

Les cyanobactéries des lichens

Jean-Pierre GAVÉRIAUX
jp.gaveriaux@numericable.fr
62800 - LIÉVIN

En hommage à Robert Engler (1936-1917), résumé de la conférence faite à Fontainebleau (station d'écologie forestière) le vendredi 26 février 2016 dans le cadre du quarantième anniversaire de l'AFL.

Si dans la plupart des lichens on trouve des algues¹ comme photosymbiote primaire, les cyanobactéries sont parfois associées comme photosymbiote secondaire et même, dans certains cas, elles constituent le photosymbiote primaire. Ces lichens à cyanobactéries forment le groupe des **cyanolichens**, ce terme étant dépourvu de toute signification systématique.

Les cyanobactéries, présentes dans environ 10 % des champignons lichénisés, contribuent à constituer un groupe non négligeable avec lequel nous allons faire plus ample connaissance en essayant de ne pas entrer dans le dédale compliqué des mécanismes biologiques.

Les cyanobactéries sont apparues assez tôt dans l'histoire de notre planète (entre -3 et -2,5 milliards d'années) ; elles ont joué un rôle prédominant dans l'évolution de la biosphère. En cassant les molécules d'eau formée d'hydrogène et d'oxygène (formule chimique H₂O), elles ont permis l'apparition d'**oxygène libre**, d'abord bloqué dans les milieux aquatiques pour oxyder certains minéraux (en particulier le fer) puis libéré dans l'atmosphère qui progressivement va s'enrichir en dioxygène². Ce nouvel arrivant va bouleverser les équilibres biologiques en permettant le passage d'une atmosphère sans dioxygène à une atmosphère avec dioxygène.

Ce changement va provoquer des extinctions massives chez les bactéries qui ne supportent pas le dioxygène (bactéries anaérobies) et permettre une évolution avec la formation d'espèces nouvelles capables d'utiliser ce dioxygène pour produire leur énergie grâce au mécanisme de la **respiration** (bactéries aérobies).

Lorsque la teneur en dioxygène atmosphérique a été suffisante, il s'est formé une couche protectrice d'ozone (O₃) qui, en arrêtant les rayons UV mutagènes, permit, il y a environ 400 millions d'années, l'apparition d'espèces capables de passer à la conquête des continents avec des formes plus évoluées, algues, plantes puis animaux (cette grande révolution dans l'histoire de la Terre est appelée la **sortie des eaux**).

Les cyanobactéries, dotées de chlorophylle étaient autrefois classés dans les algues, sous le nom d'**algues bleues** ou cyanophycées. Ce n'est qu'au milieu du siècle dernier, avec l'arrivée de moyens d'observation plus sophistiqués comme le microscope électronique que leur structure procaryotique (absence de noyau et de membrane intracellulaire) est reconnue. Il fut alors nécessaire de les retirer des eucaryotes pour les placer dans les procaryotes, loin des algues, et le terme de Cyanophycées fut rejeté et remplacé par celui de **cyanobactéries**.

¹ Algues vertes appartenant principalement aux genres *Trebouxia* et *Trentepohlia*

² La molécule couramment appelée oxygène est du point de vue chimique un assemblage de deux atomes d'oxygène ; le nom que l'on devrait actuellement utiliser pour respecter la nomenclature chimique est celui de dioxygène (O₂).

La cyanobactérie capable de photosynthèse avec libération d'oxygène

La cellule végétative³ de la cyanobactérie est limitée par une **membrane plasmique**, doublée vers l'extérieur d'une **paroi**, elle-même entourée d'une **matrice plus ou moins mucilagineuse**. Comme chez tous les procaryotes, elle est dépourvue de noyau, ses molécules d'ADN ne sont pas enfermées dans une enveloppe nucléaire, elles sont libres dans le **centroplasma** (partie centrale du cytoplasme) ; l'information génétique est portée par un grand **chromosome** accompagné de quelques petits chromosomes circulaires, les **plasmides**. Cette information est transmise aux **ribosomes** qui élaborent les protéines spécifiques en respectant les ordres de montage imposés par l'ADN.

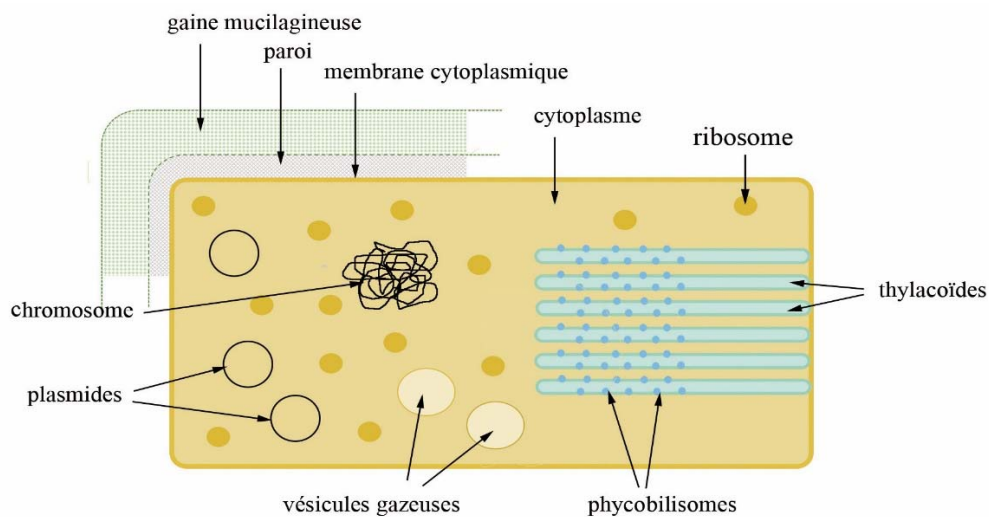


Fig. 1. Organisation générale (simplifiée) d'une cyanobactérie (schéma J.-P. Gavériaux)

Dans la partie périphérique du cytoplasme (**périplasma**) se trouvent de nombreux sacs empilés, les **thylacoïdes** ; ils sont près de la membrane plasmique dont ils sont issus par invagination, parfois encore en relation avec elle. Dans ces sacs sont localisés des pigments, la **chlorophylle a**, le **carotène**, les **caroténoïdes** et, sur leur surface, les **phycobilisomes** contenant des **phycoérythrine**s rouges, des **allocyanines** et **phycocyanines** de teinte bleue (d'où le nom d'algues bleues autrefois attribué à ces organismes).

C'est au niveau de ces pigments que se produit la **photolyse de l'eau**, cassure de la molécule d'eau en hydrogène et oxygène sous l'action de l'énergie solaire. L'hydrogène est conservé, par contre l'oxygène est rejeté. Cette photolyse s'accompagne d'un dégagement d'énergie qui va être récupérée.

Tous ces pigments sont des structures de **photoconversion**⁴ permettant de transformer l'énergie lumineuse en molécules énergétiques (**ATP**), équivalent de piles rechargeables, qui seront ensuite utilisées pour construire les nouvelles molécules organiques indispensables au fonctionnement et à la reproduction de ces organismes.

Cette première phase de la photosynthèse, qui transforme l'énergie solaire en ATP (avec production d'hydrogène) est appelée **phase claire**.

Dans une seconde phase, la **phase sombre**, la lumière n'intervenant plus, le CO₂ dissous dans l'enveloppe mucilagineuse sera incorporé aux transporteurs de l'hydrogène précédemment libéré

³ Cellule qui assure l'entretien et la croissance des organismes, sans être concernée par les phénomènes de reproduction.

⁴ Dans les cellules végétatives deux systèmes de photoconversion interviennent, le PS1 et le PS2 et la production d'énergie s'accompagnant d'un rejet d'oxygène (avec inhibition de la nitrogénase). Lorsque le PS1 est seul à fonctionner il y a toujours production d'énergie mais sans rejet d'oxygène, la nitrogénase peut alors fonctionner.

pour fabriquer des molécules de glucose ($C_6H_{12}O_6$) qui seront assemblées pour constituer des réserves biochimiquement semblables au glycogène ($(C_6H_{12}O_6)_n$).

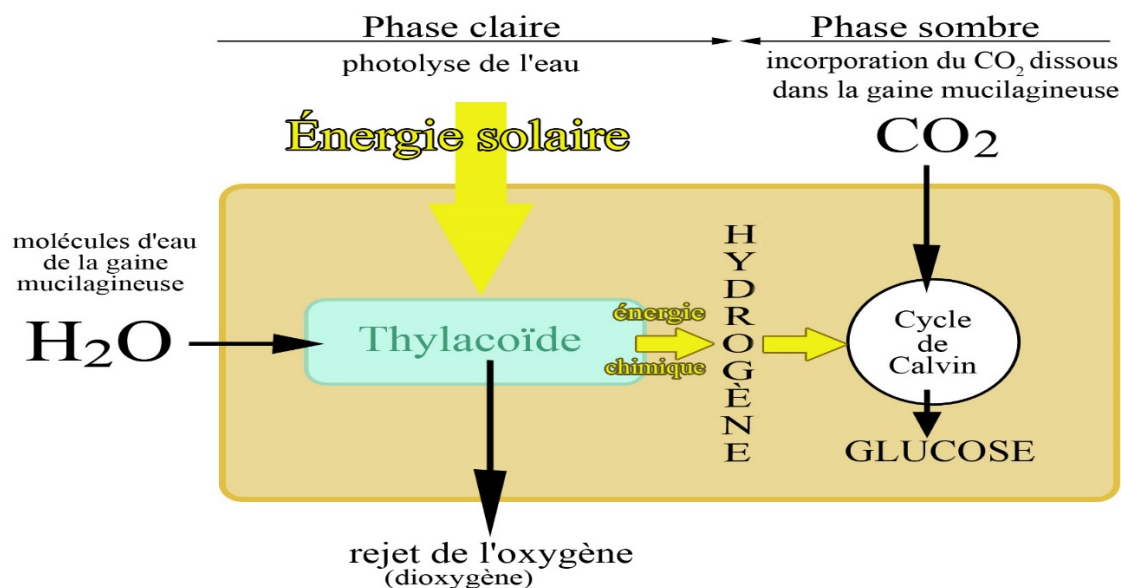


Fig. 2. Schématisation de la photosynthèse avec libération d'oxygène en phase aqueuse (schéma J.-P. Gavériaux)

Chez les cyanobactéries aquatiques libres (non impliquées dans une symbiose), le cytoplasme renferme de nombreuses vacuoles à gaz qui, \pm remplies, permettent aux cellules de se positionner à une profondeur permettant l'optimum de fonctionnement de la photoconversion.

Remarques

1. La photosynthèse existait déjà avant l'apparition des cyanobactéries mais le substrat utilisé pour obtenir de l'hydrogène n'était pas l'eau mais l'hydrogène sulfureux (H_2S), cette photosynthèse ne libérant pas d'oxygène a été appelée photosynthèse anaérobie, elle est à l'origine des grandes concentrations de soufre.
2. L'élévation relativement explosive du taux d'oxygène sur la Terre peut s'expliquer par la conjugaison de trois facteurs : l'efficacité redoutable de la photosynthèse aérobie qui permet une conversion importante de l'énergie lumineuse, l'emploi de l'eau comme source d'hydrogène, substance inépuisable et disponible partout, le rejet de toxines dans le milieu qui ont très certainement contribué à la forte régression des bactéries anaérobies.

Les cyanobactéries sont donc des **phototrophes**, elles utilisent la lumière solaire comme source d'énergie et le CO_2 comme source de carbone. Elles sont les seuls procaryotes fonctionnant par photosynthèse aérobie en utilisant l'eau pour obtenir leur hydrogène (comme les plantes chlorophylliennes). Elles sont **autotrophes vis-à-vis du carbone**.

L'hétérocyste et la fixation de l'azote atmosphérique (en absence d'azote minéral)

Les molécules qui constituent les êtres vivants sont formées de 4 atomes principaux, le carbone (C), l'hydrogène (H), l'oxygène (O) et l'azote (N). L'eau (H_2O) et le gaz carbonique (CO_2) fournissent C, H et O. Pour l'azote le cycle d'approvisionnement pour arriver à l'azote organique est plus compliqué.

Les plantes vertes transforment l'azote minéral (les nitrates du sol) en azote organique ; les animaux transforment de l'azote organique (protéines de la viande par exemple) en une autre forme d'azote organique utilisable par leur organisme.

Comme les végétaux, les cyanobactéries utilisent également l'azote minéral lorsque celui-ci est présent dans le substrat mais, quand il fait défaut ou lorsqu'il y a un déficit en azote minéral, elles ont trouvé un mécanisme particulièrement astucieux ; elles utilisent l'azote, qu'elles

prélèvent directement dans l'atmosphère, sous forme gazeuse, pour le transformer en azote organique. On dit que les cyanobactéries sont capables de réaliser la **fixation de l'azote**. Elles sont ainsi **autotrophes vis-à-vis de l'azote**.

Cette fixation de l'azote est réalisée dans des cellules spécialisées, généralement un peu plus grandes que les cellules végétatives, les **hétérocystes**, grâce à une enzyme particulière, la **nitrogénase**. Ce complexe enzymatique est toutefois irréversiblement inhibé par l'oxygène, la nitrogénase ne fonctionnant qu'en anaérobiose ; la cellule élabore une épaisse paroi protectrice qui évite tout contact avec l'oxygène de l'air ou l'oxygène produit par l'activité photosynthétique de la cyanobactérie. La nitrogénase est également inhibée par les sources d'azote comme les nitrates ou les ions ammonium.

Les cyanobactéries possédant des hétérocystes sont qualifiées de **cyanobactéries hétérocystées** par opposition aux formes qui en sont dépourvues (cyanobactéries homocystées).

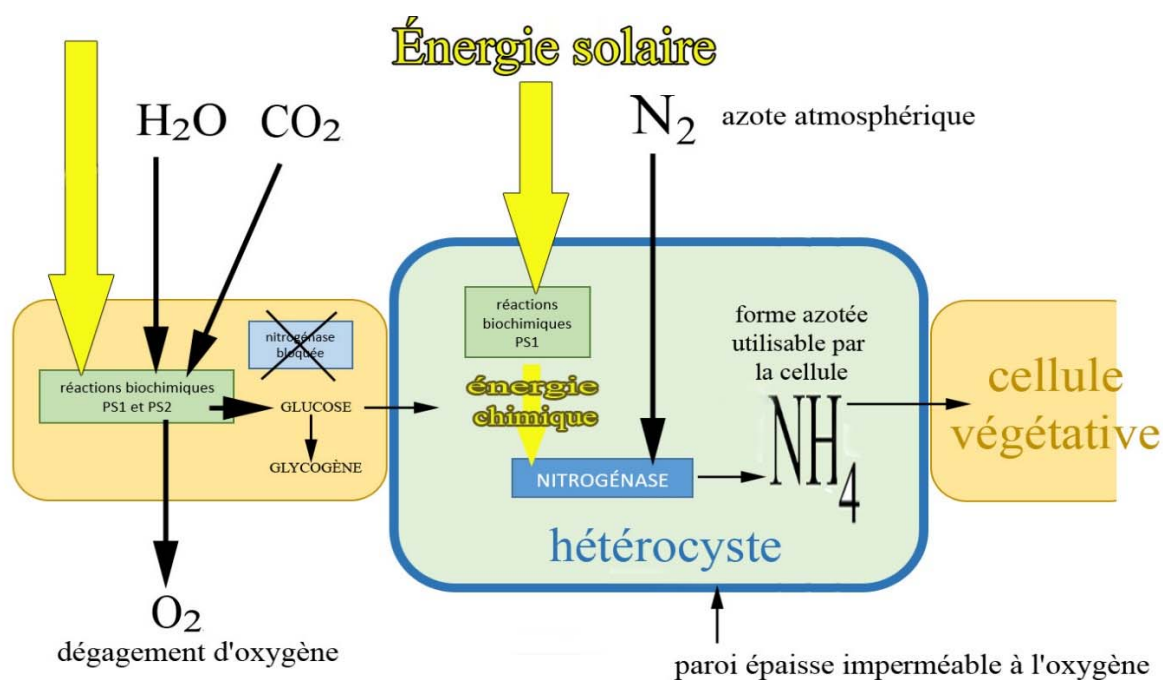


Fig. 3. Schématisation simplifiée du fonctionnement de l'hétérocyste (schéma JPGavériaux)

Remarques : Outre les hétérocystes différenciés pour créer une voie métabolique particulière, les cyanobactéries peuvent différencier d'autres cellules liées cette fois à leur cycle de reproduction.

Les cyanobactéries n'ont pas de reproduction sexuée (bien que quelques échanges de matériel génétique aient été soupçonnés) mais se reproduisent uniquement par scissiparité (la mitose n'existant que chez les eucaryotes).

- Les **akinètes** (ou spores immobiles parce qu'elles sont dépourvues de flagelle) sont des cellules à paroi épaisse, remplies de grains de glycogène, élaborées par les cyanobactéries hétérocystées. Ces formes de résistance permettront à nouveau la dissémination de l'espèce lorsque les conditions redeviendront favorables. Les akinètes sont généralement situés près des hétérocystes.

- Les **hormogonies** sont des petits groupes de cellules qui se détachent des filaments pour assurer la multiplication végétative des espèces.

- Les **nécriides** sont des cellules sénescents, moins résistantes, dans lesquelles les trichomes⁵ peuvent se séparer, chaque partie redonnant un nouveau filament. Elles sont souvent localisées au voisinage des hétérocystes.

Les spécialistes estiment qu'il y a 7500 espèces de cyanobactéries réparties dans 150 genres ; 7300 espèces sont impliquées dans des associations symbiotiques avec des plantes, des éponges,

⁵ Chez les cyanobactéries filamenteuses le **trichome** est une file de cellules, le **filament** désigne le trichome accompagné de sa gaine ou matrice mucilagineuse. La **matrice mucilagineuse** peut réunir de nombreux filaments et former des colonies de forme et de taille variables.

des amibes, des protozoaires et des champignons ; 200 sont libres et capables de vivre dans tous les milieux où elles sont parfois la cause des problèmes dus à la production de cyanotoxines, à l'eutrophisation, à l'anoxie, à l'obstruction des filtres...

Depuis quelques années, nous récoltons des cyanolichens et nous essayons de comprendre leur structure microscopique parfois déroutante lorsque l'on débute en lichénologie. Très vite nous avons constaté l'importance du genre *Nostoc*, à l'intérieur mais aussi à l'extérieur des thalles ; puis progressivement, au fil des ans, nous avons trouvé d'autres genres et il nous a semblé qu'un petit récapitulatif des principales caractéristiques (essentiellement morphologiques) des cyanobactéries trouvées dans nos récoltes pourrait être utile aux lichénologues.

Principaux genres de cyanobactéries impliqués dans la symbiose lichénique

Nostoc

C'est généralement après une forte pluie que se produit notre première rencontre avec les *Nostoc*. Ils existent à l'état libre et sont très répandus. En période de sécheresse, on ne les voit pas, ils sont déshydratés et survivent sous formes d'akinètes, des formes de résistance dont les cellules riches en réserves ont des parois épaisses. Dès que l'eau est présente, en un laps de temps très court, ils se réhydratent, redeviennent turgescents, les cellules des trichomes se séparent au niveau des hétérocystes, donnent des hormogonies et rapidement ils deviennent visibles ; ils couvrent parfois des grandes surfaces dans les landes au niveau des tonsures où peu de plantes se développent.



Fig. 4. *Nostoc* libres sur un sol après une pluie (crachats de sorcières ou crachats de lune)

Image 1 : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Nostoc>

Image 2 : <https://www.lestaxinomes.org/media/1262>

Image 3 : http://www.photomacrography1.net/images/IMG_2923a.jpg

Les *Nostoc* sont des **espèces pionnières**, capables de vivre dans des milieux pauvres en éléments biogènes et pratiquement dépourvus de végétation. Avec des bactéries et de nombreux autres micro-organismes, ils forment les croûtes biologiques qui assurent l'une des protections les plus efficaces contre l'érosion. Après leur mort, les restes de ces *Nostoc* sont décomposés, ce qui apporte de l'azote dans le sol et participe à la formation de l'humus qui permettra ensuite l'installation des plantes.

Le genre *Nostoc* (ordre des *Nostocales*) est celui qui est le plus couramment rencontré chez les cyanolichens. Le plus souvent, les cellules d'environ 6 µm de diamètre sont disposées en chaînes filamenteuses (trichomes entourés d'une paroi) enveloppées dans une matrice mucilagineuse. Les modalités d'agencement des *Nostoc* dans la structure des thalles sont très diverses. Quelques exemples empruntés à l'ordre des *Peltigerales* seront envisagés.



Fig. 5. Structure homéomère chez *Enchylium tenax* à gauche, *Leptogium cyanescens* (à droite)

- Chez *Enchylium tenax*, *Leptogium cyanescens*, *Leptogium saturninum*... (*Collemataceae*), les *Nostoc*, unique photosymbiote, sont répartis de façon homogène dans la médulle du thalle entre les faces supérieure et inférieure, celles-ci étant munies de cortex chez les *Leptogium* mais dépourvues de cortex chez les *Enchylium*. Cette disposition, qui ne se rencontre que chez certains cyanolichens, est appelée **structure homéomère**.

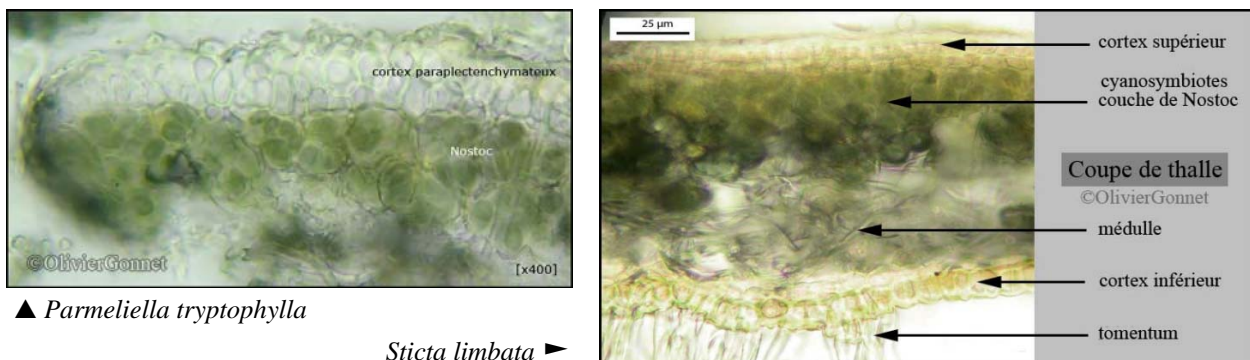


Fig. 6. Structure hétéromère : les *Nostoc* sont regroupés sous le cortex supérieur.

- Chez les *Sticta* (*Lobariaceae*), *Parmeliella* (*Pannariaceae*), *Peltigera* (*Peltigeraceae*)... les *Nostoc* sont regroupés pour former une couche bien individualisée entre le cortex supérieur et la médulle. Sur une coupe transversale, on distingue une disposition dorsi-ventrale présentant plusieurs couches :

- le **cortex** supérieur compact formé par les hyphes jointives (constituant un paraplectenchyme) du mycosymbiote,
- la couche cyanobactériale assimilatrice constituée par les cellules du cyanosymbiote,
- la médulle peu compacte, formée d'hyphes plus lâches,
- le cortex inférieur formé d'hyphes très denses (formant un paraplectenchyme) donnant parfois naissance à des poils dont l'ensemble forme un tomentum (ex. chez les *Sticta*) ou à des rhizines (chez les *Peltigera*).

Cette disposition appelée **structure hétéromère** est très courante chez les chlorolichens foliacés.

- La séparation entre ces deux types de structures (homéomère et hétéromère) n'est pas toujours nette et chez certaines *Collemataceae* comme *Leptogium hildenbrandii*, les *Nostoc* ont tendance

à se regrouper, ils sont beaucoup plus nombreux sous le cortex alors qu'ils restent dispersés dans la médulle. On parle dans ce cas de structure **homéomère avec début d'hétéromérisation**.

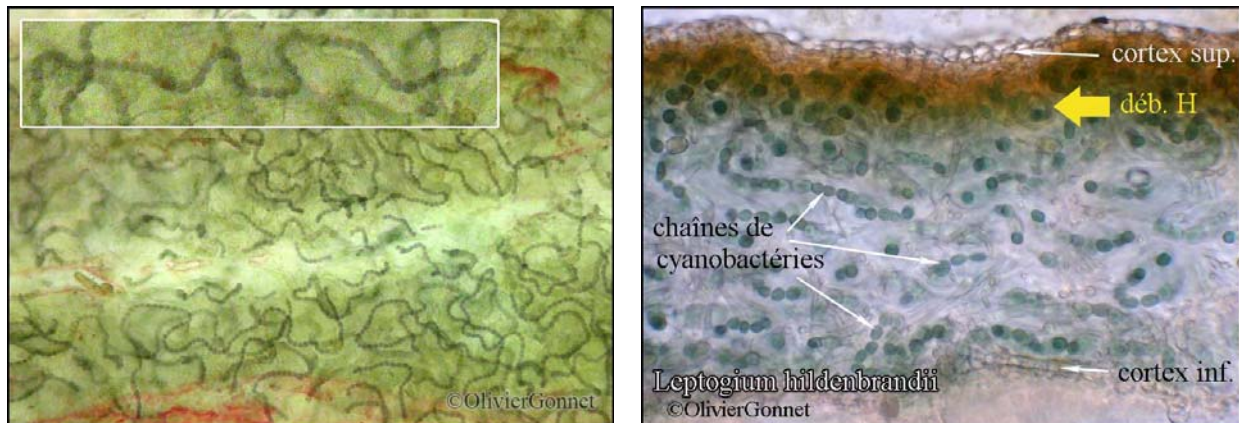


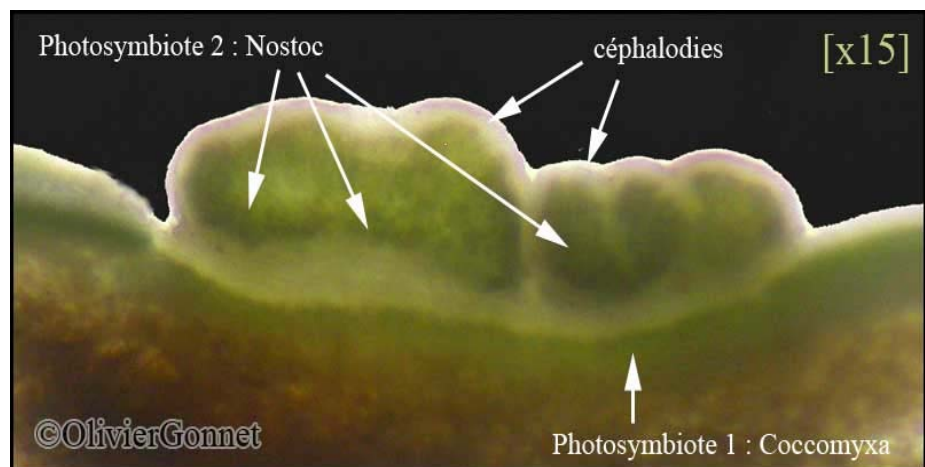
Fig. 7. *Leptogium saturninum* (à gauche), *Leptogium hildenbrandii* (à droite). Dans la partie centrale de la médulle la concentration en *Nostoc* est plus faible, ceux-ci ont tendance à se grouper sous le cortex.

- Chez de nombreux cyanolichens (*Peltigera*, *Ricasolia*, *Solorina*, *Stereocaulon*...), le photosymbiote principal est une algue verte (photosymbiote primaire) ; les cyanobactéries, ici les *Nostoc* qualifiés dans ce cas de **photosymbiote secondaire**, sont regroupées dans des structures spécifiques, nommées **céphalodies**.

Ces formations peuvent être situées à l'intérieur des thalles (**céphalodies internes**) ou se présenter sous forme d'excroissance ou de verrue à la surface du thalle (**céphalodies externes**).



Fig. 8. Chez *Peltigera leucophlebia* le photosymbiote primaire est une algue verte (genre *Coccomyxa*), les chaînettes de *Nostoc*, photosymbiote secondaire, étant localisées dans des céphalodies externes situées sur la face supérieure des thalles.



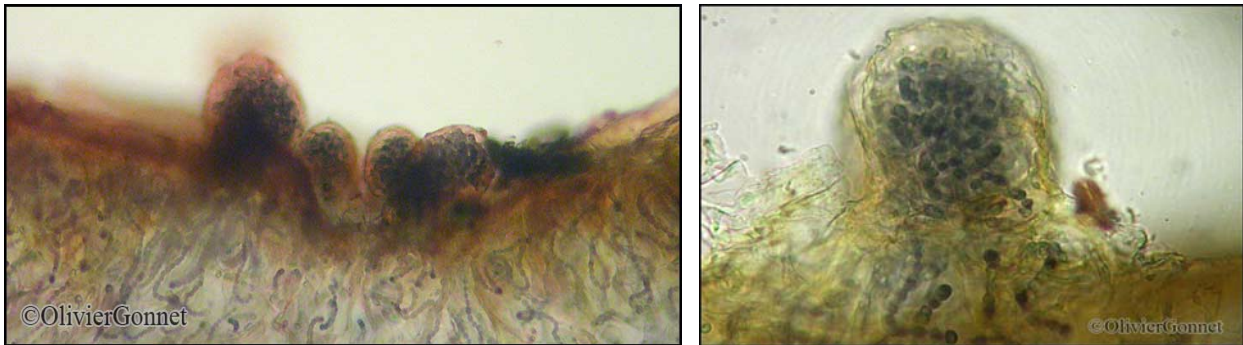


Fig. 9. Isidies de *Scytinium teretiusculum* dans lesquelles on trouve les chaînes de *Nostoc*



Fig. 10. Chez *Peltigera venosa*, les *Nostoc* sont localisés dans des céphalodies externes situées sur les veines de la face inférieure des thalles ; elles ne sont visibles qu'avec une petite loupe (x10).

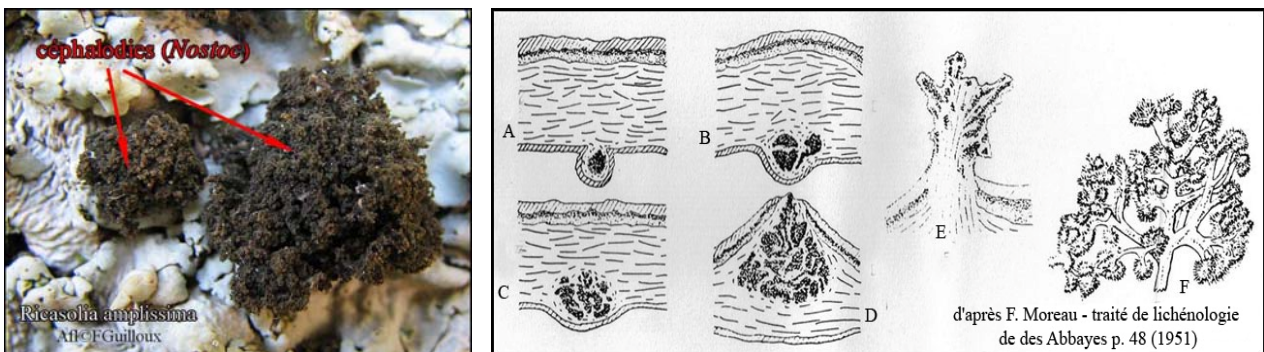


Fig. 11. Chez *Ricassolia amplissima* la céphalodie prend naissance à la face inférieure du thalle puis elle s'intériorise et finalement fait saillie à la face supérieure.

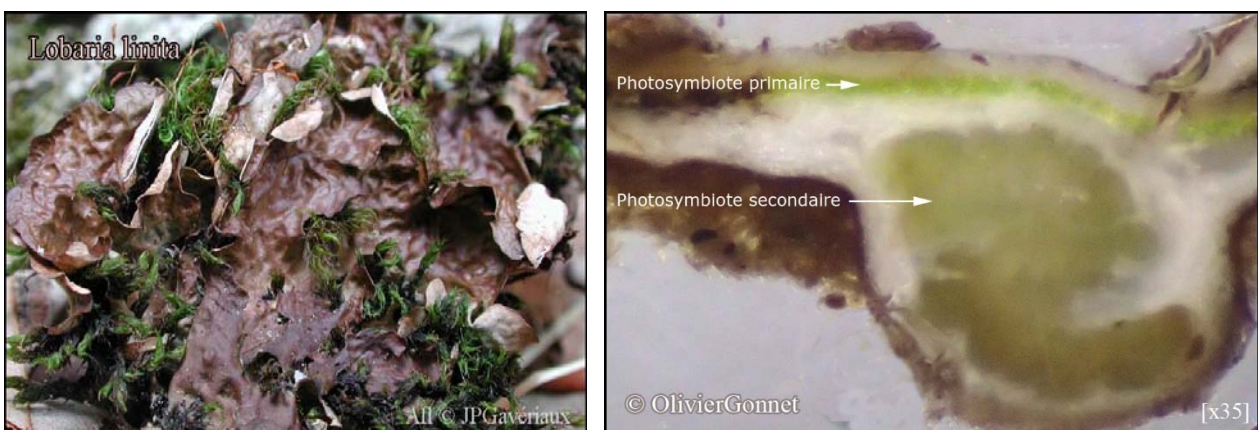


Fig. 12. Chez *Lobaria linita* (*Lobariaceae*) les *Nostoc* sont regroupés dans des céphalodies internes.

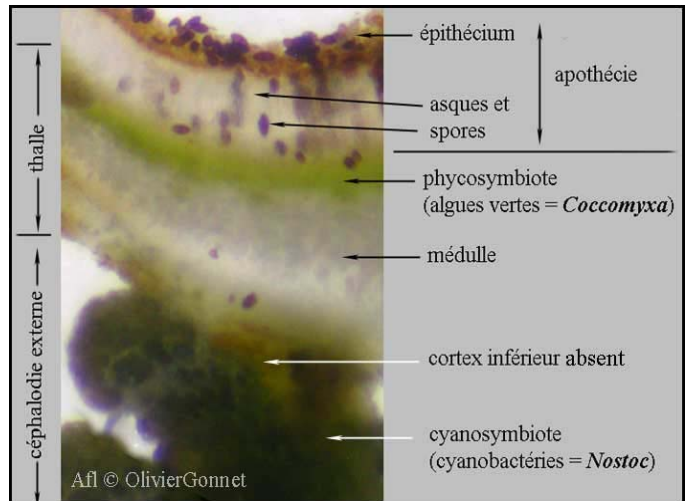
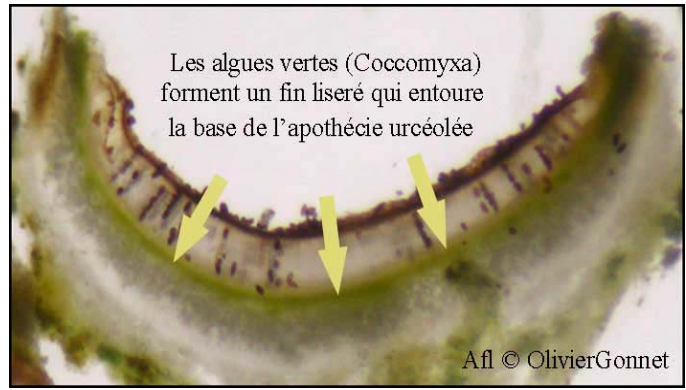
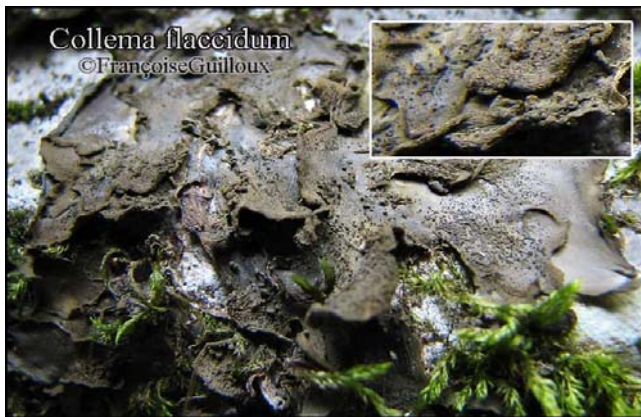


Fig. 13. Céphalodie externe située sur la face inférieure du thalle, directement en relation avec la médulle, le cortex inférieur faisant défaut.
Ex. chez *Solorina spongiosa* (*Peltigeraceae*)



Collema flaccidum



Enchylium tenax



Lathagrium auriforme



Peltigera extenuata



Solorina crocea

Solorina saccata

Fig. 14. Quelques exemples de lichens contenant des cyanobactéries du genre *Nostoc*

Chroococcus

Les cellules de grande taille (diamètre compris entre 20 et 40 μm) sont globuleuses. Elles n'ont pas d'hétérocystes et se reproduisent par scissiparité, le plan de la deuxième division étant perpendiculaire au plan de la première, ce qui conduit à des groupes de 2 ou 4 cellules entourées d'une matrice mucilagineuse \pm lamellaire qui en assure la cohésion. Lorsque l'assemblage essaie de faire une troisième division pour passer à plus de 4 cellules, la gaine casse et l'ensemble se désagrège. Ce genre est ici simplement cité pour mémoire, nous n'avons pas encore trouvé de cyanolichens contenant le genre *Chroococcus* lors de nos prospections sur le terrain.

Gloeocapsa (le genre *Xanthocapsa* est actuellement inclus dans le genre *Gloeocapsa*)

Les *Gloeocapsa* (*Chlorococcales*, *Microcystaceae*) sont des cyanobactéries chroococcoïdes (ayant l'allure des *Chroococcus* précédents), elles sont également globuleuses et groupées grâce à des matrices mucilagineuses emboîtées.



Fig. 15. *Anema nummularium*

Synalissa ramulosa

Thyrea confusa

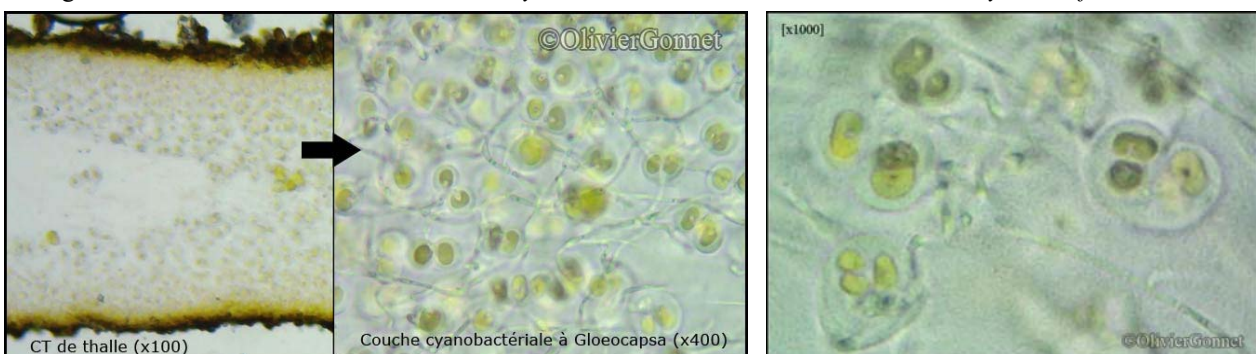


Fig. 16. CT de thalle de *Thyrea confusa* : groupes de cellules de *Gloeocapsa* enveloppées dans la matrice mucilagineuse.

Elles sont également dépourvues d'hétérocystes et présentent deux différences importantes avec les *Chroococcus* : les cellules sont plus petites, de 3 à 10 µm de diamètre, les divisions binaires ne se limitant pas à deux, l'assemblage peut atteindre plus de 4 cellules et enfin, dans certains cas, les enveloppes mucilagineuses sont colorées de brun (par ex. chez *Anema*, *Lichinella*, *Psorotichia*, *Thyrea*), de rouge violacé (par ex. chez *Pyrenopsis*, *Synalissa ramulosa*) ou de bleu violacé (chez *Synalissa violacea*), couleurs uniquement visible sur un montage réalisé dans l'eau.



Nous n'avons pas de photo de cette cyanobactérie qui est le photosymbiote de lichens appartenant à quelques genres rarement rencontrés : *Phylliscum*, *Pyrenopsidium*...

Fig. 17. *Phylliscum demangeonii* (*Lichinaceae*) dont il existe une station en Lozère (donnée de Roux et coll., 2017)
Photo de Curtis Björk prise le 5/6/2005 en Amérique du Nord sur granite (avec l'aimable autorisation de l'auteur).
<http://www.waysofenlichenment.net/lichens/Phylliscum%20demangeonii>

Chez ces bactéries les cellules végétatives sont en groupes de 2-8 cellules globuleuses dans une matrice gélatineuse jaune brunâtre. Il n'y a pas d'hétérocystes.
Cyanobactérie des genres *Lichinella*, *Thallinocarpon*, *Thyrea*...



Fig. 18. *Thallinocarpon nigrillum* et *Thyrea girardii* lichens squamuleux de la famille des *Lichinaceae*

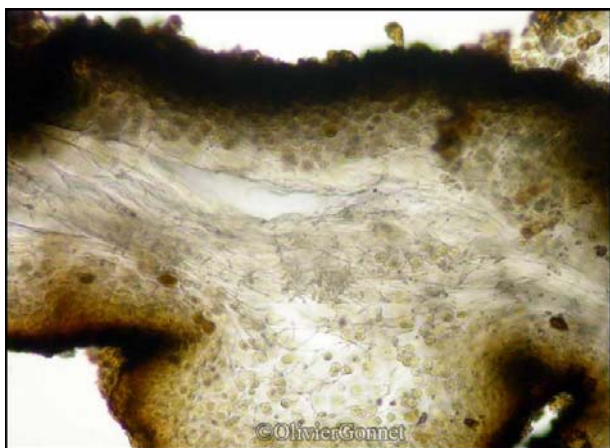


Fig. 19. CT de thalle (*Thyrea girardii*)



Fig. 20. Les cellules en groupes de *Gloeocapsa* à pigment brun-jaune (« Xanthocapsa »).

Calothrix

Chez les *Calothrix* (*Nostocales*, *Rivulariaceae*) les cellules végétatives chlorophylliennes sont toutes plus larges que longues, elles forment un filament très particulier présentant les cellules végétatives de plus en plus grandes jusqu'à un hétérocyste terminal. Cette disposition conduit à un filament effilé vers l'extrémité opposée à l'hétérocyste. La matrice mucilagineuse est généralement réduite. Les *Calothrix* ne forment pas d'akinètes mais donnent des hormogonies mobiles. L'hétérocyste est souvent difficile à observer.

En symbiose avec certaines espèces du genre *Lichina*.



Fig. 21a ; Schéma d'après Geitter (1932)



(Fig. 21b : Photo de Stancheva R., Fuller C. & Sheath R. G. 2016. Soft-Bodied Stream Algae of California ▲ http://dbmuseblade.colorado.edu/DiatomTwo/sbsac_site/images/Dichothrix_hosfordii/Dichothrix_hosfordii1_big.jpg



Lichina pygmaea

©SergePoumarat

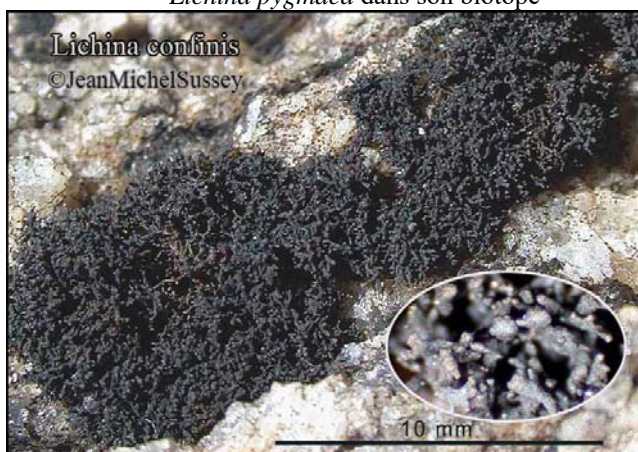
Lichina pygmaea dans son biotope



Lichina pygmaea

©JeanMichelSussey

Lichina pygmaea



Lichina confinis

©JeanMichelSussey

Lichina confinis



©OlivierGonnet

Calothrix (CT partielle de thalle de *Lichina pygmaea*)

Fig. 22. *Calothrix* est le cyanosymbiote du genre *Lichina*

Dichothrix

Cette cyanobactérie (*Nostocales*, *Rivulariaceae*) ne se rencontre que dans le genre *Placynthium*. Ex. *Dichothrix orsiniana* qui est le cyanosymbiote associé à *Placynthium nigrum*.

Les trichomes sont réunis à leur base dans une gaine mucilagineuse commune à partir de laquelle ils divergent en diminuant régulièrement de taille. L'extrémité du filament est souvent prolongée par un poil.



Fig. 23a. *Placynthium nigrum* (Marie-Claude Derrien)

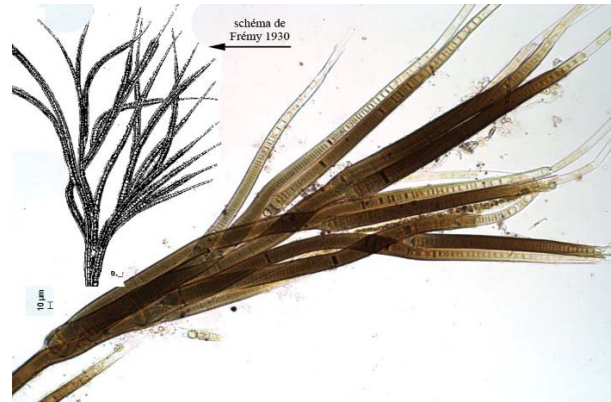


Fig. 23b. *Dichothrix*

(Fig. 19b : Photo de Stancheva, R., Fuller, C. & Sheath, R. G. 2016. Soft-Bodied Stream Algae of California http://dbmuseblade.colorado.edu/DiatomTwo/sbsac_site/images/Dichothrix_hosfordii/Dichothrix_hosfordii1_big.jpg)

Scytonema

Dans cette cyanobactérie (*Nostocales*, *Rivulariaceae*) filamenteuse munie d'une gaine stratifiée de couleur brunâtre, les cellules végétatives sont en forme de disques, plus ou moins aplatis ou isodiamétriques, avec des hétérocystes intercalaires tous les quelques cellules.



Fig. 24. Formation d'une fausse ramification avec rupture de la gaine brunâtre



Fig. 25. Formation de deux fausses ramifications avec rupture de la gaine brunâtre

Cette cyanobactérie présente des ramifications qualifiées de **fausses ramifications** (par opposition aux vraies ramifications des *Stigonema*). Une cellule végétative donne de nouvelles cellules mais la gaine ne grandit pas assez vite, il y a alors rupture de la gaine pour laisser sortir le nouveau trichome excédentaire. Les ramifications sont en général obliques par rapport à l'axe principal.

Les *Scytonema* (*Nostocales*, *Scytomemataceae*) sont rencontrées chez *Petractis clausa*, dans le genre *Thermutis*...



Fig. 26. *Petractis clausa*

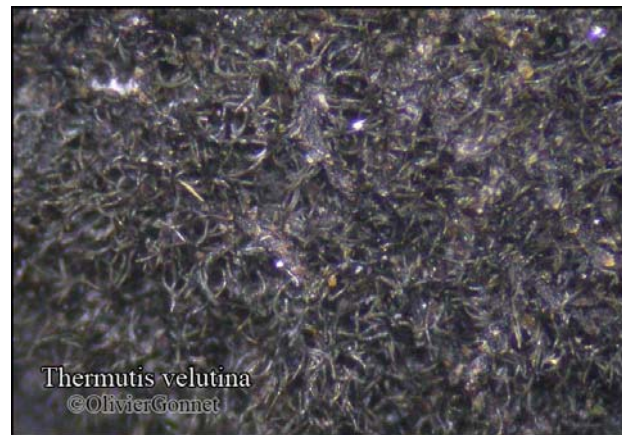


Fig. 27. *Thermutis velutina*

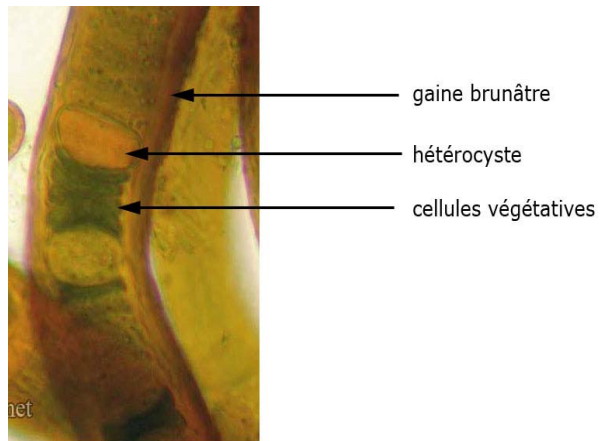


Fig. 28. *Scytonema* de *Thermutis velutina* (montage dans l'eau)

Stigonema

C'est chez les *Stigonema* (*Stigonematales*, *Stigonemataceae*) que se trouvent les formes cyanobactériales les plus complexes. Les filaments sont beaucoup plus gros, ils peuvent atteindre 100 μm de \O , ils sont souvent multisériés, ils comprennent plusieurs rangées de trichomes dont les cellules végétatives rectangulaires sont plutôt courtes.

Cette cyanobactérie présente des ramifications qualifiées de **vraies ramifications** (par opposition aux fausses ramifications des *Scytonema*) avec deux modalités de formation.

- Une cellule végétative se multiplie, les nouvelles cellules donnent un filament latéral unisérié disposé perpendiculairement à l'axe principal, la vraie ramification est dite **en T**.

- Deux cellules juxtaposées se divisent et donnent deux files latérales disposées perpendiculairement par rapport à l'axe principal, la vraie ramification est dans ce cas **en Y**.



Fig. 29. Filaments secondaires disposés perpendiculairement par rapport au filament principal qui leur a donné naissance.

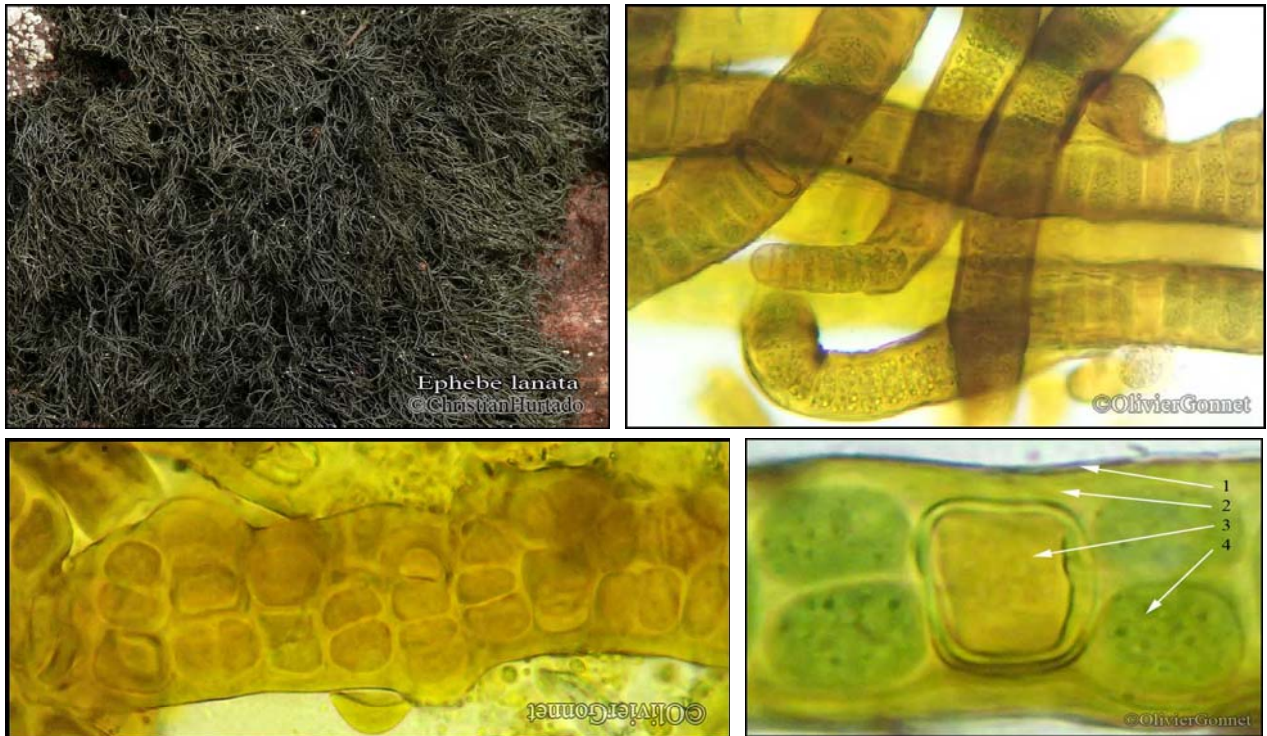


Fig. 30. Filament multisérié de *Stigonema* d'*Ephebe lanata* ; en 27d : 1. gaine contenant les hyphes fongiques, 2. matrice mucilagineuse, 3. hétérocyste, 4. cellule végétative chlorophyllienne.



Fig. 31. *Spononema paradoxum* et coupe de thalle montrant les filaments de *Stigonema*.



Fig. 32. *Stereocaulon grande* et *Stigonema* dans les céphalodies.

Les *Stigonema* se trouvent chez les *Ephebe*, les *Spilonema* et dans les céphalodies de certains *Stereocaulon*.

Hyella

Cyanobactéries (*Chroococcales*, *Hydrococcaceae*) filamenteuses hétérocystées vivant en association avec des champignons pour donner des organismes capables de pénétrer dans le calcaire solide, de développer leurs filaments dans la coquille de certains invertébrés marins. Par exemple les divers *Collemopsidium* (*Pyrenulales*, *Xanthopyreniaceae*) qui ont pour substrat les coquilles de mollusques en bordure de mer (patelles, moules, huîtres, nombreux Gastéropodes ...) ou la roche. Chez *Collemopsidium foveolatum*, le thalle est endolithique et les orifices visibles sur les coquilles sont les orifices des périthèces ayant de 0,1 à 0,5 mm de Ø.

Lors des sessions AFL, Jean-Yves Monnat nous a montré plusieurs espèces sur coquille de patelles... comme *Collemopsidium foveolatum* (à périthèces endolithiques) et *Collemopsidium sublitorale*. (à périthèces épilithiques).

Pour observer les thalles endolithiques, il faut d'abord dissoudre le calcaire avec de l'acide acétique ou, si c'est insuffisant, avec de l'acide chlorhydrique dilué puis faire un montage dans le lactophénol afin de pouvoir les observer au microscope (immersion x1000). Les filaments ont environ 10 µm de largeur.



Fig. 33. *Collemopsidium foveolatum* sur balane [J.Y. Monnat]

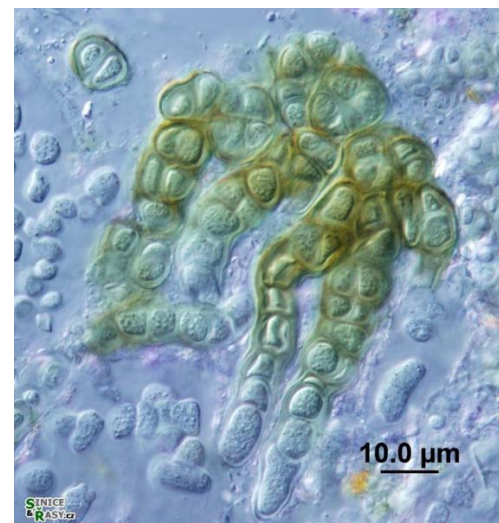


Fig. 34. *Hyella balani* [A. Hesounova]

Photo de *Hyella balani* par Alzbeta Hesounova - 2010 - Galerie consacrée aux cyanobactéries Sinice a řasy.cz - gallery : http://galerie.sinicearasy.cz/galerie/cyanobacteria/kokalni-coccoid/hyella?image_id=9158

Conclusion

Ces quelques exemples pris parmi les récoltes récentes réalisées lors des sessions AFL de terrain et de laboratoire montrent :

- la grande diversité morphologique des cyanobactéries des lichens. Certaines sont unicellulaires, sphériques ou en bâtonnets et se multiplient par divisions binaires, d'autres sont filamenteuses et se propagent par rupture du filament végétatif ou par germination des akinètes, d'autres s'organisent en petites colonies ;
- l'inégale représentation des divers genres, les *Nostoc* étant présents dans plus de 90% des cas.

L'identification des cyanobactéries n'est pas toujours facile, la vie en symbiose modifiant plus ou moins profondément les structures initiales ; les organisations multicellulaires sont parfois cassées, les stades mobiles sont perdus, la reproduction à l'aide de cellules spécialisées est

supprimée et les cellules sont souvent plus ou moins fortement déformées. Certains critères de détermination sont masqués mais, à notre niveau, s'il n'est pas possible de faire une identification⁶ spécifique très précise on peut toutefois dans de nombreux cas arriver à reconnaître le genre (identification générique), critère souvent suffisant pour progresser dans les clés de détermination.

Les cyanobactéries ne sont donc pas de simples curiosités biologiques, autonomes ou en symbiose avec certains organismes comme les champignons, elles jouent toujours, grâce à leurs multiples possibilités métaboliques, un rôle fondamental dans notre biosphère dont elles ont contribué à construire l'histoire évolutive.



Fig. 35. Récapitulatif simplifié des genres présentés le 26 février 2016 lors du 40^e anniversaire de l'AFL

Crédit photographique

Advocat André : 24, 25 / Blörk Curtis : 17 / Boissière Jean-Claude : 36 / Derrien Marie-Claude : 23a / Florence Étienne : 15a / Gavériaux Jean-Pierre : 1, 2, 3, 10b, 12a, 14c, 14d, 14f, 35 / Gonnet Olivier et Danièle : 5a, 5b, 5c, 6a, 6b, 7a, 7b, 8c, 9a, 9b, 12b, 12c, 13a, 13b, 13c, 15b, 15c, 16a, 16b, 16c, 17a, 17b, 17c, 18b, 19, 20, 22d, 27, 28a, 28b, 29, 30b, 30c, 30d, 31a, 31b, 32c, 32d, 33 / Guilloux Françoise : 11a, 14a, 18a, 26 / Hesounova Alzeba : 34 / Hurtado Christian : 30a / Lefrançois Patrice : 14b / Martin Jean-Louis : 10a, 14e / Monnat Jean-Yves : 33 / Poumarat Serge : 22a / Stancheva R. : 21b, 23b / Sussey Jean-Michel : 8a, 8b, 22b, 22c, 32a, 32b.

⁶ Pour identifier le photosymbiote il faut d'abord l'isoler et le mettre en culture afin d'observer sa structure initiale non perturbée par le partenaire fongique.

Sitographie

<https://fr.wikipedia.org/wiki/Nostoc>

<http://galerie.sinicearasy.cz/galerie/cyanobacteria> (site tchèque consacré aux photos naturalistes).

<http://www.cyanodb.cz> (Database tchèque consacrée aux cyanobactéries).

<https://www.futura-sciences.com/planete/definitions/botanique-cyanobacterie-122>.

<http://cyanobacteries.pagesperso-orange.fr> (site de Pierre Roger consacré aux cyanobactéries).

<http://dbmuseblade.colorado.edu>

/DiatomTwo/sbsac_site/images/Dichothrix_hosfordii/Dichothrix_hosfordii1_big.jp

<http://dbmuseblade.colorado.edu/DiatomTwo>

/sbsac_site/images/Calothrix_breviarticulata/Calothrix_breviarticulata1_big.jpg

Bibliographie (seuls les livres et articles consultés sont cités)

Ahti T. et al., 2007. *Nordic Lichen Flora*, vol. 3, Cyanolichens, 219 p.

Golubic S., Hernandez-Marine M. and Hoffmann L., 1996. Developmental aspects of branching in filamentous cyanophyta/Cyanobacteria, *Algological studies* 83 : 303-329.

Le Campion-Alsumard T., 1989. Les cyanobactéries marines endolithes, *bull. de la Soc. Bot. de Fr. Actualités Botaniques*, 136 :1, 99-112.

Letrouit-Galinou M.-A., 1968. Les algues des lichens, *bull. Soc. Bot. de France*, 115 : sup. 2 : 35-77.

Nash III T.H., Ryan B.D., Gries C. et F. Bungartz, 2002. *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region*, Vol. 1, 532 p.

Nash III T.H., 2008. *Lichen Biology*, second edition, Arizona State University, USA, 486 p.

Selosse M.-A., 1996. Les cyanobactéries, d'étonnants procaryotes autotrophes, *bull. APBG*, 1996-3 : 481-529.

Remerciements

- aux divers auteurs des photographies qui ont mis à notre disposition cette iconographie riche et variée, en particulier à Olivier et Danièle Gonnet (37 photos) sans l'aide desquels cet article d'initiation aux cyanobactéries n'aurait pas pu être présenté ;
- à Juliette Asta, Françoise Drouard, Claude Roux, Chantal Van Haluwyn et Jean Vallade pour la relecture des textes.

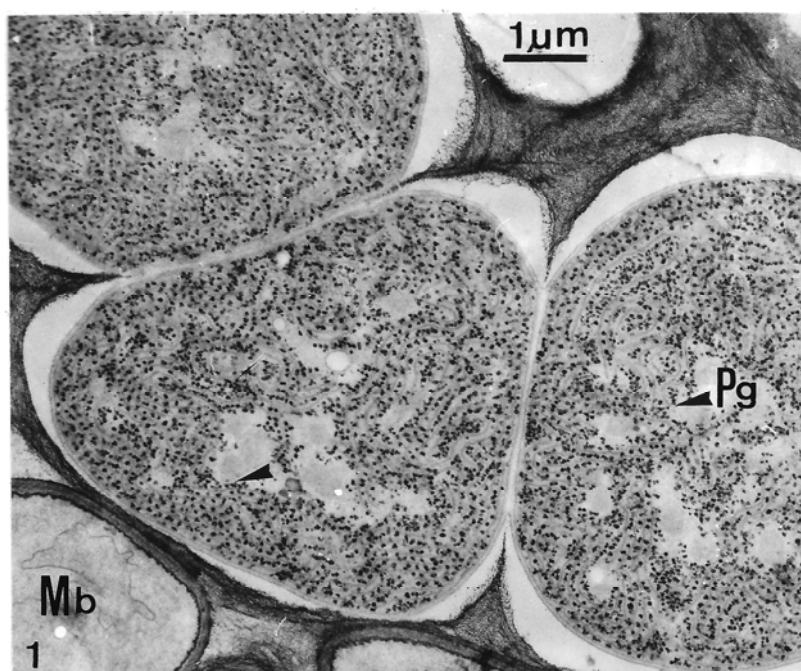


Fig. 36. Grains de glycogène dans des cellules de cyanobactéries (photo Jean-Claude Boissière)