

CHAPITRE V : ETUDE DES GRANDS GROUPES BACTERIENS

LES BACTERIES PHOTOSYNTHETIQUES

La classification taxonomique des bactéries photosynthétiques prête quelque peu à confusion. Ce groupe physiologique comprend les cyanobactéries, les bactéries pourpres sulfureuses ou non sulfureuses, de même que les bactéries vertes sulfureuses ou non sulfureuses.

V.1. BACTERIES PHOTOSYNTHETIQUES OXYGENIQUES:

CYANOBACTERIES

Les organismes procaryotes photosynthétiques oxygéniques comprennent deux groupes séparés: les cyanobactéries et *Prochloroaceae*. Le groupe des cyanobactéries est le plus connu et le plus étudié.

Les cyanobactéries, dont le nom évoque la pigmentation caractéristique bleu-vert (ou cyan), étaient autrefois appelées algues bleu-vert. Bien qu'elles ressemblent aux algues eucaryotes et qu'elles occupent souvent les mêmes niches écologiques, l'appellation d'algue est inappropriée parce que ce sont des bactéries, alors que les algues n'en sont pas. Les cyanobactéries sont des bactéries **phototrophes obligatoires**, anciennement appelées **algues bleu-vert** et restées longtemps controversées dans leur classification en raison de leur capacité photosynthétique qui les faisait assimiler aux algues. Mais elles se révélèrent par la suite de structure cellulaire typiquement procaryote et sans relation génomique avec les algues. Elles sont, depuis, appelées **cyanobactéries** (ou **cyanophytes**) et constitue un groupe génétiquement homogène. En plus de leur capacité photosynthétique, certaines espèces de cyanobactéries sont capable de métaboliser des substrats organiques ou de fixer l'azote moléculaire.

Leur photosynthèse est oxygénique (en raison de la production d'O₂) (Fig. 01) et similaire à celle des plantes par son mécanisme, ses produits et sa source de proton (la photolyse de l'eau).



Les cyanobactéries qui produisent du dioxygène ont joué un rôle de premier plan dans l'évolution de la vie sur Terre. Elles sont largement répandues dans les habitats terrestres et

aquatiques. De ce fait, des preuves fossiles indiquent que, au moment où les cyanobactéries sont apparues, l'atmosphère ne contenait qu'environ 0.1% de dioxygène qui augmentait ensuite et dépassait les 10%. Cette augmentation a probablement résulté de l'activité photosynthétique des cyanobactéries. L'air que nous respirons aujourd'hui contient environ 20% de dioxygène. C'est aussi de l'évolution d'éléments de ce groupe de bactéries que seraient issus les chloroplastes des cellules végétales actuelles.

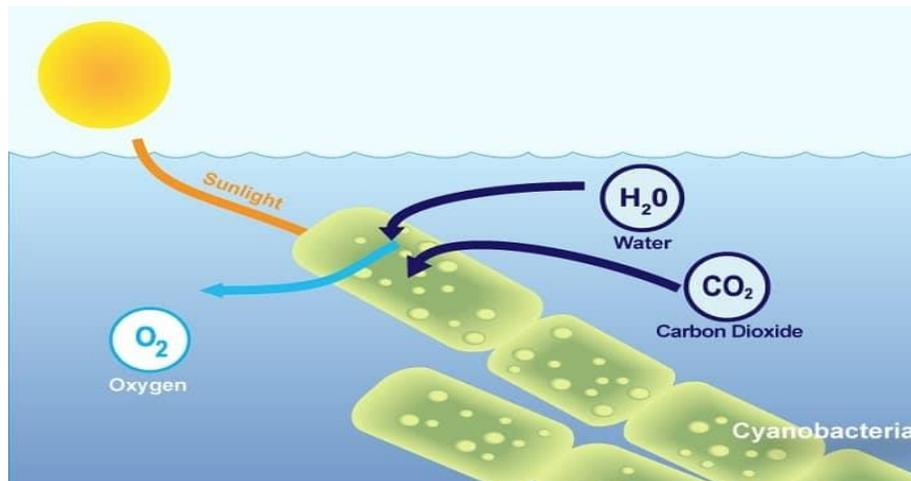


Figure 01: Photosynthèse chez les Cyanobactéries

V.1.1. Morphologie et Classification des Cyanobactéries

Elles ont une diversité morphologique considérable et une taille moyenne plus importante que celle des autres bactéries : 20 à 200µm pour les cyanobactéries du sol, alors que les espèces marines, les plus répandues, sont beaucoup plus petites. Elles sont essentiellement unicellulaires mais il existe des espèces pluricellulaires et filamenteuses (Fig. 02). Les formes unicellulaires se divisent par scissiparité simple, les formes en colonies se divisent par scissiparité multiple et les formes filamenteuses se reproduisent par fragmentation des filaments. Chez ces dernières, il y a généralement une certaine différenciation des cellules, qui sont souvent assemblées à l'intérieur d'une enveloppe ou gaine (Fig. 03).

Les cyanobactéries constituent un seul Phylum contenant actuellement une seule classe (la nouvelle version du Manuel de *Bergey*). Cette classe réunit cinq sous-sections non encore affectées d'un nom taxonomique conventionnel (remplaçant les taxons classiques), et plusieurs formes qui remplacent les genres (56 formes actuellement reconnues). <http://cyanobacteries.pagesperso-orange.fr/pages/Morphologie/Cellules.htm>

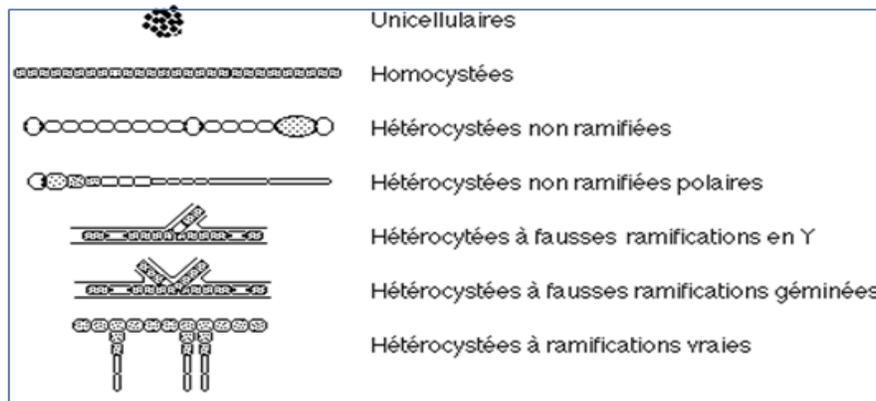


Figure 02: Combinaison de différents caractères morphologiques chez des cyanobactéries.

- Les principaux caractères pris en compte dans la classification 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

	Fausse en Y 		Les fausses ramifications résultent d'une extrusion mécanique du filament à travers la gaine qui croît moins vite que le filament
	Fausse géminée 		
	Vraie en T 	Les ramifications vraies résultent de divisions cellulaires à angle droit par rapport au filament principal. Elles peuvent impliquer une seule cellule (T) ou deux cellules (Y renversé)	
	Vraie en Y renversé 		

Figure 03: Exemple de gaines et différentes ramifications chez les Cyanobactéries

- Pour les organismes filamenteux, les principaux caractères utilisés dans la classification étaient:

- Différenciation cellulaire: hétérocystes et akinètes ;
- Polarité: base et apex du filament ;

- Gaine: absence ou présence, épaisseur (Fig. 03);
- Ramifications vraies ou fausse (Fig. 03);

Nature des fausse ramifications: simples ou géminées.

V.1.1.1. Ancienne classification

Groupe 1: ordre des *Chroococcales*, cyanobactéries **unicellulaires**, **division par fission binaire** (*Chroococcaceae*) ou par bourgeonnement (*Chamaesiphonaceae*).

La division par fission binaire forme 2 groupes:

- a. **Absence de thylakoïde**, division dans un seul plan, cellules en bâtonnets : *Gloeobacter*
- b. **Présence de thylakoïde**
 - b.1. Division dans un seul plan, cellules en **bâtonnets** : *Gloeotheca* et *Synechococcus*.
 - b.2. Division dans 2 ou 3 plans, cellules **ovoïdes** : *Gloewapsa*, *Synechocystis*.

Groupe 2: ordre des *Pleurocapsales*, cyanobactéries **unicellulaires** se reproduisant par **fission isolée** ou **coloniale** (*Pleurocapsaceae*).

- a. Reproduction par **fission multiple**, croissance végétative en **cellules arrondies**: *Dermocapsa*, *Xenococcus*.
- b. Reproduction par fission multiple et binaire :
 - b.1. 1 à 3 fissions binaires donnant une seule cellule apicale plus large que les cellules basales: *Dermocarpella*
 - b.2. Fissions binaires répétées donnant des agrégats cellulaires, dont certains genres possèdent des filaments ou des pseudo-filaments
 - Agrégats cubiques (sans filament ou pseudo-filament) : *Myxosarcina*, *Chroococciopsis*.
 - Agrégats cubiques réguliers ou irréguliers avec formation de filaments ou pseudofilaments: *Pleurocapsa*

Groupe3 : Cyanobactéries **filamenteuses** démunies d'hétérocystes dont la croissance se fait par **division intercalaire** dans un seul plan (ordre des *Oscillatoriales*, famille: *Oscillatoriaceae*

- a. Trichome hélicoïdale: *Spirulina*.
- b. Trichome droit
 - 2.1. Cellules **mobiles** en forme de disques: *Oscillatoria*.
 - 2.2. Cellules **immobiles**: *Lyngbya*, *Phormidium*, *Pseudoanabaena*

Groupe 4: Cyanobactéries **filamenteuses** contenant des cellules différenciées appelées **hétérocystes**, division intercalaire (ordre des *Nostocales*, famille : *Nostocaceae*).

a. Reproduction par **fragmentation** du filament et germination des **akinètes**

a.1. Hétérocyste en position intercalaire ou terminale,

- Cellules **sphériques** ou **cylindriques** : *Anabaena*
- Cellules **discoïdes** ; *Nodularia*

a.2. Hétérocyste en position terminale : *Cylindrospermum*

b. **Reproduction par hormogonies et akinètes** : *Calothrix*, *Nostoc*, *Scytonema*

Groupe 5: Cyanobactéries **filamenteuses** à croissance intercalaire, différenciation cellulaire avec ramification, présence d'hétérocystes (ordre des *Stigonematales*, famille : *Stigonemataceae*
Reproduction par fragmentation du filament, akinètes et hormogonies : *Chlorogloeopsis*, *Stigonema*, *Fischerella*

V.1.1.2. Nouvelle classification

Phylum. Cyanobacteria

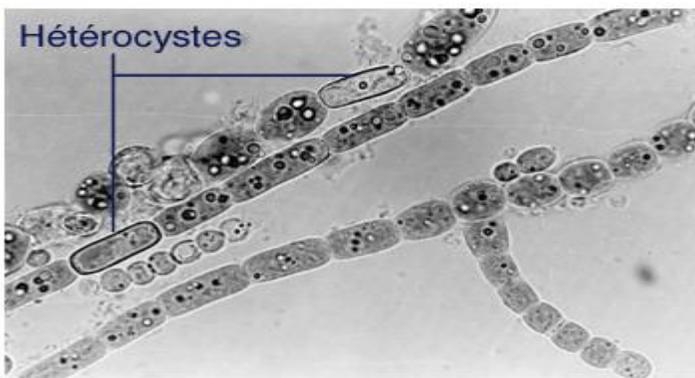
Classe I. Cyanobacteria

- **Sous-section I:** *Chamaesiphon*, *Chroococcus*, *Cyanobacterium*, *Cyanobium*, *Cyanothece*, *Dactylococcopsis*, *Gloeobacter*, *Gloeocapsa*, *Gleothece*, *Microcystis*, *Prochlorococcus*, *Prochloron*, *Synechococcus*, *Synechocystis*
- **Sous-section II.**
 - **Sous-groupe I:** *Cyanocystis*, *Dermocarpella*, *Stanieria*, *Xenococcus*
 - **Sous-groupe II:** *Chroococciopsis*, *Myxosarcina*, *Pleurocapsa*
- **Sous-section III:** *Arthrospira*, *Borzia*, *Crinalium*, *Geitlerinema*, *Leptolyngbya*, *Limnothrix*, *Lyngbya*, *Microcoleus*, *Oscillatoria*, *Planktothrix*, *Prochlorothrix*, *Pseudanabaena*, *Spirulina*, *Starria*, *Symploca*, *Trichodesmium*, *Tychonema*
- **Sous-section IV.**
 - **Sous-groupe I:** *Anabaena*, *Anabaenopsis*, *Aphanizomenon*, *Cyanospira*, *Cylindrospermopsis*, *Cylindrospermum*, *Nodularia*, *Nostoc*, *Scytonema*
 - **Sous-groupe II.** *Calothrix*, *Rivularia*, *Tolypothrix*
- **Sous-section V:** *Chlorogloeopsis*, *Fischerella*, *Geitleria*, *Iyengariella*, *Nostochopsis*, *Stigonema*

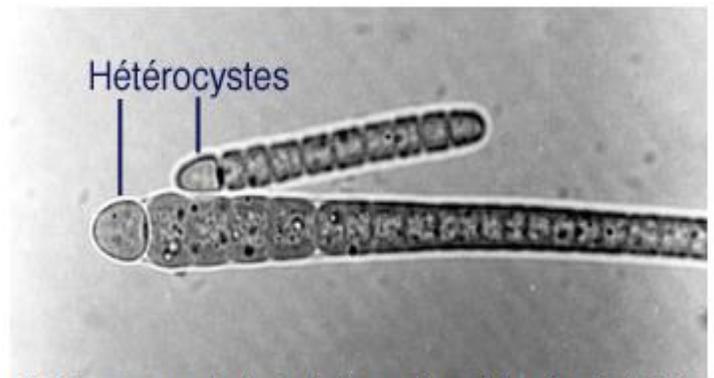
V.1.2. Structures cellulaires spécialisées

V.1.2.1. Hétérocystes

- Rencontrées chez certaines cyanobactéries dites hétérocystées ;
- Cellule à paroi épaisse et habituellement translucide ;
- Une forme arrondie, et sont habituellement répartie individuellement le long ou à la fin du filament ;
- En l'absence de composés azotés dans le milieu, certaines cellules se transforment en hétérocystes pour fixer l'azote atmosphérique (N_2) car elles représentent les sites majeurs de son assimilation, nitrogénase ;
- Présentent des connections intracellulaires avec les cellules végétatives adjacentes qui permettent l'échange de matériel entre ces cellules: produits de la photosynthèse et les produits de la fixation de N_2 ;
- Contenu bas en pigments phycobilines ;
- Dépourvu du photosystème II impliqué dans la production d'oxygène (Fig. 04).



Hétérocystes intercalaire rectangulaires chez *Fischrella*



Hétérocyste terminal unipolaire et triangulaire chez *Calothrix*

Figure 04: Hétérocystes

V.1.2.2. Akinètes

- Formes de survie chez les cellules végétatives ;
- Reconnues par leur taille, leur pigmentation intense, leur paroi cellulaire épaisse ainsi que la présence de nombreux granules cytoplasmiques ;
- Cellules différenciées morphologiquement semblables aux hétérocystes ;
- Peuvent être intercalaires comme chez *Anabaena* ou bien en position terminale comme chez *Cylindrospermum* (Fig. 05).

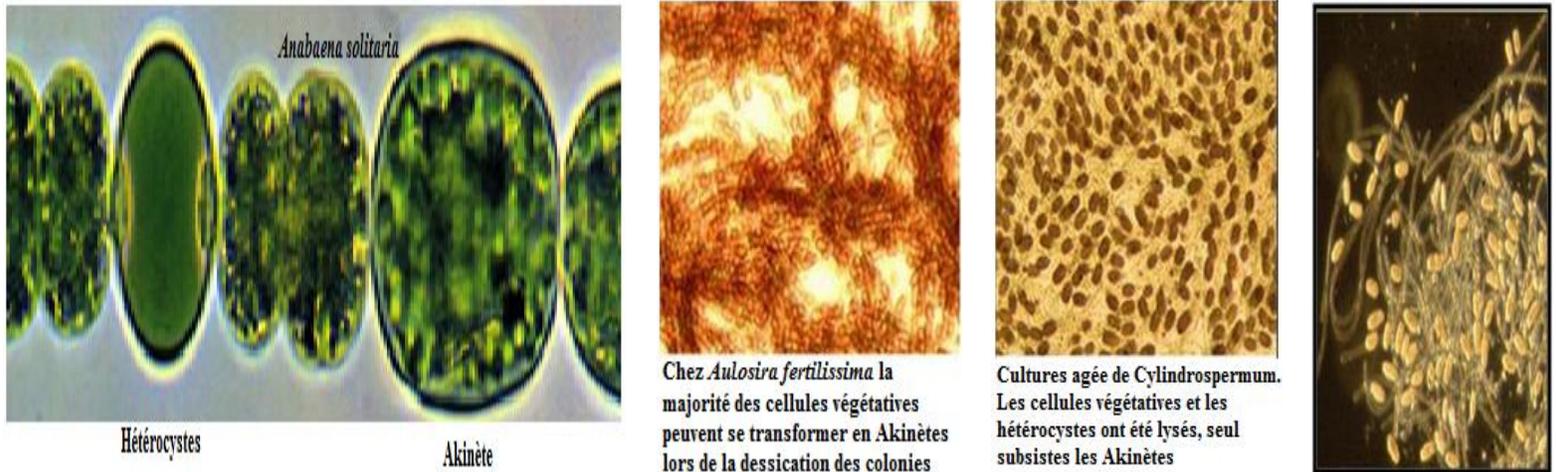


Figure 05: Akinètes (*Anabaena solitaria*)

V.1.2.3. Hormogonies

- Courtes sections de trichome (filament) formées suite aux ruptures de longs filaments ;
- Leur formation assure la multiplication ;
- Leur formation chez *Oscillatoria* entraîne nécessairement le sacrifice d'au moins une cellule puisque les cellules sont connectées par une couche de peptidoglycane qui est indivisible (Fig. 06).

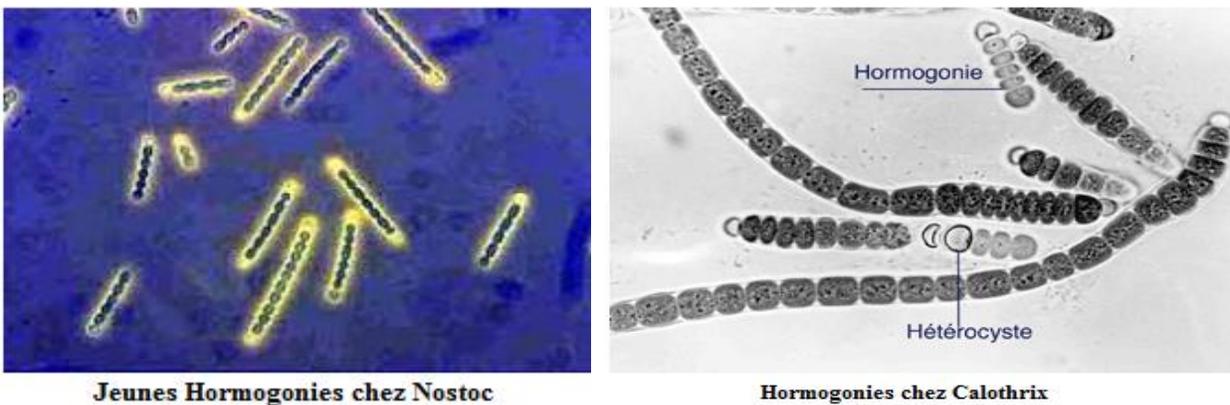


Figure 06: Hormogonies

V.1.2.4. Baeocytes

- Ce sont de petites cellules reproductrices rencontrées chez les cyanobactéries pleurocapsulées (s-grpe2) ;
- Formées suite à de multiples fissions dans une cellule considérablement élargie et qui est entourée par une couche fibreuse d'exopolysaccharide ;

- Chez *Dermocarpa*, par exemple, des divisions binaires conduisent à la formation de 4 à 1000 baeocytes (Fig. 07).

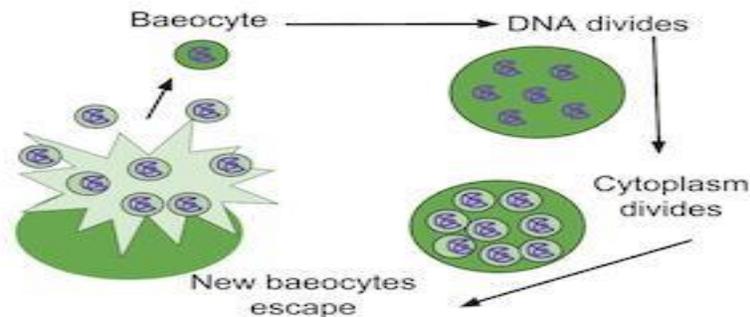


Figure 07: Production des Baeocytes

V.1.3. Caractères généraux

V.1.3.1. Structures et composition cellulaire

Elles sont différentes des autres organismes procaryotes par la composition en *acides gras*. Les autres bactéries contiennent toujours des AG saturés et monoinsaturés, alors que les cyanobactéries contiennent fréquemment des AG insaturés avec 2 ou plusieurs doubles liaisons (polyinsaturés).

Beaucoup de cyanobactéries excrètent des enveloppes mucilagineuses ou des gaines qui lient ensemble des groupes de cellules ou de filaments.

L'**appareil photosynthétique** se trouve dans les **thylakoïdes** regroupés sous forme de membranes multilamellaires situées à la périphérie de la membrane cytoplasmique mais dans certains cas peuvent se prolonger dans l'espace protoplasmique. La membrane des thylakoïdes contient de la **chlorophylle a**, du **β-carotène** et des oxo-caroténoïdes tels que le myxoscanthophylle, l'échinone, et la zéaxanthine.

Les thylakoïdes comportent des disques appelés **phycobilisomes** (ou **phycobiliprotéines**) qui contiennent: le phycocyanine (Pc75 %), l'allophycocyanine (APc12%), la phycoerythrine (Pe), quelques peptides incolores (12 %), de protéines et de phycobilines.

Les **phycobilines** (phycocyanobiline et phycoerythroiline) sont des pigments accessoires de la photosynthèse (photosystème II). Les phycocyanobilines sont bleues et absorbent la lumière

dans les longueurs d'onde max entre 625-630 nm. L'association de la phycocyanobiline et de la chlorophylle a est responsable de la couleur bleue-verte des cyanobactéries. Par ailleurs certaines cyanobactéries possèdent de la phycoérythrobiline et de phycobiline rouge et absorbent de la lumière à des longueurs d'onde variant entre 570 et 580 nm, les bactéries possédant ces pigments sont colorées en rouge ou brun.

V.1.3.2. Inclusions cytoplasmiques

Toutes les cyanobactéries sont apparemment capables d'accumuler les polysaccharides sous forme de **granules de glycogène** et les phosphates sous forme de **granules de polyphosphates (volutine ou granules métachromatiques)**. Cette dernières peuvent contenir jusqu'à 500 molécules d'orthophosphate (HPO₃)_n et représentent environ 50% du phosphate total.

Les **granules de cyanophycine** présentent chez plusieurs cyanobactéries. Cette structure est un polymère d'acides aspartique et d'arginine. Il peut constituer jusqu'à 20% de la masse cellulaire. Il apparaît que ce copolymère représente une forme de stockage de l'azote chez les cyanobactéries pourvues d'hétérocystes. Ce dernier sera dégradé et utilisé dès que l'environnement sera déficient en azote.

Les **phycobiliprotéines** constituent environ 10% de la masse cellulaire, et de la même manière servent de matériel de stockage de l'azote. Ces derniers seront dégradés dès qu'il y a carence d'azote dans l'environnement.

De nombreuses espèces qui se développent dans l'eau sont pourvues **de vacuole à gaz** (une série de chambres ou vésicules à gaz) entourées d'une paroi protéique, imperméable à l'air mais non à l'eau. Ces structures apparaissent en absence de lumière. Ces vacuoles fournissent à la cellule la flottabilité requise pour se déplacer vers un milieu favorable (le nombre des vacuoles détermine la profondeur des Cyanobactéries).

Les **carboxysomes** se rencontrent chez la plupart des cyanobactéries. Ce sont des corps polyédriques qui contiennent une faible quantité d'ADN et une enzyme la ribulose-1.5-di-P carboxylase (Fig. 08).

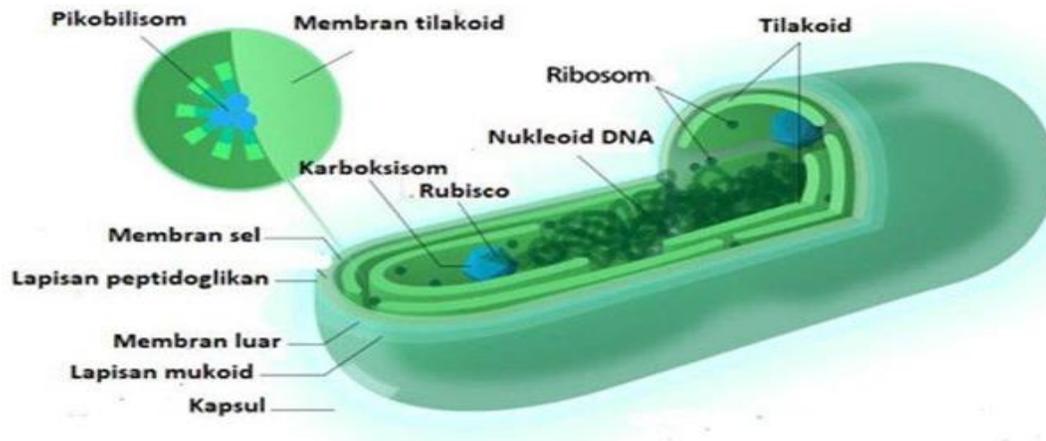


Figure 08: Composition d'une cellule de Cyanobactérie

V.1.3.3. Mobilité

Les cyanobactéries vivent à l'état isolé ou en colonies. Beaucoup d'elles, mais en aucun cas toutes, développent une mobilité par glissement (absence totale des flagelles) ou grâce à leur vacuole à gaz. La vitesse de glissement est de $10\mu\text{m/s}$ et n'est pas observable au Microscope. Le glissement a lieu quand une cellule entre en contact avec une surface solide ou bien avec une autre cellule ou un filament. Chez quelques cyanobactéries le glissement n'est pas un simple mouvement de translation, mais il est accompagné par des mouvements de rotation, de revirement et de flexion ou de torsion du filament.

La plupart des formes glissantes réagissent par un mouvement dirigé en réponse à la lumière (**PHOTOTAXIE**). De même, elles réagissent positivement ou négativement aux substances chimiques respectivement lorsqu'elles sont attractives ou répulsives (**CHIMIOTAXIE**)

V.1.3.4. Physiologie

Nutrition simple et pas d'exigence particulière en vitamines. La source d'azote est représentée par les ions NH_4^+ et les ions NO_3^- . Il existe également des espèces qui assimilent l'azote atmosphérique (N_2).

La plupart des espèces testées sont des **phototrophes strictes**, incapables de se développer à l'obscurité en présence de composés organiques.

Quelques cyanobactéries peuvent assimiler des composés organiques simples tel que: glucose, acétate, acide aminé en présence de lumière. Cependant certaines espèces, spécialement

les formes filamenteuses peuvent se développer en absence de lumière en utilisant du glucose ou d'autres sucres comme source de carbone et d'énergie.

Manifestement elles sont incapables de produire de l'ATP par oxydation des composés organiques, mais si l'ATP est fournie par la photophosphorylation, les composés organiques peuvent être utilisés comme source de carbone.

Certaines Cyanobactéries sont responsables de la production d'odeurs et de goût de terre moisi dans les eaux douces, le composé produit est la géosmine (Trans1,10 diméthyl trans 9 décalol).

V.1.3.5. Écologie et distribution

Les Cyanobactéries sont, avec les bactéries, les êtres les plus anciens (environ deux milliards d'années). À cette ancienneté géologique s'ajoute une extrême plasticité écologique qui fait que les Cyanobactéries se rencontrent en tout lieu et en tout pays : les neiges, les glaces des pôles et des montagnes, les eaux thermales les plus chaudes, les sables des déserts, les mers comme en eau douce, les lagunes sursalées, les marais salants. Elles peuvent perforer les coquilles calcaires, carier les rochers (galets sculptés du lac d'Annecy) ou, au contraire, édifier des tufs. Les Cyanobactéries peuvent vivre dans les eaux polluées ou les vases riches en hydrogène sulfuré.

Certaines espèces des Cyanobactéries est un excellent indicateur biologique qui apparaît et forme des fleurs d'eau de couleur rouge, très spectaculaires, dans les lacs alpins en voie de pollution. Aussi, quelques d'autres sont confinées aux régions chaudes du globe (Fig. 09).



Figure 09: *Oscillatoria* sp; fleurs d'eau de couleur rouge

Les cyanophycées sont un élément important du phytoplancton et certains étangs piscicoles leur doivent leur rendement exceptionnel en poissons. Par contre, certaines espèces donnent un goût et une odeur de vase aux poissons qui les consomment. Elles sont plus tolérantes aux environnements extrêmes que les algues eucaryotes.

Le pourcentage en G+C d'une variété de cyanobactéries de formes unicellulaires varie entre 35-71% (les membres de groupe ont de faibles interrelations). Alors que celui des hétérocystes varie entre 39-47%.

Les cyanobactéries sont probablement les premiers organismes photosynthétiques dégageant de l'oxygène et sont responsables de la transformation de l'atmosphère initiale anaérobie en atmosphère aérobie. Certaines espèces de cyanobactéries en symbiose.

a. *Nostoc* vit

- Dans les lichens *Peltigera*
- Dans les racines de *Cycas* et *Gunnera*

b. *Anabaena azollae* croit dans les cavités des feuilles d'une plante tropicale *Azolla*

V.1.3.6. Production de toxines

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 héptotoxines ou le système nerveux : les neurotoxines ou peuvent irriter la peau.

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.