

---



---

# LE RÔLE DES CYANOBACTÉRIES ET AUTRES PHOTOTROPHES DANS LES ÉCOSYSTÈMES DES SOURCES CHAUDES\*

---



---

**CASTENHOLZ RW<sup>1</sup>**

## **Résumé**

Des exemples de sources chaudes alcalines à dépôt silicique, comme celles du Geysir de Lower Basin dans le parc national de Yellowstone (YNP), sont donnés. L'un est Octopus Spring, probablement la plus célèbre de toutes les sources chaudes en raison des recherches majeures qui y sont réalisées. Une source du parc de Yellowstone illustre parfaitement le plafond de température des cyanobactéries à ~ 74°C. Un autre exemple est une source à terrasses de dépôt silicique dans la vallée de Waimangu en Nouvelle-Zélande où la limite supérieure de température des cyanobactéries est de ~ 64°C, notamment en raison de l'absence de souches de *Synechococcus* résistant à haute température dans toute la Nouvelle Zélande. Quelques exemples de sources à travertin et dépôt de CaCO<sub>3</sub> sont donnés (par ex. la Mammoth région de YNP, les sources de l'état du Nevada et les sources à terrasses de travertin en Turquie). Le pH est généralement proche de la neutralité dans les sources calcaires, et la limite supérieure de température des cyanobactéries est habituellement inférieure de plusieurs degrés à celle des sources alcalines, du moins en Amérique du Nord.

## **Abstract**

### **Role of cyanobacteria and other phototrophs in hot spring ecosystems**

Examples of alkaline, silica-depositing hot springs from the Lower Geysir Basin of Yellowstone National Park (YNP) are shown. One is Octopus spring, probably the most famous of all hot springs because of the major research involving this spring. One spring illustrates the upper temperature border of cyanobacteria in YNP at ~ 74°C. Another example is a silica-depositing terrace spring in the Waimangu Valley of New Zealand where the upper temperature limit of cyanobacteria is ~ 64°C, specifically because of the absence of high-temperature strains of *Synechococcus* in all of New Zealand. A few examples of CaCO<sub>3</sub> depositing travertine springs are shown (e.g. the Mammoth region of YNP, springs in the state of Nevada and travertine terrace springs in Turkey). The pH is generally close to neutrality at the sources in calcareous springs, and the upper temperature limit of cyanobacteria is usually several degrees lower than in alkaline springs, at least in North America.

\* 3<sup>ème</sup> Symposium international sur les boues thermales en Europe – Dax – 26/27 novembre 2004

<sup>1</sup>. Centre pour l'écologie et la biologie évolutive, Université d'Oregon, Eugene, Oregon 97403, États-Unis

## Introduction

Les sources chaudes sont situées dans des régions où l'activité volcanique est un phénomène contemporain ou récent ainsi que dans les zones soumises aux effets du déplacement des plaques tectoniques. Ces sites de sources géothermiques ne sont pas continus et sont souvent si éparés et isolés que cette situation a entraîné une spéciation et un endémisme dans le cas de plusieurs types de cyanobactéries, autres bactéries et *Archae* [6]. Les habitats diffèrent considérablement suivant la composition chimique des eaux, non seulement au niveau des macro-ions, mais aussi dans le cas des nutriments, comme la présence ou l'absence de  $\text{NH}_4^+$ , ainsi que par la concentration de composés toxiques comme le sulfite, les métaux et les métalloïdes (l'arsenic par ex.). La teneur totale en solides dissous est normalement considérablement plus élevée (1200-2000 mg/l) que celle de l'eau issue d'aquifères plus froids, car l'eau chaude filtre plus de minéraux des parois rocheuses. Les sources alcalines volcaniques (pH ~ 8-10) sont riches en sodium, en silicate et en chlorure, alors que les sources acides volcaniques (pH ~ 0.5-3.5) sont riches en sulfate, résultant de l'oxydation du sulfure. Les sources calcaires (indice pH de 6-7) tirent leur haute teneur en calcium et bicarbonate de sources calcaires parfois distantes et elles présentent des concentrations relativement faibles de sodium, silicate et chlorure. Les espèces microbiennes diffèrent énormément en fonction des sources puisqu'elles sont très diverses sur le plan chimique.

Les extrêmes en terme de plafond de température de développement sont bien plus élevés pour de nombreux organismes procaryotes que pour les organismes eucaryotes. Par exemple, quelques *Archae* barotolérantes se développeront à des températures bien supérieures à 100°C (114°C maximum) et survivront à la stérilisation à 121°C. Néanmoins, certaines bactéries non photosynthétiques peuvent supporter jusqu'à 95°C. Au moins une espèce de cyanobactéries et une bactérie phototrophe de type *Chloroflexus* (Phylum : "Chloroflexi") se développent jusqu'à 70°C (la cyanobactérie *Synechococcus sp* jusqu'à 74°C). Toutes les autres bactéries phototrophes thermophiles (c'est-à-dire les bactéries vert souffre, les bactéries phototrophes violettes et les hélicobactéries) sont limitées à des températures inférieures à 57°C. Il semble que cela soit également la limite supérieure pour les algues eucaryotes, et celles-ci ne sont que quelques espèces ou écotypes d'algues unicellulaires thermoacidophiles faisant partie de l'ordre des algues rouges Cyanidiales.

### A. Évolution de la tolérance à la température chez les cyanobactéries thermophiles

Les cyanobactéries des sources chaudes de l'Ouest nord-américain sont uniques en ce sens que plusieurs thermotypes (écotypes) de *Synechococcus* qui, morphologiquement, ressemblent au *S. lividus Copeland*, se trouvent dans de nombreuses sources alcalines. À l'aide de plusieurs isolats de culture de *Synechococcus* provenant de Hunter's Hot Springs dans le centre de l'Oregon, Miller et Castenholz [5] ont montré, grâce à une phylogénie basée sur 16S séquences ADNr, que les thermotypes à plus haute température ont évolué depuis des formes à température inférieure. Toutefois, dans le processus

d'acquisition d'une tolérance à une température plus élevée, elles ont abandonné leur taux de croissance élevé et leurs aptitudes à des températures inférieures, probablement en échange de la capacité à augmenter leur plage de température.

Meeks et Castenholz [3] ont montré que la forme de *Synechococcus* à haute température en culture pourrait se développer uniquement dans la plage de  $\sim 72^\circ$  à  $55^\circ\text{C}$ , alors que d'autres souches à températures inférieures dans la même source ont montré des chevauchements mais des limites de température inférieures et un développement supérieur [5].

## **B. Effets de l'intensité du rayonnement solaire sur les cyanobactéries**

En prenant Octopus Spring à YNP comme illustration, la forme à haute température (FHT) de *Synechococcus* produit un film biologique jaunâtre en été à  $68-74^\circ\text{C}$  sur un tuf siliceux dur, cette couleur résultant d'une teneur élevée en caroténoïde et d'une faible teneur en chlorophylle a et phycobiline. En revanche, en hiver, le film biologique de *Synechococcus* dans la même plage de température a une couleur vert franc, ceci en raison d'une teneur faible en caroténoïde et relativement élevée en chlorophylle a et en phycocyanine qui récupèrent la lumière. Cette régulation des pigments est une réponse à la haute luminosité et aux rayonnements UV élevés en été qui protège les cellules via l'affaiblissement par le caroténoïde des molécules "d'oxygène réactif" et par une moindre absorption du rayonnement due à la faible teneur en pigments récupérateurs de lumière.

En hiver, les journées sont plus courtes et le rayonnement solaire moins intense (- 20 % du rayonnement estival). Ceci se traduit par une teneur plus élevée en pigments nécessaires pour collecter le flux de photons moins intense et continuer à atteindre des taux de photosynthèse optimaux. Une quasi-reproduction de cet effet saisonnier peut être réalisée en 48 à 72 heures en été, en utilisant des nuances de densité neutres qui imitent les intensités de l'hiver. Ainsi, les cellules présentes lorsque la luminosité est intense et lorsqu'elle est faible, peuvent être collectées le même jour à l'aide d'une seringue sur le substrat dur et être ainsi utilisées aux fins d'expérimentations comparatives. En mesurant la photosynthèse sous différentes intensités, on a observé que les cellules colorées pouvaient photosynthétiser à des taux maximum à 10-50 % d'irradiation totale mais qu'elles étaient photoinhibées à des intensités plus élevées. En revanche, les cellules acclimatées au soleil photosynthétisaient à des taux inférieurs en cas d'intensités faibles (moins de pigments récupérateurs de lumière) mais atteignaient des taux maximum à 60-90 % d'irradiation totale, avec une photoinhibition apparente uniquement à 100 % d'irradiation (c'est-à-dire  $800-1000 \text{ Wm}^{-2}$ ).

Dans une expérience à décours temporel à  $70^\circ\text{C}$ , Miller et al. [4] ont montré qu'une très faible photoinhibition de la photosynthèse se produisait sur les cellules estivales totalement exposées à la moitié de la matinée, mais que la capacité des cellules régulièrement collectées à donner une réponse photosynthétique diminuait dans le courant de la journée. Tout au long de la journée, le rayonnement UV est responsable d'une portion significative de l'inhibition. Vraisemblablement, l'obscurité ou la faible intensité lumineuse ont été nécessaires pour la récupération. Bien que la régulation des pigments

puisse jouer un rôle dans la protection contre la luminosité élevée et le rayonnement UV en été, il est certain que ces trois cellules doivent aussi être actives sur le plan métabolique afin de réparer ou synthétiser à nouveau les constituants cellulaires endommagés comme l'ADN.

### **C. Autres phototrophes dans la plage de température de 60° à 70°C**

Bien que la forme à haute température du *Synechococcus* soient la seule bactérie photo-autotrophe à évolution d'O<sub>2</sub> présentant la plus haute tolérance à la température parmi tous les organismes photosynthétiques de la planète, non loin de là (c'est-à-dire en dessous de ~ 68°-70°C) on trouve une ou plusieurs espèces d'écotypes d'une bactérie photo-hétérotrophe, de la famille des *Chloroflexus* [8]. Ces bactéries filamenteuses ont besoin de carbone organique dans la plupart des circonstances, la lumière fournissant l'énergie nécessaire à la formation de l'ATP. Elles ne possèdent qu'un seul photosystème et ne produisent pas d'oxygène. Bien qu'elles apparaissent mélangées au *Synechococcus* en dessous de ~ 68°-70°C, la biomasse principale de *Chloroflexus* se trouve immédiatement en dessous de la couche supérieure cyanobactérienne dont l'épaisseur peut être de 1 à 2 mm seulement.

En général, la portion phototrophiquement active de la couche de *Chloroflexus* a également une épaisseur de 1 à 2 mm seulement, et sa couleur est habituellement orange. *Chloroflexus* possède la bactériochlorophylle c et une petite quantité de bactériochlorophylle a, toutes deux absorbant le rayonnement supérieur à 700 nm ; en revanche, il ne possède pas la chlorophylle a et les phycobilines des cyanobactéries. L'absorption des pigments des deux types de phototrophes se complète dans les régions rouges/quasi-IR du spectre. Les régions visibles du spectre (en dessous de 700 nm) sont complètement absorbées par les cyanobactéries mais les régions quasi-IR restantes pénètrent la zone du *Chloroflexus*, permettant l'activité phototrophique dans cette couche à fine subsurface.

On ne sait pas précisément quels composés organiques sont apportés à *Chloroflexus* par les cyanobactéries. Il peut s'agir de composés organiques émanant directement des cyanobactéries ou de composés secondaires produits par les bactéries de fermentation qui dépendent directement ou indirectement des cyanobactéries. Toutefois, les études en culture montrent qu'une culture pure de *Synechococcus* dans un milieu inorganique utilisant le CO<sub>2</sub> comme seule source de carbone, peut supporter la croissance de *Chloroflexus* à la lumière sans la présence de bactéries intermédiaires.

### **D. Cyanobactéries dans la plage inférieure à 55° - 64°C**

Dans les sources chaudes d'Amérique du Nord et du monde entier, on trouve un plus grand nombre d'espèces de cyanobactéries lorsque les eaux se rafraîchissent dans le gradient thermique jusqu'à des températures inférieures à ~ 60°C, le nombre d'espèces augmentant lorsque la température descend en dessous de ce point. Les types marquants que l'on observe sont des espèces du genre *Leptolyngbya* (aussi connu sous l'appellation de *Phormidium*), *Mastigocladus* (ou *Fischerella*), *Cyanothece*, *Geitlerinema*, *Oscillatoria*, *Spirulina*, *Calothrix*, les espèces à basse température des *Synechococcus* et autres, ainsi que la famille des *Chloroflexus*.

Dans les régions des sources thermales d'Amérique du Nord et d'ailleurs, en été, les tapis composés de la plupart de ces cyanobactéries deviennent d'un jaune ou orange brillant en raison de la prédominance de différents pigments caroténoïdes (parfois spécifiques) qui fonctionnent principalement comme des désactivateurs des molécules d'oxygène réactif nuisibles. La couleur jaunâtre des caroténoïdes dans les films biologiques minces de *Synechococcus* à haute température a déjà été soulignée. Mais la coloration brillante des caroténoïdes est bien plus marquée dans la plage de 40° à 50°C. Peut-être qu'un contenu cellulaire élevé de caroténoïdes devient d'autant plus une nécessité à des températures qui peuvent être sous-optimales pour un métabolisme pleinement actif.

Dans de nombreuses sources chaudes de Yellowstone, en dessous de ~40°C, la couleur des tapis passe du jaune ou orange à une couleur brun foncé. Ceci est dû à la présence d'un pigment brun jaune dans les enveloppes extra-cellulaires des cyanobactéries spécifiques, principalement les espèces du genre *Calothrix*, une forme fixant l'azote. Ce pigment unique, le scytonémine, est un composé dimère des sous-unités indoliques et phénoliques avec une masse moléculaire de 544 [7]. Ce composé a un taux d'absorption élevé dans les portions UVA (315-400 nm) et UVC (<280 nm) du spectre et modéré dans la région UVB (280-315 nm). Il est très stable à la lumière et fournit un bouclier anti-UV efficace même lorsque les cyanobactéries sont inactives sur le plan métabolique et en sommeil [1].

### **E. Les sources chaudes acides/sulfatées et leurs composants photosynthétiques restreints**

Dans les régions du monde où l'activité volcanique est récente ou toujours en activité, les sources chaudes acides dont le pH est compris entre ~0,5 et 3,5 abritent une ou plusieurs espèces d'algues eucaryotes unicellulaires photosynthétiques du genre *Cyanidium*, *Galdieria*, ou *Cyanidioschyzon*, toutes trois étant liées et rassemblées phylogénétiquement au sein d'un ordre primitif d'algues rouges (*Rhodophyta*), les Cyanidiales [2]. Elles sont les seuls habitants photosynthétiques des sources chaudes acides dans la plage de température comprise entre ~40° et 57°C. Aucune cyanobactérie n'a été découverte à un indice de pH inférieur à ~4 dans les sources chaudes. Des exemples d'habitats de sources chaudes acides dans le Norris Geyser Basin de Yellowstone Park, la région Waimangu en Nouvelle-Zélande et Kusatsu au Japon sont donnés, tous avec des représentants similaires mais pas identiques de ce groupe d'algue thermoacidophile.

## **Conclusion**

La composition des cyanobactéries et autres thermophiles photosynthétiques dans les sources chaudes est très diverse, une conséquence des différences énormes dans la composition chimique des eaux des sources chaudes mais aussi le résultat de la séparation géographique ou de l'isolement de ces habitats.

## Bibliographie

1. Castenholz RW, Garcia-Pichel E. Cyanobacterial responses to UV-radiation. In *Ecology of Cyanobacteria : Their Diversity in Time and Space* (Whitton BA and Potts M eds.), Kluwer Acad Publ, Dordrecht, 2000:591- 611.
2. Gross W, Heilmann I, Lenze D, Schnarrenberger C. Biogeography of the *Cyanodiaceae* (Rhodophyta) based on 18S ribosomal RNA sequence data. *Eur J Phycol* 2001;36:275- 280.
3. Meeks JC, Castenholz RW. Growth and photosynthesis in an extreme thermophile *Synechococcus lividus* (Cyanophyta). *Arch Mikrobiol* 1971;78:25- 41.
4. Miller SR, Wingard CE, Castenholz RW. Effects of visible light and ultraviolet radiation on photosynthesis in a population of the hot spring cyanobacterium, *Synechococcus* sp., subjected to high- temperature stress. *Appl Environ Microbiol* 1998;64:3893- 3899.
5. Miller SR, Castenholz RW. The evolution of thermotolerance in hot spring cyanobacteria of the genus *Synechococcus*. *Appl Environ Microbiol* 2000;66:4222- 4229.
6. Papke RT, Ramsing NB, Bateson MM, Ward DM. Geographical isolation in hot spring cyanobacteria. *Environ Microbiol* 2003;5:650- 659.
7. Proteau RJ, Gerwick WH, Garcia-Pichel F, Castenholz RW. The structure of scytonemin, an ultraviolet sunscreen pigment from the sheaths of cyanobacteria. *Experientia* 1993;49:825- 829.
8. Ward DM, Castenholz RW. Cyanobacteria in geothermal habitats. In *Ecology of Cyanobacteria : Their Diversity in Time and Space* (Whitton BA and Potts M, eds.), Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 2000:37- 59.