres espèces peuvent aussi occuper, pendant plusieurs mois, une couche bien précise dans la colonne d'eau, à l'exemple de *Planktothrix rubescens* qui occupe préférentiellement le métalimnion (Jacquet *et al.*, 2005).

3.2. Nutriments

Une caractéristique particulière observée chez plusieurs espèces de cyanobactéries est la capacité de fixer l'azote atmosphérique par l'intermédiaire d'une enzyme (nitrogénase) présente dans les hétérocystes. La fixation d'azote gazeux est un atout de taille pour la croissance cellulaire lorsque le milieu est pauvre en azote. En zone anoxique, les cyanobactéries peuvent également utiliser l'ammonium (NH_4^+) produit là où la décomposition bactérienne et la dissimilation du nitrate vers l'ammonium sont actives. Contrairement à plusieurs algues, les cyanobactéries peuvent entreposer des quantités importantes d'azote lorsqu'il est en excès. Les composantes servant au stockage d'azote sont la cyanophicine (un co-polymère d'aspartate et d'arginine) et la phycocyanine (pigment impliqué dans la photosynthèse). Les cyanobactéries peuvent également faire des réserves de phosphore sous forme de granules de polyphosphates, phénomène qui est toutefois observé chez plusieurs types d'algues (luxury consumption). Bien qu'il soit souvent mentionné que les cyanobactéries ont une plus grande affinité (taux de prise des nutriments en fonction des concentrations externes ambiantes) pour les nutriments par comparaison aux algues eucaryotes (Chorus et Mur, 1999), certains auteurs contredisent cette affirmation (par ex., Pearl, 1996). Il semble plutôt que l'avantage compétitif des cyanobactéries à l'égard du phosphore soit associé (1) à leur capacité de migration leur permettant de profiter des sources de phosphore dans les couches profondes de la colonne d'eau, et (2) à leur capacité d'entreposage des nutriments. En effet, les cyanobactéries, grâce à leurs réserves intracellulaires, ont le potentiel de survivre et même de se diviser durant une période temporaire de faible concentration en nutriments dans leur environnement immédiat (Ishikawa *et al.*, 2002). Ainsi, localement, une

forte abondance en cyanobactéries ne correspond pas toujours à une forte concentration en phosphore.

3.3. Température

Selon Robarts et Zohary (1987), les taux de croissance maximaux de la plupart des cyanobactéries sont atteints à des températures supérieures à 25 °C. Reynolds et Walsby (1975) suggèrent un optimum de température variant entre 25 et 35 °C. Ces températures optimales sont plus élevées que pour les algues vertes et les diatomées. Bien que les températures optimales de croissance des cyanobactéries soient généralement élevées, des fleurs d'eau de cyanobactéries ont aussi été observées tôt au printemps et tard à l'automne alors que la température de l'eau est basse. Certaines fleurs d'eau ont même été signalées sous un couvert de glace. Il semble que la réponse des différents genres à de basses températures soit variable. En effet, le genre *Microcystis* est affecté de façon plus sévère par de basses températures en comparaison aux autres genres. Selon l'étude de Robarts et Zohary (1987), *Microcystis* exhibe une forte baisse du taux de croissance à des températures sous 15 °C. Dans cette étude, le genre *Oscillatoria* était le plus tolérant aux basses températures de l'eau, proliférant sous les 10 °C. Les auteurs suggèrent que la limite inférieure de température pour les genres *Anabaena* et *Aphanizomenon* se situe entre celle de *Microcystis* et *Oscillatoria*. Même les espèces acclimatées aux régions polaires et alpines possèdent des optimums de croissance à températures élevées (>15 °C; Tang *et al.*, 1999).

3.4. pH et sources de carbone

Bien que l'on ait souvent observé une dominance de cyanobactéries lorsque le pH est élevé, Shapiro (1997) soutient que ce ne sont ni le pH ni les faibles concentrations en CO₂ qui initient la dominance des cyanobactéries. Plutôt, il suggère que c'est l'abondance de cyanobactéries qui réduit la concentration en CO₂ (suite à la photosynthèse) à des niveaux limitant fortement la croissance des algues, faisant ainsi augmenter le pH dû à une variation dans les réactions d'équilibre entre le CO₂, H₂CO₃, HCO₃³⁻ et CO₃²⁻. Contrairement aux algues, les cyanobactéries peuvent aussi utiliser le bicarbonate comme source de carbone inorganique en plus du CO₂, ce qui peut être un avantage compétitif lorsque le pH est élevé et que le système est concentré en bicarbonate mais faible en CO₂ (Pick et Lean, 1987).

3.5. Prédation

Les cyanobactéries sont considérées comme peu soumises à la prédation par le zooplancton et les poissons en raison de leur organisation cellulaire et de leur capacité à synthétiser des toxines. De nombreux genres de cyanobactéries sont en effet organisés sous forme de filaments ou de trichomes (exemple : *Anabaena*, *Planktothrix*, *Oscillatoria*...) qui peuvent être assemblés en faisceaux (exemple : *Aphanizomenon*), ou sous forme de colonies (exemple : *Microcystis*, *Aphanothece*...) (Couté et Bernard, 2001). Cette organisation les rend plus difficiles à être consommé par la plupart des organismes brouteurs du zooplancton par rapport à des cellules isolées (Oberhaus *et al.*, 2007). La capacité à synthétiser des toxines pourrait aussi conférer un avantage sélectif aux cyanobactéries par rapport aux autres microorganismes autotrophes. Bien que le rôle exact des cyanotoxines ne soit pas encore clairement établi, il a été montré que ces métabolites, notamment les microcystines, peuvent avoir un impact direct (mortalité, baisse de fécondité...) sur le zooplancton (Babica *et al.*, 2006). En plus de la production de toxines, les cyanobactéries peuvent aussi synthétiser des substances allélopathiques qui tendent à cibler directement les brouteurs et qui peuvent altérer leur physiologie, induire des réactions d'évitement ou causer leur mortalité (Leflaive et Ten-Hage, 2007).

CHAPITRE 2
CLASSIFICATION DES
CYANOBACTERIES

1. Classification morphologique

Les cyanobactéries se présentent sous une large gamme de morphologies et de formes écologiques. Par conséquent, historiquement, leur classification reposait sur des caractères morphologiques simples (Gomont, 1892 ; Geitler, 1932 ; Desikachary, 1959), alors que de nombreux bactériologistes ont appliqué des propriétés physiologiques et biochimiques pour les espèces qui existent en culture de laboratoire (Castenholz et Waterbury, 1989 ; Castenholz, 2001).

Au cours des dernières décennies, les caractéristiques écologiques, ultrastructurales ainsi que les caractéristiques naturelles et les études moléculaires ont considérablement influencé la connaissance et la compréhension de ce groupe.

Par conséquent, les concepts et la classification des espèces ont subi des changements radicaux (Anagnostidis et Komárek, 1985 ; Castenholz 1992, 2001 ; Komárek, 1994 ; Hoffmann *et al.*, 2005 ; Johansen et Casamatta, 2005 ; Komárek *et al.*, 2014).

Cependant, l'approche cellulaire-morphologique de la classification (y compris les éco-espèces) ne peut pas encore être remplacée de manière satisfaisante par un autre critère, notamment pour l'identification des communautés naturelles. Les études moléculaires et ultrastructurales expliquent les relations mais jusqu'à présent n'englobent qu'une petite partie de la diversité et de la variabilité des cyanobactéries qui se produisent dans les habitats naturels.

L'approche dite polyphasique, utilisant une combinaison de molécules, critères cytomorphologiques et écologiques pour l'évaluation taxonomique, a été utilisée récemment pour corriger la classification des cyanobactéries et a produit des arguments et des critères convaincants pour la définition objective de nombreuses nouvelles taxonomies basés sur des relations phylogénétiques (Komárek *et al.*, 2014).

A. Morphologie cellulaire et coloniale

Les cyanobactéries les plus simples se développent sous forme de cellules solitaires, qui peuvent être enveloppées d'une couche gélatineuse mince, diffuse ou ferme (gaine), ou peuvent être regroupés en colonies (Fig. 5); des gaines très minces peuvent ne pas être apparentes au microscope optique (Drews et Weckesser, 1982).

CHAPITRE 2 : CLASSIFICATION DES CYANOBACTERIES

La taille des cellules varie de moins de 1 μm de diamètre (picoplancton ; Platt et Li, 1986 ; Komárek, 1999 ; Šmajš et Šmarda, 1999) au de plus de 20 μm de longueur. Cellules sont sous forme solitaires et/ou cellules spécialisées en grappe où la colonie peut atteindre un diamètre allant jusqu'à 100 μm (Geitler, 1932; Komárek, 1976). Certaines formes coloniales (par exemple, les espèces de *Microcystis*) produisent des accumulations massives dans les blooms de surface qui sont reconnaissables à l'œil nu.

Les formes varient de sphériques, ovales, fusiformes et en forme de bâtonnets à irrégulières; dans certains genres coloniaux, la forme peut être poire polygonale ou allongée (Fig. 5. A-F). Une tendance évolutive importante au sein des cyanobactéries coccoïdes est la polarisation de cellules et de thalles.

Par exemple, dans certaines formes, les cellules sont hétéropolaires, morphologiquement différenciées en parties basale et apicale, et possèdent des modèles spécifiques de division cellulaire (Chamaesiphonaceae et Dermocarpellaceae)

Un thalle hétéropolaire se présente sous des formes plus compliquées, où une collection de cellules hétérogènes se forme d'une colonie (Chamaesiphonaceae, Entophysalidaceae, Hydrococcaceae, Xenococcaceae et Hyellaceae).

Les colonies mucilagineuses de genres simples peuvent être sphériques, ovales, planes, ou irrégulière (Fig. 5. A-H). La structure des gaines et les enveloppes autour des cellules sont diverses : le mucilage peut former une masse amorphe, enveloppes diffuses et marginales, ou gaines structurées et stratifiées.

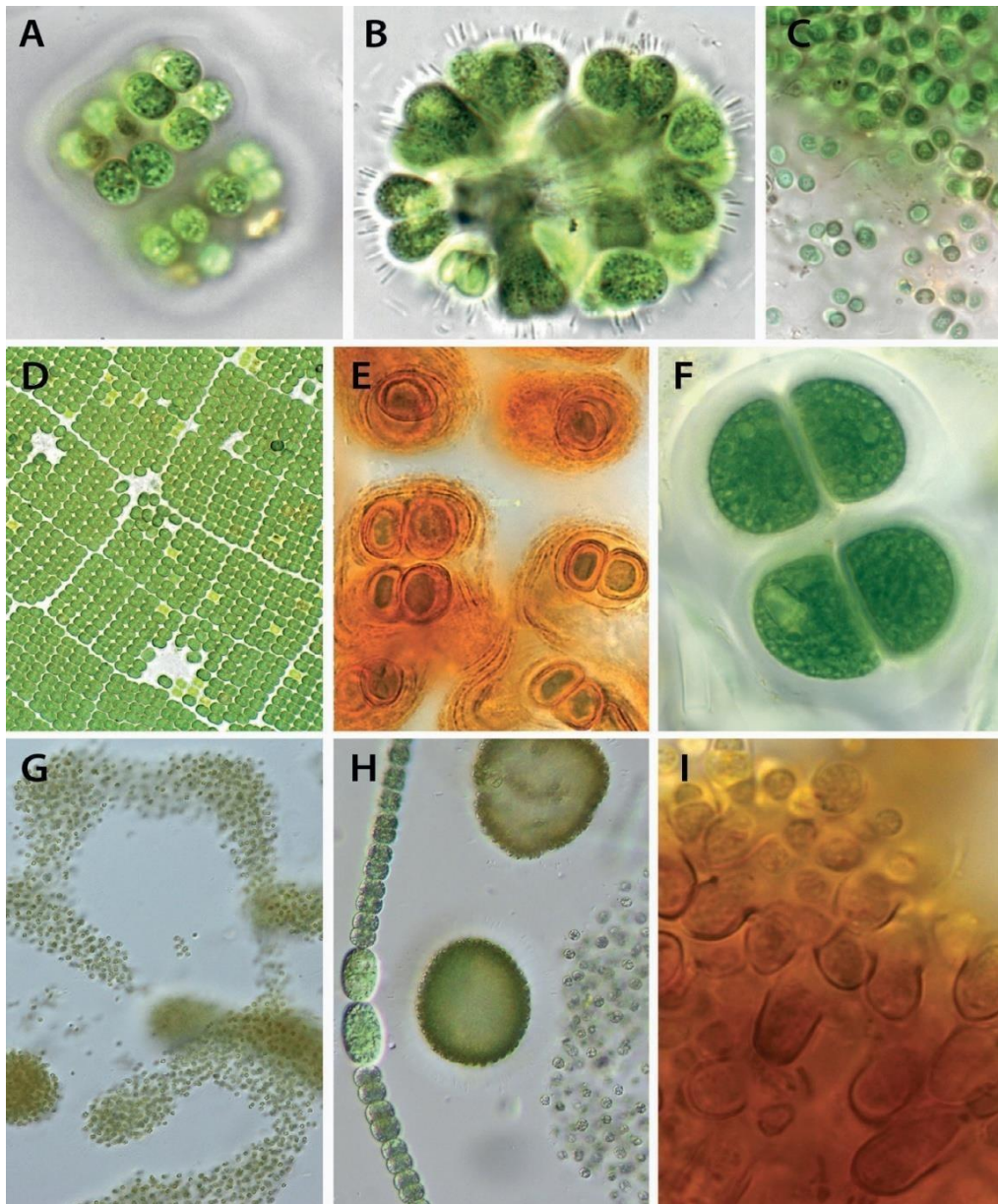


Figure 5. Diversité de formes (forme de colonie et mucilage) chez les cyanobactéries coccoïdes. (A) colonie cubique à mucilage diffus (*Eucasis*), (B) colonie ovale à sphérique (*Gomphosphaeriaaponina*), (C) Colonie irrégulière à mucilage diffus (*Aphanocapsa*), (D) Colonie planaire(*Merismopedia*), (E) Gaines lamellées et colorées (*Gloeocapsamagma*), (F) Gaine ferme non lamellée (*Chroococcus*), (G) Colonie de Clathrate (*Microcystisaeruginosa*), (H) Aspect des cellules contenant des aérotopes (de gauche à droite : *Dolichospermum*, *Woronichinia*, *Microcystis*), (I) Production d'exocystes de cellules dans les pseudovagines(*Godlewskiapolonica*) (Carter et John, 2015).

A. Cytologie

La structure procaryote des cellules cyanobactériennes correspond à d'autres membres des Eubactéries. La distribution de l'ADN semble assez uniforme (étudié par microscopie électronique, EM), mais il est en fait concentré dans la région centrale, formant des nucléoïdes qui ont des formes qui peuvent être diagnostiquées parmi différents genres (Cepák, 1993). La position et le modèle des thylakoïdes photosynthétiques observés avec l'EM diffèrent entre les différents genres et aident à définir l'évolution et l'ordre supérieur des relations taxonomiques.

Les types des thylakoïdes pariétales typiques sont caractéristiques d'un groupe de cyanobactéries, les Synechococcales, tandis que les positions parallèles ou plus ou moins irrégulières des thylakoïdes se produisent dans des lignes évolutives.

Chez de nombreuses espèces, (un) deux à six ou plus thylakoïdes sont disposés périphériquement en parallèle et donnent une région périphérique sombre dans les cellules qui est reconnaissable avec le LM, qui a été historiquement appelée chromatoplasme. La partie interne sans thylakoïdes est appelée centroplasme (ou nucléoplasme ; Geitler, 1932, 1942).

Les motifs thylakoïdes appartiennent principalement à différentes lignées évolutives. Des thylakoïdes régulièrement élargis ont été observés dans plusieurs espèces (Komárek *et al.*, 1975; Roussomoustakaki et Anagnostidis, 1991) et sont reconnaissables dans les cellules sous le nom de kéritomie. Leur occurrence et leur intensité semblent dépendre de l'intensité lumineuse, mais la fonction et les processus métaboliques liés avec cette variabilité ne sont pas encore clairs. Sous LM, les cellules peuvent apparaître bleu-vert pâle ou brillant, vert olive, grisâtre, rosâtre, ou violet, selon le rapport des pigments photosynthétiques, notamment la chlorophylle-a et les phycobilines, allophycocyanine, phycocyanines (bleu) et phycoérythrine (rouge).

Les phycobilines sont localisées dans les phycobilisomes, et leur portions peuvent être stables ou changer chez plusieurs espèces et au sein d'une même population (appelée photoacclimatation ou chromatique adaptation dans la littérature plus ancienne).

Chez les espèces ou souches capables de photoacclimatation, la lumière verte stimule la synthèse de phyco-érythrine, qui capte plus efficacement ces longueurs d'onde que la

chlorophylle-a ; à l'inverse, l'augmentation de la lumière rouge stimule la synthèse de phycocyanine (Cohen-Bazire et Bryant, 1982; Bryant, 1994).

Des granulés de divers types sont présents dans la plupart des cellules. Les phycobilisomes associés aux thylakoïdes contiennent les deux phycobilines (Cohen-Bazire et Bryant, 1982).

Assimilation matériaux, polyphosphates, granules de cyanophycine et carboxysomes (site de la ribulose biphosphate carboxy/oxygénase RUBISCO) sont les inclusions les plus courantes (Healey, 1982 ; Smith, 1982 ; Whitton, 1992). Les inclusions ne peuvent être confirmées qu'avec EM, bien que les corps polyphosphates puissent être reconnus sous le LM (visualisé avec coloration de Neisser ; Hupfer *et al.*, 2008) et leur production peut être induite dans diverses conditions nutritionnelles (Sinclair et Whitton, 1977; Lawry et Simon, 1982).

Implications physiologiques et évolutives de divers granules dans les cyanobactéries ont été examinées par Jensen (1984, 1985). Lorsqu'ils sont observés avec EM, les ribosomes sont également reconnaissables. Les parois cyanobactériennes sont principalement protéinées, avec une couche de peptidoglycane (opaque aux électrons) qui recouvre le cytomembrane plasmique. Une gaine externe, ainsi que des lipoprotéines et des lipopolysaccharides, peuvent également être présents (Drews et Weckesser, 1982). Cette structure de base des parois cellulaires est largement uniforme chez les cyanobactéries. Une couche S cristalline facultative est unique dans quelques types filamenteux unicellulaires et simples; sa structure diffère selon les genres (Šmarda, 1991; Šmarda *et al.*, 2002 ; Komárek, 1999).

La cellulose apparaît très rarement et est caractéristique de plusieurs genres plus diversifiés. La surface est lisse et sans sculpture.

Les enveloppes gélatineuses peuvent être colorées par divers pigments spéciaux (rouge, bleu, jaune ou marron) et peuvent être spécifiques à une espèce. La plus courante est la scytonémine jaune-brun, qui apparaît après condensation du tryptophane et du phénylpropane et a une absorption UV à 370 nm. Cependant, l'intensité et le caractère dépendent des conditions environnementales, en particulier de la lumière et du pH (Jaag, 1945).



Figure 6. Position des thylakoïdes dans les genres oscillatoriacés : a, b = schéma d'une coupe transversale (a) et d'une coupe longitudinale (b) d'un trichome oscillatoriacé (Anagnostidis et Komařík, 1988) ; c = section tangentielle du trichome d'*Oscillatoria limosa* (Fjerdingsstad *et al.*, 1976) ; d = partie d'une section longitudinale du trichome d'*Oscillatoria* sp. (Lang et Whitton 1973) ; e = partie d'une section longitudinale du

trichome de *Blennothrix ganeshii* (Watanabe et Komárek 1989) ; f, g = sections longitudinales de trichomes de *Limnoraphis robusta*, avec des fascicules de thylakoïdes et des vésicules de gaz (gv) ; barres d'échelle f = 1 μm , g = 5 μm .

B. Division cellulaire et reproduction

Les cellules se divisent principalement par simple fission binaire, dans laquelle la paroi cellulaire se projette dans le protoplaste et la cellule se divise en deux cellules filles isomorphes ou (moins fréquemment) asymétriques. Ce processus procède par l'une des deux méthodes (Drews et Weckesser, 1982). La plus simple (chez les bactéries Gram-négatives) est le type constrictif par invagination simultanée (pinçage) de toutes les couches cellulaires de la paroi cellulaire. Dans l'autre type, un septum se forme à partir de l'invagination de la membrane cytoplasmique et la couche de peptidoglycane (type septum) avec invagination ultérieure de la couche externe (clivage). En général, la division cellulaire peut se produire dans un, deux ou trois plans plus ou moins perpendiculaires les uns aux autres au cours des générations successives. Ce processus est régulièrement répété et caractéristique des différents génotypes (genres et familles).

La division est une fission binaire asymétrique facultative dans des genres simples, parfois dans des conditions sous-optimales, comme on le voit chez certains membres des Synechococcaceae et Chamaesiphonaceae (Waterbury et Stanier, 1977; Rippka *et al.*, 1979 ; Komárek et Anagnostidis, 1986), ou régulièrement asymétriques dans la partie supérieure des cellules polarisées (par exemple, *Stichosiphon* ; Montejano *et al.*, 1997).

Les cellules filles se développent généralement à la taille d'origine (dans plusieurs genres également à la taille d'origine) avant la division suivante.

Dans des genres plus diversifiés, la division cellulaire est irrégulière, ce qui donne des colonies en paquets (par exemple, *Gloeocapsopsis* et *Cyanosarcina*), ou la division dans une direction prévaut dans les genres avec des thalles polarisés (par exemple, *Chlorogloea*, *Entophysalis* et *Hydrococcus*) et des formes pseudofilamenteuses (par exemple, *Pleurocapsa*, *Hyella*).

Dans certains genres, des stades de développement morphologiquement différents qui semblent dépendre des conditions environnementales peuvent se produire (Microcystaceae, Chroococcaceae et Entophysalidaceae; Jaag, 1945; Komárek, 1993).

Les stades de formes compliquées peuvent facilement être confondus avec d'autres taxons (par exemple, certaines espèces d'*Asterocapsa*, *Gloeocapsa* et *Gloeocapsopsis*). Dans les familles morphologiquement complexes, en particulier chez les Hyellacées, le thalle diversifié se développe à partir de cellules initiales (se divisant par fission binaire) se reproduisant en cellules morphologiquement diverses dans différentes parties du thalle (Waterbury et Stanier, 1978 ; Lukas et Golubić, 1981 ; Golubić *et al.*, 1985. Le Campion-Alsumard et Golubić, 1985) et peut être associé à la production de baeocytes.

La reproduction chez les cyanobactéries coccoïdes procède par division cellulaire ordinaire (fission binaire) dans les types unicellulaires, par cellules solitaires où leurs petits amas libérés des colonies ; par fragmentation des thalles ; ou par la fission multiple et production d'exocytes, de nanocytes et de baeocytes. Les processus sexuels n'ont jamais été observés. La motilité est reconnue dans baeocytes et dans des cellules solitaires de plusieurs genres (Waterbury et Stanier, 1978; Waterbury et Rippka, 1989).

Cette motilité est probablement facultative et son mécanisme n'est pas encore expliqué de manière satisfaisante. Aucun organite de motilité n'a été observé dans toute cyanobactérie.

2. Classification moderne des cyanobactéries

L'introduction de méthodes de la modernité, en particulier les procédures génétiques, ont considérablement modifié leurs critères taxonomiques. Jusqu'à présent, seul le séquençage de l'ARNr 16S a été couramment utilisé et est la méthode la plus respectée (Ballot *et al.*, 2004 ; Sciuto *et al.*, 2012). Le problème reconnu avec cette approche a été que les résultats des évaluations moléculaires ne sont pas toujours en accord avec les critères traditionnels. L'élaboration de deux ou plusieurs systèmes de classification parallèles pour un groupe taxonomique est inutile et extrêmement indésirable ; l'approche polyphasique a donc été proposée et introduite, mais les prescriptions méthodologiques de cette procédure n'ont pas été définies et elles ont été interprétées très arbitrairement jusqu'à présent. Cette approche est une combinaison et une synthèse de tous les éléments importants et permet l'identification également des populations cultivées. De cette conclusion, il s'ensuit parfois que plusieurs caractères morphologiquement distincts, traditionnellement utilisés pour la séparation des taxons, sont en fait très polymorphe et donc peu fiable, tandis que le moins des marqueurs cytomorphologiques distincts peut être en accord avec les tendances

CHAPITRE 2 : CLASSIFICATION DES CYANOBACTERIES

phylogénétiques. Cela signifie que les corrélations et les coïncidences de caractéristiques cytomorphologiques diverses et sélectionnées avec des clades moléculaires sont importantes et nécessaires pour une classification finale correcte.

CHAPITRE 3
LES CYANOTOXINES

1. Généralités

Des cyanotoxines sont produites par plusieurs espèces de cyanobactéries et elles ont fait l'objet de nombreuses recherches depuis les années 1990. Le rôle physiologique exact des cyanotoxines n'est pas totalement élucidé, mais il est acquis que leur biosynthèse est une réponse à diverses conditions environnementales nécessitant une adaptation. Ainsi, certaines cyanotoxines, comme les microcystines, sont biosynthétisées consécutivement à des conditions de stress environnemental (Pimentel et Giani, 2014).

On évalue à 40 le nombre de genres cyanobactériens producteurs de cyanotoxines (Van Apeldoorn *et al.*, 2007) dont les plus toxiques sont représentés au tableau 1. On distingue deux grands groupes de cyanotoxines : les biotoxines, des molécules dont la toxicité envers les vertébrés est forte, et les cytotoxines, un ensemble de molécules ayant un intérêt plutôt pharmacologique de par leurs propriétés spécifiques (Jaiswal *et al.*, 2008).

Tableau 1. Espèces de cyanobactéries potentiellement toxiques et des toxines associées (AFSSA et AFSSET, 2006).

Cyanobactéries	Cyanotoxines
<i>Anabaena circinalis</i>	Anatoxines, saxitoxines, microcystines
<i>Anabaena planctonica</i>	Anatoxine-a
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Anatoxine-a, saxitoxines
<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	Cylindrospermopsine, saxitoxines
<i>Lyngbya gracilis</i>	Debromoaplysiatoxines
<i>Microcystis aeruginosa</i>	Microcystines
<i>Oscillatoria</i> sp.	Anatoxine-a
<i>Planktothrix agardhii</i>	Microcystines
<i>Planktothrix rubescens</i>	Microcystines
<i>Woronichinia naegeliana</i>	Anatoxine-a

2. Classification des composés cyanobactériens bioactifs ou cytotoxines

Les biotoxines sont capables de provoquer des intoxications aiguës, et parfois même létales chez les vertébrés (Van Apeldoorn *et al.*, 2007). Elles sont responsables du danger que représentent les floraisons cyanobactériennes pour l'Homme. En fonction de leur tropisme (ou encore leur affinité des molécules pour certains organes), les biotoxines se divisent en neurotoxines, hépatotoxines et toxines irritantes (Funari et Testai, 2008 ; Humpage, 2008).

2.1. Les hépatotoxines

Elles affectent principalement le foie, les reins et les intestins pouvant être des cibles secondaires. Ce sont les toxines les plus fréquemment rencontrées lors de proliférations cyanobactériennes. On distingue trois grandes familles : les microcystines (MCs), les nodularines (NODs) et les cylindrospermopsines (CYNs) (Mazur-Marzec, 2006 ; AFSSA et AFSSET, 2006).

2.2. Les neurotoxines

Elles regroupent les anatoxines (ANAs ; l'anatoxine-a, l'homoanatoxine-a, l'anatoxine- a(s)), les saxitoxines (SAXs) et les toxines «BMAA» (Méthylaminoalanine). (Funari et Testai,2008; Humpage *et al.*, 2008).

Les ANAs et SAXs sont synthétisées par les genres *Anabaena*, *Aphanizomenon* et *Planktothrix*. On trouve des SAXs également chez certaines espèces de dinoflagellés marins qui sont responsable d'intoxication neurologique parfois mortelles connues sous le nom d'intoxication paralysante par les fruits de mer (IPFM) ou de « paralytic shellfish poisoning » (PSP).

2.3. Les dermatotoxines

Sont des toxines irritantes dont les affections sont majoritairement cutanées: elles touchent principalement la peau et les muqueuses (dermites ou dermatose). Intracellulaires, elles sont hydrosolubles, très stables et très variables. Il en existe deux types:

- **Les alcaloïdes dermatotoxiques uniquement** : identifiés dans les cyanobactéries marines: aplysiatoxine, debromoaplysiatoxine et lyngbyatoxine-a ;

- **Les lipopolysaccharides** : constitutifs de la paroi cellulaire et présents chez toutes les espèces de cyanobactéries, qui pourraient également être responsables d'effets gastro- intestinaux en cas d'ingestion ainsi que d'irritation et d'inflammation des voies aériennes supérieures.

3. Pourquoi les cyanobactéries produisent-elles des toxines?

Bien que ce ne soit pas démontré, Codd (1995) suggère que la production de ces composés puisse contribuer à augmenter leur avantage compétitif dans l'atteinte de la dominance d'un milieu aquatique. Pearl et Millie (1996) suggèrent également que les toxines seraient produites pour éliminer les compétiteurs qui se disputent les mêmes ressources (effet allélopathique). Dans le même ordre d'idées, il a été suggéré par Utkilen et Gjølme (1995) que la production de MCs aurait pour but de protéger les cellules contre la prédation par le zooplancton, ou serait un chélateur intracellulaire jouant un rôle dans l'inactivation du fer libre (Fe^{2+}) dans la cellule. D'autres auteurs suggèrent que les toxines auraient des fonctions régulatrices à l'intérieur du métabolisme cellulaire (Rapala *et al.*, 1997 ; Jähnichen *et al.*, 2001) et seraient importantes pour la croissance de la cellule (Lyck, 2004). Bien que la fonction métabolique des cyanotoxines reste à élucider, il semble de plus en plus admis que leur production soit liée au métabolisme primaire, et donc directement corrélé à la croissance cellulaire des souches productrices de toxines (Chorus *et al.*, 2001). Toutefois, les résultats d'une étude conduite par Araoz *et al.* (2005) montrent que ce processus n'est pas exclusif

3. Facteurs favorisant la production de cyanotoxines

La production de cyanotoxines peut varier jusqu'à trois ordres de grandeur selon les espèces (ou souches) et selon les conditions environnementales. Puisque les variations dans la quantité et les types de toxines produites dépendent de plusieurs facteurs environnementaux, il serait intéressant de connaître les effets de ces facteurs afin de limiter la toxicité de ces cyanobactéries lorsqu'ils peuvent être contrôlés. Toutefois, puisque le rôle des cyanotoxines n'est pas clairement élucidé, il est difficile d'interpréter l'influence des variables environnementales sur la production de toxines, malgré une quantité impressionnante d'études qui ont décelé certaines tendances. Selon les cas, les facteurs environnementaux influencent la production de toxines soit en régulant l'abondance des cellules productrices de toxines, soit en régulant le taux de production de toxines par ces

cellules. Les résultats de ces études présentent parfois des résultats contradictoires (Sivonen et Jones, 1999 ; Mikalsen *et al.*, 2003).

a. Rôle des nutriments et du fer

Les études montrent une réponse plus marquée des cyanobactéries toxiques à une augmentation d'azote comparativement à une augmentation du phosphore. Par exemple, Watanabe et Oishi (1985) ont noté une baisse remarquable de la toxicité lorsque la concentration en azote dans le médium était réduite, alors que des changements mineurs ont résulté d'une baisse de la concentration en phosphore. Selon les résultats expérimentaux de Vézic *et al.* (2002), des concentrations élevées en azote sont nécessaires pour soutenir la croissance des souches toxiques et non-toxiques de *Microcystis*. Sivonen et Jones (1999) rapportent que les cyanobactéries non-fixatrices d'azote (par ex., *Microcystis*) produisent plus de toxines lorsque les conditions sont riches en azote.

Giani *et al.* (2005) ont pour leur part observé que les cyanobactéries productrices de toxines étaient présentes à la fois dans des lacs pauvres et des lacs riches en phosphore.

Le phosphore a une influence négligeable sur le contrôle de la production de MCs par les cellules. Une augmentation de phosphore agirait toutefois en augmentant la contribution relative des cyanobactéries toxiques par rapport à la biomasse totale de phytoplancton. L'étude conduite par Giani *et al.* (2005) a également permis de conclure que la quantité absolue de chaque nutriment, et non leur ratio, détermine la biomasse et la toxicité des fleurs d'eau de cyanobactéries.

b. Croissance cellulaire

En général, la plupart des études suggèrent que les cyanobactéries produisent des toxines lorsque les conditions sont favorables à leur croissance. Les résultats de Long *et al.* (2001) montrent que le contenu en MCs de *M. aeruginosa* (limité en azote) peut être prédit par le taux de croissance, les cellules croissant le plus rapidement ayant la plus forte concentration intracellulaire de MC. Les cellules de petite taille contiendraient donc une plus forte concentration en MCs que celles de grande taille (la taille des cellules diminue avec une augmentation du taux de croissance). Ces résultats sont cohérents avec le fait que la concentration en toxines dans l'eau ne coïncide pas nécessairement avec la biomasse maximale, mais plutôt avec la croissance maximale. Ils sont toutefois contradictoires avec ceux de Carmichael (1986) qui suggère que la production de toxines est influencée par des facteurs de stress. Par ailleurs, selon Welker *et al.* (2003), le contenu en MCs de *Microcystis*

était négativement corrélé à son abondance cellulaire, ce qui suggère que les fleurs d'eau étaient moins toxiques durant leur apogée (fort taux de croissance).

c. Effet de la lumière

Dans une étude de Tonk *et al.* (2005), une augmentation de l'intensité lumineuse a induit des changements dans la composition des MCs produites par *Planktothrix agardhii*. En effet, bien que le contenu cellulaire de MCs soit demeuré constant suite aux variations de lumière, la variante la plus toxique de MCs (MC-LR) a subi une augmentation de trois ordres de grandeur. Ce résultat suggère que *P. agardhii* devient plus toxique sous de fortes intensités lumineuses. Cette conclusion est en accord avec les résultats de Kaebnick *et al.* (2000) qui avaient précédemment observé que la lumière avait un contrôle majeur sur la transcription du gène *mcy* (responsable de la production de toxines) de *Microcystis*.

d. Effet du zooplancton

Il a été observé qu'une exposition directe au zooplancton induisait une augmentation de la production (plus de cinq fois) de MCs par *Microcystis*. Selon Jang *et al.* (2003), ce résultat confirme l'hypothèse que la production de toxines est un mécanisme de défense induit par l'excrétion d'information chimique produite par le zooplancton. Toutefois, certaines études effectuées sur des cyanobactéries fossiles ont révélé qu'elles produisaient des toxines bien avant l'apparition de leurs prédateurs sur Terre. D'autres études seront nécessaires afin d'élucider le rôle des cyanotoxines comme mécanisme de protection contre les prédateurs.

4. Cyanotoxines et cyanobactéries dans les eaux souterraines

Des MCs ont été détectées dans l'eau de certains puits peu profonds en Chine (Ueno *et al.*, 1996) et également en Italie (Messineo *et al.*, 2006). Une étude d'Eynard *et al.* (2000), conduite en Lettonie, démontre que les sols de cette région ne sont pas efficaces pour protéger les eaux souterraines des toxines produites lors de fleurs d'eau dans le lac approvisionnant la nappe phréatique. Il est cependant rare que la topographie permette un gradient hydraulique d'un lac vers une nappe phréatique. Selon Sivonen et Jones (1999), les MCs sont faiblement adsorbés (20 %) par les solides en suspension dans les rivières et les réservoirs. A la lumière de la littérature consultée, il ne semble toutefois pas y avoir de cellules présentes dans les eaux souterraines, puisqu'elles sont filtrées par les sédiments. Il est toutefois possible que de très faibles densités de cyanobactéries se retrouvent dans des puits suite au ruissellement ou à

la dissémination des cellules par le vent ou les animaux.

CHAPITRE 4

OUTILS DE DETECTION DES

CYANOBACTERIES

L'abondance des cyanobactéries et la composition des communautés sont hautement variables d'une saison à l'autre et d'un endroit à l'autre (Whitton et Potts, 2000). La caractérisation de cette diversité spatiale et temporelle nécessite une approche analytique qui prenne en compte cette variabilité.

1. Méthode de détection en temps réel des cyanobactéries

1.1. Analyse par sonde fluorométrique d'échantillons ponctuels

Description : Permet l'analyse des échantillons d'eau collectés individuellement. Nécessite une bouteille d'échantillonnage pour collecter l'eau qui est ensuite placée dans l'instrument.

Avantages : légère facile à manier abordable (-5000\$US) Sensibilité raisonnable selon le fabricant

Inconvénients :

- Ne convient pas aux mesures en ligne ;
- Ne convient pas aux mesures en continu ;
- Ne permet pas une analyse rapide de nombreux échantillons ;
- Ne permet pas l'identification des espèces ou du stade de croissance des cyanobactéries.

1.2. Analyse par sonde fluorométrique avec circulation de l'eau en continu (écoulement continu) :

Description : La sonde est installée sur une embarcation ou près un point d'intérêt. Une pompe achemine l'eau vers le capteur optique de la sonde.

Avantage :

- Détecte les variations d'abondance des cyanobactéries et du phytoplancton en temps réel
- Mesure directe de l'eau sans avoir besoin de filtration ou de dilution

Indique directement l'intensité d'une efflorescence

- Différencie les cyanobactéries des autres algues
- Sensibilité raisonnable selon la sonde
- Taille appropriée pour un déploiement terrain
- Capacité d'établir un système automatisé pour le suivi de la qualité d'eau

Inconvénients :

- Biais engendré par le temps de transition de l'eau dans le tuyau.
- Un facteur de correction doit être appliqué aux valeurs mesurées
- Biais ou interruptions engendrés par les bulles d'air, les larges particules, l'encrassement des tuyaux, le fonctionnement de la pompe (maintenance régulière)
- Peut nécessiter une agitation constante du milieu pour de meilleurs résultats
- Difficultés pour maintenir la surface des capteurs propres
- Ne permet pas de réaliser des profils verticaux
- Ne permet pas le suivi de plusieurs sites
- Plus lourd que des sondes portables
- Ne permet pas l'identification des espèces ou du stade de croissance des cyanobactéries
- Relativement cher (+35000-90000\$ US)

1.3. Télédétection

Description : Des satellites, avions, hélicoptères ou drones survolent le point d'intérêt avec des capteurs spécifiques

Avantage :

- indications visuelles de l'intensité de l'efflorescence
- Peut couvrir une très grande surface

- Couverture régulière et à haute résolution

Peut potentiellement prendre une quantité d'images suffisante pour une représentation

- suffisante des efflorescences de cyanobactéries

Inconvénients :

- Ne convient pas à un suivi fréquent, car coûteux à opérer
- Dépend de la couverture satellitaire ou aérienne
- Les efflorescences de faibles densités ne sont pas détectées
- Nécessite des données collectées en parallèle sur l'abondance des cyanobactéries pour le développement des algorithmes appropriés pour la validation des images
- Une efflorescence dense provoque un biais Les généralisations/analyses sont applicables aux conditions spécifiques et non applicables aux images
- prises sous différentes conditions
- Dépend des conditions météorologiques (nuages)

1.4. Sonde fluorométrique submersible

Description : La sonde est immergée dans l'eau et mesure directement la fluorescence de son environnement par le capteur optique.

Avantages :

- Différencie les cyanobactéries des autres algues
- Détecte les variations d'abondance des cyanobactéries et du phytoplancton en temps réel
- Bien adaptée pour les larges plans d'eau où l'hétérogénéité spatiale des cyanobactéries est un défi
- Système de balayage disponible pour nettoyer la surface des capteurs
- Indique directement l'intensité d'une efflorescence

- Permet de réaliser des profils verticaux
- Suivi des cyanobactéries sur de longues périodes
- Relativement abordable (8000-30000\$US)

Sensibilité raisonnable selon la sonde

Inconvénients :

- Ne permet pas l'identification des espèces ou du stade de croissance des cyanobactéries
- Sources d'interférence et de biais : conditions météorologiques et fluctuations saisonnières des espèces présentes/dominantes
- Encrassement de la sonde et des capteurs externes
- Fréquence de nettoyage élevée si absence d'un système de prévention de l'encrassement
- Mesures obtenues pas toujours représentatives de la présence de cyanobactéries dans l'ensemble du plan d'eau surveillé, car les sondes mesurent habituellement un site à la fois
- Détecte les variations d'abondance des cyanobactéries et du phytoplancton en temps réel.

CHAPITRE 5

LES CYANOBACTERIES DANS LE MONDE ET EN ALGERIE

1. Les cyanobactéries les plus communes dans le monde

Dans un guide portant sur les cyanobactéries, Yoo *et al.* (1995) stipulent que les organismes les plus fréquemment mentionnés dans la littérature comme étant responsables d'épisodes de fleurs d'eau toxiques sont : *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, *Planktothrix agardhii* et *Lyngbya* spp. En effet, selon la littérature révisée lors de la rédaction de ce mémoire, la plupart des études ont porté sur les genres *Microcystis*, *Planktothrix*, *Anabaena* et *Aphanizomenon*. De plus, ces genres semblent être responsables de la majorité des cas d'intoxications et de fleurs d'eau répertoriées.

Le genre *Microcystis* est distribué à travers tous les continents et est le plus communément associé aux fleurs d'eau toxiques. Etant donné sa présence dans plusieurs plans d'eau, *Microcystis* est également l'un des genres de cyanobactéries les plus étudiés. *Microcystis* ne fixe pas l'azote atmosphérique et domine souvent dans les environnements riches en nutriments (Sivonen et Jones 1999). *M. aeruginosa*, une espèce bien connue, forme généralement de grosses colonies capables de migrer très rapidement. Vincent (1989) a estimé que la migration verticale de cette espèce pouvait varier de 5 à 75 mètres par jour, un des taux les plus élevés chez les cyanobactéries d'eau douce.

Planktothrix rubescens est une autre espèce commune de cyanobactéries hautement toxique. La concentration de MC pouvant être produite par cette espèce est très élevée. *P. rubescens* ne cause généralement pas de fleur d'eau visible à la surface de l'eau puisque cette espèce se développe surtout en profondeur. Elle domine la flore planctonique dans plusieurs lacs d'Europe tels les lacs Zürich (Suisse), Bourget (France), Léman (France Suisse), Pusiano (Italie) et Balaton (Hongrie). *P. agardhii* est également une espèce très toxique qui ne s'accumule généralement pas en surface. Le genre *Anabaena* est très répandu à travers le monde et peut causer des problèmes d'odeurs, même en faible densité. *Anabaena* est un genre producteur de toxines et est responsable de l'intoxication de plusieurs animaux domestiques. *Aphanizomenon* est aussi un genre de cyanobactéries à potentiel toxique qui prolifère dans une multitude d'écosystèmes. Les populations d'*A. flos-aquae* peuvent aussi se développer dans les lacs tempérés lorsque la lumière pénètre au delà de l'épilimnion.

Les cyanobactéries du genre *Lyngbya* sont également problématiques. Elles forment des masses importantes au-dessus des sédiments qui peuvent ensuite remonter à la surface à cause de l'accumulation de gaz produits par la photosynthèse. Les espèces du genre *Lyngbya*

causent généralement des dermatites si elles sont en contact avec la peau. Le genre *Phormidium* prolifère aussi sous forme benthique et produit d'épaisses matrices qui peuvent être toxiques ou libérer de mauvaises odeurs. Les genres *Gloeotrichia* et *Aphanocapsa* sont communs et distribués à travers le monde, bien que des fleurs d'eau problématiques ne semblent pas être fréquemment rapportées.

2. Les cyanobactéries en Algérie

2.1. Les cyanobactéries dans les lacs Oubeira, Tonga et de El Mellah

D'après Boussadia (2017), ce travail porte sur la dynamique des populations cyanobactériennes de deux plans d'eau douce (les lacs Oubeira et Tonga) et un plan d'eau saumâtre (la lagune El Mellah) que le PNEK (Parc National d'El Kala) abrite. Leur étude vise, pour chaque plan d'eau, à doser les paramètres physico chimiques de l'eau, à identifier et à dénombrer les cyanobactéries, ensuite à rechercher l'influence de certains paramètres environnementaux sur la dynamique spatio-temporelle des microalgues par l'application de tests statistiques appropriés. Pour cela ils ont procédé, durant l'année 2009 et 2010, à deux prélèvements d'eau par mois et à des mesures de certains paramètres abiotiques et biotiques à partir de 13 stations : 6 dans le lac Oubeira, 6 dans la lagune El Mellah et 1 dans le lac Tonga.

Les teneurs maximales en chlorophylle a obtenues nous permettent de considérer le lac Oubeira comme hypereutrophe, le lac Tonga mésotrophe et la lagune El Mellah eutrophe. La diversité en cyanobactéries est plus importante dans l'Oubeira (25 espèces) que dans le Tonga (8 espèces) et la lagune El Mellah (5 espèces) ; parmi les cyanobactéries récoltées la majorité est susceptible de produire des toxines. Les espèces communes aux trois plans d'eau sont *M. aeruginosa*, *Phormidium* sp., et *Chroococcus minutus*. La présence de ces espèces reflète leur plasticité écologique et leur capacité adaptative.

Ils signalent, pour la première fois, la présence des espèces *Cylindrospermopsis raciborskii* et *A. issatschenkoi* dans le lac Oubeira. Le suivi de la dynamique temporelle des cyanobactéries fait apparaître une forte présence de ces micro-organismes en automne dans le lac Oubeira, en été dans le lac Tonga et la lagune El Mellah. Dans la lagune El Mellah, les densités sont moindres par rapport à celles rencontrées dans les eaux douces (Tonga et Oubeira) ; dans la lagune leur prolifération est surtout notée au niveau des embouchures des oueds qui l'alimentent. Les résultats de l'analyse statistique montrent, entre les stations de prélèvement et entre les mois, l'existence de différences significatives à très hautement

significatives pour la majorité des paramètres biotiques et abiotiques étudiés. Ils notent, par ailleurs, l'existence de corrélations significatives entre la densité des cyanobactéries, la température, le pH et la teneur en sels minéraux principalement l'azote ammoniacal et les orthophosphates. La dynamique spatio-temporelle des populations cyanobactériennes est régie par l'interaction de paramètres hydrodynamiques, physico-chimiques et biologiques.

L'ensemble de ces interactions, ou au moins celles qui sont reconnues comme prépondérantes, doit être pris en compte pour expliquer l'apparition d'efflorescences algales ou d'événements de toxicité. Cette mise en évidence de cyanobactéries toxigènes dans ces trois plans d'eau implique, un suivi régulier des paramètres physico chimiques, des communautés de cyanobactéries et des cyanotoxines. Le couplage des outils tels que les sondes spectrofluorimétriques et les tests d'immuno diagnostic sur bandelettes pour la surveillance des cyanobactéries permettra dans l'avenir d'obtenir une première évaluation sur le terrain du potentiel toxique d'une prolifération

2.2. Les cyanobactéries dans le barrage D'Ain El Dalia (Souk Ahras)

D'après Boualleg *et al.* (2013), l'étude a fait l'objet d'un échantillonnage mensuel à raison d'une fois par mois durant une période s'étalant du mois d'Octobre 2012 jusqu'au mois de septembre 2013 dans le barrage d'Ain El Dalia Souk Ahras. L'observation des caractères morpho anatomiques des cyanobactéries filamenteuses récoltées nous a permis d'identifier huit genres (*Lyngbya*, *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Anabaena*, *Pseudoanabaena*, *Aphanizomenon*, *Nodularia*, *Spirulina*), dont la majorité est potentiellement toxique. Parmi ces genres toxiques *Oscillatoria* est omniprésent, *Lyngbya* et *Phormidium* sont constants, et *Pseudoanabaena* est réguliers. Le suivi spatio temporelle des densités globales des cyanobactéries filamenteuses recensées fait apparaître la présence *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Pseudanabaena* et *Phormidium* dans les eaux traitées à des densités de 30 ind/l notamment en Décembre et Juin.

2.3. Les cyanobactéries dans le barrage Cheffia

Selon Nasri *et al.* (2007), les résultats montrent d'une part qu'ils y a une biodiversité générique de Cyanobactéries toxiques au niveau du Barrage Cheffia (*Synechocystis*, *Oscillatoria*, *Cylindrospermopsis*, *Microcystis*, *Lyngbya* et *Anabaena*), d'autre part les Cyanobactéries prolifèrent aux saisons été et automne dans ce barrage. Cependant on relève une absence des cyanobactéries toxiques pour les mois de janvier et février que l'on ne peut

expliquer que par des conditions environnementales défavorables. Ces résultats concordent avec ceux trouvés par de nombreux auteurs; qui constatent que dans les eaux de surface des pays tempérés, les cyanophycées sont pratiquement absents en hiver, mais connaissent aux périodes chaudes des développements pouvant être explosifs.

Au niveau de la station de traitement, nous avons décelé la présence de Cyanobactéries toxiques dans les eaux ayant subit le traitement .ce qui dénote de l'inefficacité des traitements employés. Aussi, nous estimons que les procédés de traitements conventionnels, comprenant floculation, sédimentation, filtration et chloration ne sont pas efficaces pour l'élimination des MCs qui sont des molécules très stables. La filtration sur charbon actif permet l'élimination des toxines et l'ozonation les dégrade par oxydation. Cependant, de faibles quantités de MCs peuvent persister au charbon actif.

Conclusion

Les cyanobactéries ou « algues bleu-vert » ont pris depuis plusieurs années une grande importance. En effet la prolifération des cyanobactéries liée à l'eutrophisation des plans d'eau, accélérée par l'activité humaine, a de nombreuses conséquences, notamment : un aspect désagréable de l'eau, une odeur nauséabonde limitant l'utilisation des eaux récréatives ainsi la production de toxines pouvant conduire à un risque sanitaire pour les humains et les animaux.

Vu l'importance de la diversité des cyanobactéries dans le monde et en Algérie, une synthèse des travaux sur leur apparition et leur description générale : morphologie et écologie, notamment sur les facteurs environnementaux et caractéristiques physiologiques des cyanobactéries favorisant leur dominance.

La classification des cyanobactéries est surtout reposée sur des caractères morphologiques, écologiques et ultra structural ainsi que les caractéristiques naturels et les études moléculaires. Les méthodes de biologie moderne, en particulier les procédures génétiques ont considérablement modifié leurs critères taxonomiques mais le problème avec cette approche a été que les résultats ne sont pas toujours en accord avec les critères traditionnels.

REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adams DG., Duggan PS. (2008) Cyanobacteria-bryophyte symbioses. *J Exp Bot.* 59(5): 1047-58.
- AFSSA (Agence française de sécurité sanitaire des aliments) et AFSSET (Agence française de sécurité sanitaire de l'environnement et du travail) (2006). Risques sanitaires liés à la présence de cyanobactéries dans l'eau – Évaluation des risques liés à la présence de cyanobactéries et de leurs toxines dans les eaux destinées à l'alimentation, à la baignade et autres activités récréatives, Paris. 232 p.
- Anagnostidis K., Komárek J. (1985). Modern approach to the classification system of cyanophytes. 1. Introduction. *Arch. Hydrobiol. Algol. Stud.*, 38(39), 291–302.
- Araoz R. *et al.* (2005). "Neurotoxins in axenic oscillatorian cyanobacteria: coexistence of anatoxin-a and homoanatoxin-a determined by ligand-binding assay and GC/MS", *Microbiology*, vol. 151, p. 1263-1273.
- Garrity D. R. (2001). Bacteria. In: *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. Volume 1: The Archaea and the Deeply Branching and Phototropic Bacteria. Second Edition*
- Ballot A, *et al.* (2004) Phylogenetic relationship of *Arthrospira*, *Phormidium* and *Spirulina* strains from Kenyan and Indian waterbodies. *Algol Stud*, 113, 37–56
- Boone, R. W. (2006), *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, Castenholz (eds.) Springer-Verlag, New York.
- Boualleg C. *et al.* (2013). Evolution spatio-temporelle des cyanobactéries filamenteuses peuplant le barrage d'Ain El Dalia (Souk Ahras). Université Souk Ahras, Souk Ahras, Algérie, 15p
- Boussadia M.I. (2017). Les cyanobactéries de divers plans d'eau du complexe de zones humides du PNEK « Distribution spatio-temporelle et évaluation des risques ». Thèse de Doctorat En Sciences, Option : Biochimie appliquée; Université Badji Mokhtar-Annaba, 191 p.
- Bourrelly P. (1985). Les Algues d'Eau Douce. Initiation à la Systématique. Tome III: Les Algues bleues et Rouges. Les Eugléniens, Peridiniens et Cryptomonadines. Paris, Editions N. Boubée, 606 p.
- Bryant D.A. (1994). *The Molecular Biology of Cyanobacteria*. Kluwer, Dordrecht, 908 p.
- Carmichael W.W. (1986). "Algal toxins", *Advances in botanical research*, 12, 47-101.
- Castenholz R.W. (2001) *Phylum BX. Cyanobacteria. Oxygenic Photosynthetic*

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Yeager C.M. *et al.* (2007). Three distinct clades of cultured heterocystous cyanobacteria constitute the dominant N₂-fixing members of biological soil crusts of the Colorado Plateau, USA. *FEMS Microbiol Ecol.*, 60(1), 85-97.
- Castenholz R.W., Waterbury J.B. (1989). Oxygenic photosynthetic bacteria (sect. 19), Group I. Cyanobacteria. In: Staley, J.T. (Ed.), *Bergey's manual of systematic bacteriology*, Vol. 3. Williams & Wilkins, Baltimore, pp. 1710–1799.
- Castenholz R.W. (2001). Phylum BX. Cyanobacteria. Oxygenic photosynthetic bacteria. In: Boone, D.R., Castenholz, R.W. (Eds.), *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, second ed. Springer, New York, pp. 473–599.
- Castenholz R.W. (1992). Species usage, concept and evolution in the cyanobacteria (blue-green algae). *J. Phycol.*, 28, 737–745.
- Cepák V. (1993). Morphology of DNA containing structures (nucleoids) as a prospective character in cyanophyte taxonomy. *J. Phycol.*, 29, 844–852.
- Chan F. *et al.* (2004). "Bloom formation in heterocystic nitrogen-fixing bacteria: The dependence on colony size and zooplankton grazing", *Limnology and Oceanography*, 49, 2171-2178.
- Chorus I., Mur L. (1999). "Preventative measures", p. 235-273, dans I. Chorus et J. Bartram (éd.), *Toxic Cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management*, London, New York, E & FN Spon.
- Chorus B., Bartram J. (1999). *Toxic cyanobacteria in water. A guide to their public health consequences, monitoring and management*, ed. by E&FN Spon on behalf of the World Health Organisation, pp.1-416.
- Chorus I. *et al.* (2001). "Health risks caused by freshwater cyanobacteria in recreational waters", *Journal of Toxicology and Environmental Health*, 3, 323-347.
- Cohen-Bazire G., Bryant D.A. (1982). Phycobilisomes: composition and structure. In: Carr, N.G., Whitton, B.A. (Eds.), *The Biology of Cyanobacteria*. Blackwell, Oxford, pp. 141–190.
- Codd G.A. (1995). "Cyanobacterial toxins: occurrence, properties and biological significance", *Water Science and Technology*, 32, 149-156.
- Desikachary T.V. (1959). *Cyanophyta*. Indian Council of Agricultural Research, New Delhi, 686 p.
- Dillon J.G. *et al.* (2009). Spatial and temporal variability in a stratified hypersaline microbial mat community. *FEMS Microbiol Ecol.*, 68(1), 46-58.

REFERENCES BIBLIOGRAHIQUES

- Drews G., Weckesser J. (1982). Function, structure and composition of cell walls and external layers. In: Carr, N.G., Whitton, B.A. (Eds.), *The Biology of Cyanobacteria*. Blackwell, Oxford, pp. 333–357.
- Eynard F. *et al.* (2000). "Risk of cyanobacterial toxins in Riga Waters (Latvia)", *Water Research*, 34, 2979-2988.
- Falkowski P.G., Knoll A.H. (2007). *Evolution of Primary Producers in the Sea*. China: Elsevier Academic Press.
- Funari E, Testai E. (2008) Human health risk assessment related to cyanotoxins exposure. *Crit Rev Toxicol.*, 38(2), 97-125.
- Geitler L. (1932). *Cyanophyceae*. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora. Akademisches Verlagsgesellschaft, Leipzig, 1196 pp.
- Giani A. *et al.* (2005). "Empirical study of cyanobacterial toxicity along a trophic gradient of lakes", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 2100–2109.
- Golubić S. *et al.* (1985). Early evolution of morphological complexity in Prokaryote (Cyanophyta, Cyanobacteria). In: Mlíkovský, J., Novák, V.J.P. (Eds.), *Evolution and Morphogenesis*. Academia, Praha, pp. 355–368.
- Healey F.P. (1982). Phosphate. In: Carr, N.G., Whitton, B.A. (Eds.), *The Biology of Cyanobacteria*. In: *Botany Monographs*, 19. Blackwell, Oxford, pp.105–124.
- Nasri H. *et al.* (2007). La présence des cyanobactéries potentiellement toxiques dans les eaux du barrage Cheffia « Wilaya d'El tarf » ; Chargé de cour, département de biologie, Centre universitaire El Taref, 05 p.
- Hoffmann L. *et al.* (2005). System of cyanoprokaryotes (cyanobacteria)-state in 2004. *Algol. Stud.*, 117, 95–115.
- Humpage A. (2008). Toxin types, toxicokinetics and toxicodynamics. *Adv Exp Med Biol.*, 619, 383-415.
- Ishikawa K. *et al.* (2002). "Transport and accumulation of bloom-forming cyanobacteria in a large, mid-latitude lake: The gyre-Microcystis hypothesis", *Limnology*, 3, 87-96.
- Jaag O. (1945). Untersuchungen über die vegetation und biologie der Algen des nackten gesteins in den Alpen, im Jura und schweizerischen Mittelland. *Beitr. Kryptogamenflora Schweiz* 9 (3), 560.
- Jähnichen S. *et al.* (2001). "Evidence for control of microcystin dynamics in Bautzen Reservoir (Germany) by cyanobacterial population growth rates and dissolved inorganic carbon", *Arch. Hydrobiol.*, 150, 177-196.

REFERENCES BIBLIOGRAHIQUES

- Jaiswal P. *et al.* (2008) Cyanobacterial bioactive molecules-an overview of their toxic properties. *Can J Microbiol.*, 54(9), 701-17.
- Jang M.H. *et al.* (2003). "Toxin production of cyanobacteria is increased by exposure to zooplankton", *Freshwater Biology*, 48, 1540-1550.
- Johansen J.R., Casamatta D.A. (2005). Recognizing cyanobacterial diversity through adoption of a new species paradigm. *Algol. Stud.*, 116, 71–93.
- Kaebnick M. *et al.* (2000). "Light and the transcriptional response of the microcystin biosynthesis gene cluster", *Applied and Environmental Microbiology*, 66, 3387-3392.
- Komárek J. (1994). Current trends and species delimitation in the cyanoprokaryote taxonomy. *Arch. Hydrobiol. Algol. Stud.*, 75, 11–29.
- Komárek J. (1999). Intergeneric characters in unicellular cyanobacteria, living in solitary cells. *Arch. Hydrobiol. Algol. Stud.*, 94, 195–205.
- Komárek J. (1976). Taxonomic review of the genera *Synechocystis* Sauv. 1892, *Synechococcus* Näg. 1849, and *Cyanothece* gen. nov. (Cyanophyceae). *Arch. Protistenkd.* 118, 119–179.
- Komárek J., Hindák F. (1975). Taxonomy of the new isolated strains of *Chroococcidiopsis* (Cyanophyceae). *Arch. Hydrobiol. Algol. Stud.*, 13, 311–329.
- Komárek J. (1999). Intergeneric characters in unicellular cyanobacteria, living in solitary cells. *Arch. Hydrobiol. Algol. Stud.*, 94, 195–205.
- Komárek J., Anagnostidis K. (1986). Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2. Chroococcales. *Arch. Hydrobiol. Algol. Stud.*, 43, 157–226.
- Lawry N.H., Simon R.D. (1982). The normal and induced occurrence of cyanophycin inclusion bodies in several blue-green algae. *J. Phycol.*, 18, 391–399.
- Lavoie I. *et al.* (2007). "Les fleurs d'eau de cyanobactéries, document d'information vulgarisée". INRS rapport no 917, iii, 27 p.
- Lukas K.J., Golubić S. (1981). New endolithic cyanophytes from the North Atlantic ocean: I. *Cyanosaccus piriformis* gen. et sp. nov. *J. Phycol.*, 17, 224–229.
- Lee Robert E. (2008). *Phycology* (4th edition), Cambridge University Press.
- LONG B.M. *et al.* (2001). "Cellular microcystin content in N-limited *Microcystis aeruginosa* can be predicted from growth rate", *Applied and Environmental Microbiology*, 67, 278-283.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Lyck S. (2004). "Simultaneous changes in cell quotas of microcystin, chlorophyll a, protein and carbohydrate during different growth phases of a batch culture experiment with *Microcystis aeruginosa*", *Journal of Plankton Research*, 26(7), 727-736.
- Messineo V. *et al.* (2006). "Microcystin diversity in a *Planktothrix rubescens* population from Lake Albano (Central Italy)", *Toxicon*, 48, 160-174.
- Mikalsen B. *et al.* (2003). "Natural variation in the microcystin synthetase operon *mcyABC* and impact on microcystin production in *Microcystis* strains", *Journal of Bacteriology*, 185, 2774-2785.
- Montejano G. *et al.* (1997). Freshwater epiphytic cyanoprokaryotes from central Mexico III. The genus *Stichosiphon*. *Arch. Protistenkd.*, 148, 3–16.
- Oliver R.L., Ganf G.G. (2000). Freshwater blooms. In: Whitton B.A., Potts M. (éd.), *The Ecology of Cyanobacteria. Their diversity in time and space*, Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. p. 149-194.
- Pearl H.W. (1996). "A comparison of cyanobacterial bloom dynamics in freshwater, estuarine and marine environments", *Phycologia*, 35, 25-35.
- Pick F.R., Lean D.R.S. (1987). "The role of macronutrients (C, N, P) in controlling cyanobacterial dominance in temperate lakes", *N. Zeal. J. mar. Freshwat. Res.*, 21, 425-434.
- Pimentel J. S., Giani A. (2014). Microcystin production and regulation under nutrient stressconditions in toxic *Microcystis* strains. *Appl Environ Microbiol.* [Epub ahead of print] PubMed PMID :25038094
- Platt T., Li W.K.W. (1986). Photosynthetic picoplankton. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 214, 583.
- Rabouille S. *et al.* (2006). "Modeling the dynamic regulation of Nitrogen fixation in the Cyanobacterium *Trichodesmium* sp.", *Applied and Environmental Microbiology*, 72, 3217-3227.
- Rapport commun sur les risques sanitaires liés à la présence de cyanobactéries dans l'eau. Juillet 2006.
- Rapala J. *et al.* (1997). "Variation of microcystins, cyanobacterial hepatotoxins, in *Anabaena* spp. as a function of growth stimuli", *Applied and Environmental Microbiology*, 63, 2206-2212.
- Reynolds C.S., Walsby A.E. (1975). 'Water-blooms'. *Biological Review*, 50, 437- 481.

REFERENCES BIBLIOGRAHIQUES

- Rippka R. *et al.* (1979). Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *J. Gen. Microbiol.*, 111, 1–61.
- Roberts R.D., T. Zohary (1987). "Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria". *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 21, 391-399.
- Roussomoustakaki M., Anagnostidis K. (1991). *Cyanothece halobia*, a new planktonic chroococcalean cyanophyte from Hellenic heliothermal saltworks. *Arch. Hydrobiol. Algal. Stud.*, 64, 71–95.
- Sciuto K. *et al.* (2012) Polyphasic approach and typification of selected *Phormidium* strains (Cyanobacteria). *Cladistics*, 28, 357–374
- Sivonen K., Jones G. (1999). Cyanobacterial toxins. In: Chorus I., Bartram J. (éd.), *Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring, and management*, New York, E & FN Spon. p. 41-111
- Šmajš D., Šmarda J. (1999). Cytomorphology of the smallest picoplanktonic Cyanobacteria. *Arch. Hydrobiol. Algal. Stud.*, 94, 333–351.
- Smayda T.J. (1997). "What is a bloom? A commentary" *Limnology and Oceanography*, 42, 1132-1136.
- Smith A.J. (1982). Modes of cyanobacterial carbon metabolism. In: Carr, N.G., Whitton, B.A. (Eds.), *The Biology of Cyanobacteria*. Blackwell, Oxford, pp. 47–85.
- Šmarda J. (1991). S-layer of chroococcal cell walls. *Arch. Hydrobiol. Algal. Stud.*, 64, 41–51.
- Šmarda J. *et al.* (2002). S-layers on cell walls of cyanobacteria. *Micron*, 33, 257–277.
- Sinclair C., Whitton B.A. (1977). Influence of nutrient deficiency on hair formation in the Rivulariaceae. *Br. Phycol. J.* 12, 297–313.
- Tang E.P.Y., Vincent W.F. (1999). "Strategies of thermal adaptation by high-latitude cyanobacteria", *New Phytologist*, 142(2), 315-323.
- Tonk L. *et al.* (2005). "The Microcystin Composition of the Cyanobacterium *Planktothrix agardhii* Changes toward a More Toxic Variant with Increasing Light Intensity", *Applied and Environmental Microbiology*, 71, 5177-5181.
- *The blue-greens*, London; Baltimore, Md., U.S.A.: E. Arnold ;1983
- The role of carbon dioxide in the initiation and maintenance of blue-green dominance in lakes, *Freshwater Biology*, 37, 307-323.

REFERENCES BIBLIOGRAHIQUES

- Utkilen H., Gjølme N. (1995). "Iron-stimulated toxin in *Microcystis aeruginosa*", Applied and Environmental Microbiology, 61, 797-800.
- Ueno Y. *et al.* (1996). "Detection of microcystins, a blue-green algal hepatotoxin, in drinking water sampled in Haimen and Fusui, endemic areas of primary liver cancer in China, by highly sensitive immunoassay", Carcinogenesis, 17, 1317-1321.
- Van Apeldoorn M.E. *et al.* (2007) Toxins of cyanobacteria. Mol Nutr Food Res. 51(1), 7-60.
- Vézie C. *et al.* (2002). "Effect of nitrogen and phosphorus on growth of toxic and nontoxic *Microcystis* strains and on intracellular microcystin concentrations", Microbial Ecology, 43(4), 443-454
- Vincent W.F. (1989). "Cyanobacterial growth and dominance in two eutrophic lakes: Review and synthesis", Archiv für Hydrobiologie, 32, 239-254.
- Vos, P., Garrity, G., Jones, D., Krieg, N.R., Ludwig, W., Rainey, F.A., Schleifer, K.-H., Whitman, W. (2009). Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, vol. 3. Williams & Wilkins, Baltimore, pp. 1728–1746.
- Watanabe M.F., Oishi S. (1985). "Effects of environmental factors on toxicity of cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* under culture conditions", Appl. envir. Microbiol., 49(5), 1342-1344.
- Waterbury J.B., Stanier R.Y. (1977). Two unicellular cyanobacteria which reproduce by budding. Arch. Microbiol., 115, 249–257.
- Waterbury J.B., Stanier R.Y. (1978). Patterns of growth and development in pleurocapsalean cyanobacteria. Microbiol. Rev. 42, 2–44.
- Waterbury J.B., Rippka R. (1989). Subsection I. Order Chroococcales Wettstein 1924, emend. Rippka *et al.* 1979. In: Staley, J.T., Bryant, M.P., Pfennig, N., Holt, J.G. (Eds.),
- Welker M. *et al.* (2003). "Toxic *Microcystis* in shallow lake Muggelsee (Germany)-dynamics, distribution, diversity", Archiv für Hydrobiologie, 157, 227-248.
- Whitton B.A. (1992). Diversity, ecology, and taxonomy of the cyanobacteria. In: Mann, N.H., Carr, N.G. (Eds.), Photosynthetic Prokaryotes. Plenum Press, New York, pp. 1–51.
- Yoo R.S. *et al.* (1995). Cyanobacterial (blue-green algal) toxins: a resource guide, United States, American Water Works Association.

