



Nostoc sp, forme filamenteuse de cyanobactéries possédant des hétérocystes (cellules claires de plus grande taille) tout comme pour les autres membres de l'ordre *Nostocales* (par ex., *Anabaena* et *Aphanizomenon*).

Source: W. F. Vincent, Université Laval.

LES FLEURS D'EAU DE CYANOBACTÉRIES

Revue de littérature

Isabelle Lavoie^{1,2}, Isabelle Laurion¹, Annabelle Warren¹, Warwick Vincent³

¹Institut national de la recherche scientifique, Centre Eau, Terre et Environnement, 490, rue de la Couronne, Québec (Québec), G1K 9A9.

²Département de Géographie, Université du Québec à Trois-Rivières, Québec, G9A 5H7.

³Département de Biologie, Université Laval, Québec, G1K 7P4.

LAVOIE, I., I. LAURION, A. WARREN et W.F. VINCENT, 2007. Les fleurs d'eau de cyanobactéries, revue de littérature. INRS rapport n° 916, xiii, 124 p.

Courriel : isabelle.laurion@ete.inrs.ca

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	v
LISTE DES ABBRÉVIATIONS	vii
PRÉAMBULE	ix
RÉSUMÉ	xi
1. ÉCOLOGIE DES CYANOBACTÉRIES	1
1.1 Que sont les cyanobactéries?	1
1.2 Les caractéristiques uniques des cyanobactéries	3
1.2.1 Pigments photosynthétiques	3
1.2.2 Migrations verticale et horizontale	4
1.2.3 Nutriments	6
1.2.4 Température	7
1.2.5 Dormance.....	7
1.2.6 pH et sources de carbone.....	8
1.2.7 Prédation	8
1.2.8 Sulfure d'hydrogène et faible concentration en oxygène.....	9
1.2.9 Les cyanobactéries, des organismes primitifs très compétitifs	9
1.3 Qu'est-ce qu'une fleur d'eau de cyanobactéries?	10
1.3.1 Fleur d'eau <i>versus</i> eutrophisation	12
1.3.2 Persistance d'une fleur d'eau	13
1.4 Les cyanotoxines	14
1.4.1 Pourquoi les cyanobactéries produisent-elles des toxines?	17
1.4.2 La fixation de l'azote atmosphérique et la synthèse des vacuoles gazeuses	17
1.4.3 La dégradation <i>in situ</i> des cyanotoxines.....	18
1.4.4 La persistance des cyanotoxines dans les écumes séchées	20
1.5 Conditions favorisant la prolifération des cyanobactéries	21
1.5.1 Différentes théories sur la dominance des cyanobactéries	21
1.5.2 Conditions de Reynolds et Walsby (stratification thermique).....	22
1.5.3 Nutriments et ratio azote:phosphore	25
1.5.4 Concentration en fer.....	30
1.5.5 Eutrophisation	30
1.5.6 Lumière	31
1.5.7 Changements climatiques	31
1.5.8 El Niño	33
1.5.9 Effet des herbicides et des pesticides	34
1.5.10 Morphologie du plan d'eau	36
1.5.11 Contrôle de l'environnement par les cyanobactéries elles-mêmes	36
1.5.12 Succession algale	38
1.6 Facteurs favorisant la production de cyanotoxines	40

1.6.1	Rôle des nutriments et du fer	40
1.6.2	Croissance cellulaire	43
1.6.3	Effet de la lumière	44
1.6.4	Effet du zooplancton.....	44
1.7	Bruit de fond	45
1.8	Les cyanobactéries les plus communes dans le monde	45
1.9	Les fleurs d'eau en milieu oligotrophe ou suite aux efforts de réduction du phosphore	48
1.10	Les cyanobactéries en eau froide ou sous le couvert de glace.....	49
1.10.1	Cyanobactéries pélagiques	49
1.10.2	Stades benthiques des cyanobactéries pélagiques	51
1.10.3	Survie des formes benthiques et phase de réinvasion dans la colonne d'eau	52
1.10.4	Production de cyanotoxines en eau froide	55
1.11	Cyanotoxines et cyanobactéries dans les eaux souterraines	56
1.12	Études récentes portant sur les cyanobactéries au Québec.....	57
2.	IMPACTS DES FLEURS D'EAU DE CYANOBACTERIES.....	61
2.1	Impacts sur la santé humaine	61
2.2	Impacts environnementaux: biodiversité et réseau trophique	63
3.	DÉTECTION DES CYANOBACTÉRIES ET DE LEURS TOXINES.....	65
3.1	Méthodes conventionnelles d'identification et de quantification des cyanobactéries	66
3.1.1	Détection visuelle.....	66
3.1.2	Microscopie inverse.....	67
3.2	Méthodes de détection des cyanobactéries par la fluorescence	69
3.2.1	La microscopie à épifluorescence.....	72
3.2.2	La cytométrie en flux combinée à la microscopie à épifluorescence.....	72
3.2.3	La fluorescence in vivo	72
3.2.3.1	Fluorimètres FIV mesurant chaque échantillon individuellement.....	74
3.2.3.2	Fluorimètres FIV en circulation continue	74
3.2.3.3	Profileurs FIV submersibles	76
3.2.4	La télédétection.....	79
3.2.4.1	Imagerie satellite.....	79
3.2.4.2	Télédétection par avion ou hélicoptère	82
3.2.5	Suivi par les études paléolimnologiques.....	83
3.3	Méthodes standards de détection des cyanotoxines.....	83
3.3.1	Bioessais in vivo	83
3.3.2	Chromatographie liquide (HPLC).....	84
3.3.3	Chromatographie liquide couplée à la spectrométrie de masse	85
3.4	Méthodes moléculaires de détection des cyanobactéries et des cyanotoxines.....	85
3.4.1	Sondes lectines ciblant les molécules à la surface des cellules	86

3.4.2 Sondes anticorps	87
3.4.3 Sondes ADN (acides désoxyribonucléiques)	90
3.5 Fréquence d'échantillonnage.....	91
RÉFÉRENCES CITÉES.....	97
MÉDIAGRAPHIE	119
ANNEXE 1 Autres fournisseurs.....	121
ANNEXE 2 Groupes de recherche	123

Coordination

Isabelle Laurion

Auteurs

Isabelle Lavoie, UQTR
Isabelle Laurion, INRS-ETE
Annabelle Warren, INRS-ETE
Warwick Vincent, Université Laval

Remerciements

Les auteurs remercient les personnes suivantes pour leur contribution à l'élaboration de ce document.

Mise en page et révision linguistique :

Diane Tremblay et Béatrice Morel (INRS-ETE).

Discussions, conseils et transfert d'information :

Sylvie Blais (chargée du dossier cyanobactéries au MDDEP), David Bird (professeur à l'UQAM), Stéphane Campeau (professeur à l'UQTR), Marie-Andrée Fallu (UQTR, agente de liaison scientifique au GRIL) et Daria Pereg (chercheure au CHUQ, CHUL).

Révision :

Sylvie Blais (Direction du suivi de l'état de l'environnement, MDDEP), Isabelle Giroux (Direction du suivi de l'état de l'environnement, MDDEP), Caroline Robert (Direction des politiques de l'eau, MDDEP), Christian Bastien (Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec, MDDEP), Christian Deblois (Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec, MDDEP).

LISTE DES ABRÉVIATIONS

ADN = acide désoxyribonucléique
AOAC = *Association of official analytical chemists*
AOL = *airborne oceanographic lidar*
ARNr = acide ribonucléique ribosomal
ASP = *amnesic shellfish poisoning*
CASI = *compact airborne spectrographic imager*
CEAEQ = Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec
Chla = chlorophylle *a*
CMA = concentration maximale acceptable
DSÉE = Direction du suivi de l'état de l'environnement au MDDEP
DSP = *diarrhetic shellfish poisoning*
ELISA = *enzyme linked immunosorbent assay*
FISH = *fluorescence in situ hybridization*
FIV = fluorescence *in vivo*
GRIL = Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique
HPLC = chromatographie liquide haute performance
L'ATINO= L'agence de traitement de l'information numérique de l'Outaouais
LC-MS = chromatographie liquide couplée à la spectrométrie de masse
LD50 = dose mortelle pour 50 % d'un échantillon étudiée avec un bioessai *in vivo*
LIDAR = *light detection and ranging*
MAbs = anticorps monoclonaux
MC = microcystine
mcyE = gène responsable de la synthèse de microcystine
MDDEP = Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs
MODC = matière organique dissoute colorée
MS = spectrométrie de masse
NSP = *neurotoxic shellfish poisoning*
OMS = Organisation mondiale de la santé
PAbs = anticorps polyclonaux
PAR = photosynthetic available radiation (400-700 nm)
PC = phycocyanine
PCR= *polymerase chain reaction*
PE = phycoerythrine
PPIA = *protein phosphatase inhibition assay*
PSP= *paralytic shellfish poisoning*
SIG = système d'information géographique
STL = système de télésurveillance des lacs

PRÉAMBULE

L'apparition de fleurs d'eau de cyanobactéries n'est pas un phénomène propre aux écosystèmes aquatiques du Québec, ni une problématique nouvelle. En effet, plusieurs pays sont aux prises avec des proliférations massives et rapides de cyanobactéries. L'occurrence de ces fleurs d'eau dans les écosystèmes d'eau douce à travers le monde a connu une augmentation importante depuis les dernières décennies (Chen *et al.* 2003). En plus des polysaccharides potentiellement irritants pour la peau, retrouvés chez toutes les espèces de cyanobactéries, plusieurs espèces produisent des toxines (les cyanotoxines), qui, selon le type et la concentration, peuvent présenter un danger pour les humains et les animaux. En plus du risque sanitaire associé à certaines cyanobactéries productrices de toxines, les fleurs d'eau de cyanobactéries affectent l'aspect esthétique d'un plan d'eau (turbidité, couleur verte), sont responsables de la production de composés malodorants (par ex. géosmines), affectent les écosystèmes (par ex. perte de biodiversité, réduction de l'oxygène) et entraînent des coûts importants (par ex. traitements de l'eau potable, fermeture de plage).

Au Québec, depuis 1999, les directions régionales du ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs (MDDEP) ont reçu des signalements de fleurs d'eau de cyanobactéries dans environ 197 milieux aquatiques répartis dans plusieurs bassins versants sur les deux rives du Saint-Laurent. Ces milieux aquatiques incluent des tronçons de cours d'eau et des lacs. Cependant, ces cas n'ont pas tous été validés par une observation microscopique. Le nombre de milieux aquatiques touchés par les fleurs d'eau de cyanobactéries et signalés au Québec est passé de 43 en 2004 à 49 en 2005, puis à 107 en 2006 (certains encore à valider). Ceci représenterait une augmentation de plus de 100 % par rapport à 2005. Bien entendu, tous les milieux aquatiques du Québec n'ont pas été surveillés; ces chiffres sont basés essentiellement sur les plaintes reçues.

Certains regroupements et associations visant la conservation des écosystèmes aquatiques sont préoccupés par l'apparition de fleurs d'eau de cyanobactéries dans les lacs et les rivières. Plusieurs grands titres dans les journaux témoignent de l'inquiétude des citoyens : « Massawippi : La fin de la récréation a sonné! » (La Tribune, 28 septembre 2006), « Les cyanobactéries : l'ennemi à abattre » (Journal de Sherbrooke, 22 octobre 2006), « Les algues bleues donnent une soupe verte » (L'aut'journal, octobre 2006), « Le lac Saint-Augustin contaminé » (APEL, septembre 2002). Des documents d'information générale produits par le

MDDEP, le GRIL et autres organismes ont été mis à la disposition de la population afin d'informer les citoyens sur l'existence, les causes et les conséquences de l'apparition des cyanobactéries.

L'objectif du présent rapport est de constituer une revue de littérature sur la problématique des cyanobactéries à travers le monde. Les aspects traités incluent l'écologie des cyanobactéries, les facteurs favorisant leur prolifération, les impacts associés aux fleurs d'eau de cyanobactéries et les méthodes de détection des cyanobactéries et de leurs toxines. Une portion du document fait référence à la littérature portant sur les cyanobactéries et cyanotoxines en eau froide ou sous couvert de glace. Les traitements utilisés pour éliminer les cyanotoxines dans l'eau de consommation (par ex., nanofiltration, chloration, charbon actif, ozonation) ainsi que leur efficacité ne sont pas discutés dans ce document puisqu'ils feront l'objet d'un rapport indépendant réalisé par le MDDEP.

Cette revue de littérature ne se veut pas exhaustive, mais fournit une quantité d'information considérable sur les connaissances acquises à travers le monde au sujet des cyanobactéries et permet de mieux comprendre la problématique propre au Québec. Les connaissances scientifiques sur le sujet ont été révisées par le biais d'articles scientifiques, de mémoires de maîtrise ou de thèses de doctorat, de consultation avec des experts et de participation à des conférences. Un rapport complémentaire à celui-ci constitue une vulgarisation de ces connaissances sous forme de questions-réponses (Lavoie *et al.* 2007).

RÉSUMÉ

C'est avec l'objectif de produire un document regroupant plusieurs aspects de la problématique des fleurs d'eau de cyanobactéries que le ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs (MDDEP) a subventionné la réalisation de cette revue de littérature. Les cyanobactéries sont bien connues pour leurs effets nuisibles sur la qualité de l'eau. Tous les secteurs d'activités reliés de près ou de loin à cette ressource doivent composer avec la problématique grandissante des fleurs d'eau de cyanobactéries. Afin de mieux prédire et surtout prévenir les risques associés à la prolifération des cyanobactéries, les gestionnaires de l'eau doivent connaître les méthodes les plus efficaces de suivi et d'élimination des toxines, et les facteurs contrôlant les fleurs d'eau de cyanobactéries et leur production de toxines.

Les stratégies qui ont permis aux cyanobactéries de coloniser et de dominer plusieurs types d'environnement sont (1) une pigmentation diversifiée permettant de soutenir la photosynthèse à une faible intensité lumineuse, (2) la capacité de plusieurs espèces à migrer verticalement dans la colonne d'eau lors de conditions relativement calmes permettant d'obtenir la lumière en surface durant le jour et de migrer en profondeurs durant la nuit afin de profiter de la richesse en nutriments, (3) la capacité de certaines espèces à fixer l'azote atmosphérique et d'entreposer des quantités importantes d'azote lorsqu'il est en excès, (4) la capacité à faire des réserves en phosphore et (5) la capacité d'entrer en dormance lorsque les conditions du milieu ne sont plus favorables à leur prolifération, en attendant un environnement meilleur. Ces avantages compétitifs ne permettent toutefois pas d'expliquer à eux seuls la dominance et la persistance des cyanobactéries dans certains plans d'eau. En effet, une multitude de facteurs environnementaux s'ajoute à ces stratégies adaptatives et influence la prolifération des cyanobactéries.

Bien qu'aucun facteur pris individuellement ne soit en mesure de prédire ou d'expliquer la dominance des cyanobactéries, certaines généralisations peuvent être faites. Tout d'abord, le phosphore est sans contredit l'élément limitant dans la plupart des écosystèmes aquatiques et est donc généralement le principal responsable des fleurs d'eau de cyanobactéries. Il est mentionné dans plusieurs études scientifiques qu'un faible ratio entre l'azote et le phosphore favorise les cyanobactéries. Certains facteurs météorologiques influencent également indirectement les cyanobactéries en affectant la stratification thermique des lacs. En effet, les

périodes calmes (absence de vent et de mélange) et des températures élevées favorisent la stabilité de la colonne d'eau (stratification thermique) et ainsi avantagent la dominance des cyanobactéries. Alors que le phosphore et la stabilité de la colonne d'eau semblent être les facteurs clés directement impliqués dans la prolifération de cyanobactéries, la production de cyanotoxines n'est pas nécessairement régulée par ces mêmes facteurs. En effet, plusieurs études suggèrent que l'azote est un élément déterminant dans la production de toxines. Toutefois, les résultats divergent et aucun facteur ne peut expliquer à lui seul la production de cyanotoxines. Plusieurs études suggèrent le rôle indirect des facteurs environnementaux dans la production de toxines par une stimulation de la croissance cellulaire favorisant la production de cyanotoxines.

Des méthodes de détection du phytoplancton sont utilisées pour diagnostiquer la santé des lacs et des cours d'eau. Une détection visuelle par un observateur aguerri permet l'identification de fleurs d'eau de cyanobactéries lorsqu'elles sont déjà dans un stade avancé de développement. Une détection visuelle n'est cependant pas toujours suffisante. L'observation sous microscope permet d'identifier avec certitude la présence de cyanobactéries avant qu'elles ne forment de fleurs d'eau à proprement parler, mais nécessite une expertise en taxonomie. Lorsque l'analyse se fait en mode dépistage (c.-à-d. uniquement les espèces dominantes ou ciblées plutôt qu'une caractérisation complète de la flore planctonique qui nécessite un temps considérable), elle fournit des informations suffisamment détaillées pour évaluer le risque associé à la présence des cyanobactéries et prendre les décisions appropriées. Cependant, la détection des cyanobactéries par leur fluorescence est une approche prometteuse, plus accessible, rapide et déjà utilisée par certains intervenants pour la gestion de l'eau. Différentes technologies fluorimétriques sont développées pour suivre les fleurs d'eau de cyanobactéries en temps réel (profileurs de fluorescence *in vivo*, cytométrie en flux, bouées équipées de fluorimètre, télédétection). D'autre part, les études paléolimnologiques peuvent fournir l'historique des fleurs d'eau de cyanobactéries, ce qui permet de connaître l'évolution de la santé des écosystèmes.

Au Québec, seuls le Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec (CEAEQ) et quelques laboratoires universitaires spécialisés peuvent analyser les cyanotoxines, ce qui contraint notre capacité de faire face aux demandes en temps de crise. Certains bioessais permettent de mesurer la toxicité totale d'un échantillon sans connaître le détail des espèces de cyanobactéries présentes. Les méthodes chromatographiques et de spectrométrie de masse sont sensibles et spécifiques à de nombreuses cyanotoxines, alors que les méthodes

moléculaires (par ex., ELISA, puces ADN) possèdent une sélectivité élevée pour les cyanotoxines mais ne permettent pas de détecter tout le potentiel toxique d'un assemblage de cyanobactéries en milieu naturel. Ces méthodes sont encore en développement pour la plupart.

L'approche la plus prudente de suivi des fleurs d'eau de cyanobactéries est de surveiller les cellules (taxonomie) en plus des toxines (HPLC). En effet, il est possible de trouver, dans un milieu donné, des cyanobactéries à potentiel toxique qui n'ont pas exprimé leur toxicité (les facteurs de contrôle n'étant pas encore clairement élucidés), et des toxines là où les cellules ont pourtant disparu (délai variable nécessaire pour la dégradation des toxines). Toutefois, faire le suivi de la taxonomie et doser les toxines dans une grande quantité de plans d'eau s'avère à la fois laborieux et coûteux. C'est pourquoi l'utilisation d'une méthode de détection des cyanobactéries par la fluorescence *in vivo* dans les endroits à risque pour une analyse routinière des milieux aquatiques est recommandée par plusieurs spécialistes.

1. Écologie des cyanobactéries

1.1 Que sont les cyanobactéries ?

Les cyanobactéries sont des procaryotes (cellule dépourvue de noyau et d'organites intracellulaires) photosynthétiques également appelés cyanophytes ou cyanophycées. Les cyanobactéries font partie d'un groupe ancien de micro-organismes et une grande partie de leur diversité morphologique s'est développée il y a plus de 2 milliards d'années. Bien qu'elles soient aussi connues sous le nom d'algues bleu-vert ou algues bleues, les cyanobactéries sont des bactéries Gram-négatifs photosynthétiques et non des algues. Ce sont les cyanobactéries qui ont produit l'oxygène que nous respirons sur Terre et permis la formation de la couche d'ozone qui nous protège contre les rayons nocifs du soleil. Elles sont également à l'origine de toutes les plantes. Quoiqu'elles ne soient pas réellement des algues au même titre que les diatomées et les algues vertes par exemple, les cyanobactéries partagent les mêmes habitats, compétitionnent pour les mêmes ressources et contribuent à la production primaire des écosystèmes aquatiques. Elles se regroupent en quelque 2 000 espèces réparties en 150 genres (Duy *et al.* 2000). Au Québec, on en retrouve environ 300 espèces.

En milieu aquatique, les cyanobactéries sont dites planctoniques ou pélagiques si elles prolifèrent en suspension dans la colonne d'eau, ou benthiques si elles sont attachées à un substrat. La majorité des cyanobactéries sont photoautotrophes, c'est-à-dire qu'elles tirent leur énergie de la lumière, contrairement aux hétérotrophes qui ne peuvent pas élaborer leur propre matière organique. Les cyanobactéries prolifèrent généralement en milieux aérobiques (en présence d'oxygène), bien qu'elles soient capables de vivre en conditions anaérobiques. Elles nécessitent uniquement de l'eau, du dioxyde de carbone, des substances inorganiques (nutriments) et de la lumière. La photosynthèse est leur principal mode pour obtenir de l'énergie. Toutefois, certaines espèces peuvent survivre dans des conditions de noirceur totale durant de longues périodes (plusieurs mois ou années; Oliver & Ganf 2000). Les cyanobactéries se reproduisent uniquement de façon asexuée. La plupart des espèces de cyanobactéries peuvent produire des toxines (cyanotoxines) et des composés malodorants, bien qu'en concentration infime pour certaines espèces (par ex. les picocyanobactéries, qui

souvent ne représentent pas une biomasse importante par comparaison aux espèces qui forment des fleurs d'eau; Cox *et al.* 2005).

En plus de synthétiser de la chlorophylle *a*, les cyanobactéries produisent aussi des pigments accessoires appelés phycobiliprotéines photosynthétiques telles la phycocyanine (pigment bleu), la phycoérythrine (pigment rouge, chez certaines espèces seulement) et l'allophycocyanine (pigment bleu). Grâce à leurs pigments, les cyanobactéries utilisent efficacement la lumière verte, jaune et orange, portion du spectre qui est généralement moins bien exploitée par les autres algues planctoniques (Mur *et al.* 1999). Elles peuvent ainsi survivre lorsque seule la lumière verte est disponible. C'est la forte concentration en phycocyanine, sous certaines conditions, qui rend les cyanobactéries d'une couleur bleuâtre (Whitton & Potts 2000).

Les cyanobactéries présentent une diversité morphologique considérable. Elles peuvent être solitaires (unicellulaires) ou en colonies, ou bien organisées en trichomes (sans gaine) ou en filaments (avec gaine). Les différentes espèces de cyanobactéries sont généralement distinguées par leurs caractéristiques morphologiques : longueur et largeur des cellules, couleur, forme de l'apex, localisation des granules, présence de gaine, couleur de la gaine, etc. Les cyanobactéries sont toutefois polymorphes et varient en fonction des conditions environnementales, ce qui rend l'identification de l'espèce parfois difficile. Une caractéristique importante pour la distinction des différents genres de cyanobactéries est la présence d'hétérocystes (cellules à paroi épaisse et transparente, fixatrices d'azote atmosphérique). Les hétérocystes se forment à partir des cellules végétatives en conditions limitantes d'azote (voir photo sur la page couverture du rapport).

Grâce à leur grande capacité d'adaptation, les cyanobactéries colonisent la plupart des écosystèmes terrestres et aquatiques d'eaux douce et salée. Certaines espèces sont adaptées à des conditions extrêmes, proliférant par exemple dans la glace, les sources thermales, les eaux ferrugineuses et les pH extrêmes.

1.2 Les caractéristiques uniques des cyanobactéries

1.2.1 Pigments photosynthétiques

Les cyanobactéries utilisent un ensemble de stratégies qui leur a permis de coloniser tous les écosystèmes d'eau douce. D'abord, elles présentent une pigmentation diversifiée qui assure une efficacité photosynthétique élevée et une capacité à soutenir la production photosynthétique nette à une faible intensité lumineuse. Ce sont les phycobiliprotéines qui confèrent cet avantage aux cyanobactéries, comparativement à la plupart des algues, en leur permettant d'exploiter le rayonnement solaire disponible (PAR, *photosynthetically available radiation* ou lumière visible, 400-700 nm) sur une plus grande étendue de longueurs d'ondes.

Une caractéristique importante des cyanobactéries est leur capacité à modifier la composition des pigments-protéines dans leurs complexes photosynthétiques (*light-harvesting complexes*), ce qui leur donne une couleur différente selon les longueurs d'ondes auxquelles elles croissent (Grossman *et al.* 2001). La forme des cellules et la taille des colonies peuvent également influencer l'absorption de la lumière par les différentes espèces de cyanobactéries (Vincent 1989).

Les cyanobactéries ont également développé différentes stratégies de protection contre les rayons ultraviolets (UV) et le rayonnement excessif. Par exemple, elles synthétisent des composés qui agissent comme un écran solaire (mycosporine-like amino acids) et d'autres pigments qui sont photoprotecteurs (caroténoïdes) car ils éliminent les molécules oxydantes résultant du rayonnement excessif. Elles possèdent également des mécanismes efficaces de réparation des composantes cellulaires endommagées par les fortes radiations solaires (par ex., l'ADN; Vincent et Quesada 1993).

Bien que les cyanobactéries n'atteignent pas les taux de croissance maximums observés chez les algues vertes, leur taux de croissance est plus élevé en conditions de faible intensité lumineuse que celui des algues. Cette dernière caractéristique pourrait expliquer pourquoi les cyanobactéries développent souvent des fleurs d'eau dans les milieux eutrophes, où la lumière est souvent réduite (Bartram *et al.* 1999a).

1.2.2 Migrations verticale et horizontale

En condition relativement calme, plusieurs espèces de cyanobactéries peuvent migrer verticalement dans la colonne d'eau grâce à leurs vacuoles gazeuses (structure présente chez plusieurs espèces). Elles peuvent ainsi profiter de la lumière en surface durant le jour, et migrer en profondeur dès la fin de la journée afin d'en exploiter les nutriments qui s'y trouvent souvent en plus grande concentration. En effet, l'absence d'oxygène (anoxie) à la surface des sédiments peut entraîner la remise en suspension du phosphore séquestré et le rendre disponible (Nürnberg 1984; Carpenter *et al.* 1999). Ainsi, les fleurs d'eau sont souvent observées le matin alors qu'elles disparaissent en après-midi (Oliver & Ganf 2000). Cette caractéristique est importante à considérer dans l'élaboration d'un plan d'échantillonnage.

Les cyanobactéries peuvent également ajuster leur position dans la colonne d'eau lorsque l'éclairement est trop élevé, évitant ainsi des dommages causés par un excès de lumière (en particulier les rayons ultraviolets). Le potentiel de migration des cyanobactéries s'étend au-delà de la zone photique et de la thermocline. L'étude classique de Ganf & Oliver (1982) démontre la capacité qu'ont les cyanobactéries de traverser la barrière de densité que représente une thermocline, alors qu'une population composée de *Microcystis aeruginosa* et d'*Anabaena spiroides* migrait jusqu'à une profondeur de 12 m, traversant la thermocline située alors à 7 m (Bold reservoir, Australie, zone photique inférieure à 2.7 m, profondeur maximale du réservoir de 30 à 34 m). Lors d'une expérience réalisée au lac Okaro en Nouvelle-Zélande, les colonies de grande taille de *Microcystis* pouvaient migrer à une vitesse de 50 m par jour (Walsby & McCallister 1987). Dans l'étude de Rabouille & Salençon (2005), les plus petites colonies de *Microcystis* demeuraient dans la couche de mélange (épilimnion), alors que les colonies de plus grande taille traversaient la thermocline pour accéder aux nutriments, améliorant ainsi leur taux de croissance.

Les cyanobactéries régulent leur flottaison en fonction des conditions environnementales, soit en modifiant le taux de formation de vacuoles gazeuses par rapport à la croissance cellulaire, soit en modifiant l'accumulation d'hydrates de carbone et de protéines lors de la photosynthèse (Oliver & Ganf 2000). Les taux d'accumulation et une faible utilisation de ces composés font varier la densité de la cellule et causent l'affaissement des vacuoles gazeuses suite à une augmentation de turgescence cellulaire. La production de vacuoles gazeuses, lorsqu'il y a abondance de lumière, d'azote et de phosphore, est suffisante pour contrevenir à l'augmentation de la densité cellulaire causée par l'accumulation d'hydrates de carbone

(Brooks & Ganf 2001). L'accumulation de réserves de granules de phosphates influence aussi la flottaison des cellules en modifiant leur densité. L'azote est un facteur limitant la régulation de la flottaison des cyanobactéries à vacuoles gazeuses puisqu'il est une composante essentielle à la synthèse de leurs vacuoles. Un environnement où l'azote est limitant affecte particulièrement le pouvoir de flottaison des cyanobactéries non fixatrices d'azote gazeux et peut s'avérer un facteur crucial dans leur remplacement par d'autres espèces phytoplanctoniques (Oliver & Ganf 2000).

La taille de la colonie a une grande influence sur le potentiel de flottabilité des cyanobactéries. Selon la loi de Stokes (Fig. 1), la vitesse de chute ou de flottaison d'une sphère dans un liquide est fonction de la viscosité du fluide, de l'accélération (gravité), de la densité des particules et de leur rayon. La vitesse de sédimentation (ou de flottaison) des cyanobactéries est donc grandement régulée par la taille de la colonie (rayon) et sa densité (importance des vacuoles gazeuses). La forme de la colonie influence également sa flottabilité. Par exemple, les colonies de *Microcystis aeruginosa* ayant un diamètre inférieur à 20 µm ont un pouvoir de migration très limité, alors que les colonies jusqu'à 1 600 µm de diamètre peuvent se transporter verticalement sur une distance de 10 m trois fois par jour (Cronberg & Annadoter 2006).

La loi de Stokes

$$V = (2/9) (\Delta\rho) r^2 g / (\eta \phi)$$

où

- V = vitesse de sédimentation
- $\Delta\rho$ = différence entre la densité de la cellule et de l'eau
- r = rayon de la cellule
- g = constante gravitationnelle
- η = viscosité de l'eau
- ϕ = coefficient de résistance

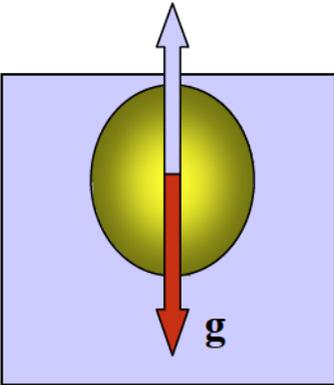


Figure 1. Vitesse de chute ou de flottaison pour une sphère selon la loi de Stokes.

En plus de la migration « active » sur le plan vertical, les cyanobactéries subissent également une migration « passive » horizontale due au vent ou aux mouvements des masses d'eau. Ce phénomène a été étudié par Ishikawa *et al.* (2002) dans un lac de très grande superficie (et

source d'eau potable pour plusieurs grandes villes au Japon), où des fleurs d'eau de cyanobactéries (capables de migrer dans la colonne d'eau) ont été observées au centre du lac, là où les concentrations en nutriments étaient pourtant très faibles. Les auteurs suggèrent que les cyanobactéries se sont développées en zone littorale et ont ensuite été transportées sur plusieurs kilomètres par advection (courants des masses d'eau entraînés par les vents). On comprend dès lors l'ampleur de la complexité spatiotemporelle liée à l'écologie de ces algues lorsqu'on cherche les facteurs qui causent les fleurs d'eau.

1.2.3 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 & 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.

1.2.4 Température

Selon Robarts & Zohary (1987), les taux de croissance maximaux de la plupart des cyanobactéries sont atteints à des températures supérieures à 25 °C. Reynolds & 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 (voir section 1.10). 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 & Zohary (1987), *Microcystis* exhibe une forte baisse du taux de croissance à des températures sous 15 °C. Dans cette étude, le genre *Oscillatoria*¹ 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).

1.2.5 Dormance

Lorsque les conditions du milieu ne sont plus favorables à leur prolifération, les cyanobactéries ont la capacité d'entrer en dormance en attendant un environnement meilleur. Cet état de dormance est possible grâce à la formation de spores ou akinètes (cellules aux parois épaisses contenant des réserves) ou à une modification des cellules végétatives (Mur *et al.* 1999). Les akinètes peuvent ainsi survivre dans les sédiments durant l'hiver et même durant plusieurs années en consommant leurs réserves d'hydrates de carbone par respiration ou fermentation. Les cellules qui remontent vers la surface après la dormance sont unicellulaires ou en colonies de très petite taille.

¹Quelques modifications de la nomenclature pour les genres *Oscillatoria* et *Planktothrix* sont à noter. Les espèces planctoniques du genre *Oscillatoria* avec vacuoles de gaz ont été séparées des autres espèces de ce genre (essentiellement benthiques) et reclassifiées en quatre genres, selon leurs caractéristiques cellulaires et moléculaires : *Planktothrix*, *Limnothrix*, *Planktothricoides* et *Tychonema* (Suda *et al.* 2002). *Planktothrix* comprend deux espèces bien connues qui forment des fleurs d'eau : *P. rubescens* (autrefois *O. rubescens*) et *P. agardhii* (autrefois *O. agardhii*), et *Limnothrix* inclut l'espèce commune *L. redekei* (autrefois *O. redekei*).

1.2.6 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 CO_2 qui initient la dominance des cyanobactéries. Plutôt, il suggère que c'est l'abondance de cyanobactéries qui réduit la concentration en CO_2 (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 CO_2 , H_2CO_3 , HCO_3^- et CO_3^{2-} . Contrairement aux algues, les cyanobactéries peuvent aussi utiliser le bicarbonate comme source de carbone inorganique en plus du CO_2 , ce qui peut être un avantage compétitif lorsque le pH est élevé et que le système est concentré en bicarbonate mais faible en CO_2 (Pick & Lean 1987).

1.2.7 Prédation

Les cyanobactéries ne sont pas la source de nourriture préférée du zooplancton. En effet, en plus de la production de toxines, les cyanobactéries peuvent sécréter 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 (Smayda 1997). Les substances allélopathiques se distinguent des cyanotoxines puisqu'elles sont des métabolites secondaires. Les cyanobactéries évitent également la prédation par le zooplancton en se groupant en colonies trop volumineuses pour être ingérées. Ainsi, même si durant certaines périodes, leur taux de croissance est similaire ou inférieur aux algues, la perte par la prédation étant faible ou nulle, les cyanobactéries montrent de fortes augmentations de biomasse lorsque les conditions leurs sont favorables. La pression par la prédation peut toutefois maintenir plus courte la longueur des filaments de certaines espèces de cyanobactéries, et ainsi réduire la formation d'hétérocystes (qui dépend de la longueur des filaments; Chan *et al.* 2004).

Ghadouani *et al.* (2006) ont étudié l'effet de la variation de la biomasse cyanobactérienne sur la structure de la communauté de zooplancton dans quatre lacs eutrophes en Alberta. L'étude a démontré que la biomasse des cladocères était négativement corrélée à la biomasse des cyanobactéries. L'augmentation de la biomasse des cyanobactéries aurait causé un changement dans la structure de la communauté de zooplancton en favorisant le zooplancton de petite taille tel que les copépodes. Une variation de la structure de la communauté

zooplanctonique peut provoquer des changements importants dans le fonctionnement des systèmes lacustres. Les résultats de cette étude pourraient expliquer l'échec des tentatives de gestion des fleurs d'eau de cyanobactéries par biomanipulation comme celles impliquant l'ajout de zooplancton prédateur.

Bien que les cyanobactéries ne soient généralement pas considérées comme une source importante de nourriture pour le zooplancton, une étude conduite par Patoine *et al.* (2006) dans les lacs des Prairies Canadiennes suggère que les cyanobactéries fixatrices d'azote atmosphérique sont importantes pour le métabolisme des lacs et la chaîne alimentaire. Selon cette étude, il est impossible pour l'instant de déterminer si l'azote atmosphérique transféré vers le zooplancton provient directement de l'ingestion de cyanobactéries fixatrices d'azote, ou indirectement de l'azote fixé par les cyanobactéries et excrété par celles-ci, puis assimilé par les algues pour ensuite être transféré dans la chaîne trophique.

1.2.8 Sulfure d'hydrogène et faible concentration en oxygène

Plusieurs espèces de cyanobactéries peuvent supporter de très faibles concentrations en oxygène et certaines souches peuvent même tolérer des concentrations en sulfure dissous à des niveaux bien supérieurs à ceux tolérés par les algues (Whitton & Potts 2000). Ces conditions sont fréquemment rencontrées en milieux eutrophes lorsque l'hypolimnion est anoxique. Les cyanobactéries qui migrent pour profiter de la richesse en nutriments plus près des sédiments (alors que l'épilimnion est pauvre en nutriments l'été dû à une forte croissance algale) seront confrontées à de telles conditions. Les cyanobactéries sont aussi retrouvées dans des environnements riches en sulfure d'hydrogène, conditions toxiques pour certaines algues et cyanobactéries non-adaptées (Cohen *et al.* 1986). Quelques espèces de cyanobactéries peuvent utiliser le H_2S comme donneur d'électrons en plus de l' H_2O . Cette dernière caractéristique semble absente chez les algues, bien que certaines diatomées soient tolérantes à de fortes concentrations en H_2S .

1.2.9 Les cyanobactéries, des organismes primitifs très compétitifs

Les cyanobactéries sont adaptées à une multitude de conditions environnementales et excellent particulièrement sous conditions extrêmes. Il n'est donc pas surprenant qu'elles aient

été parmi les premiers organismes à coloniser la Terre et qu'elles soient encore aujourd'hui très compétitives et parfois dominantes. Ce résumé des caractéristiques et adaptations des cyanobactéries n'est pas exhaustif mais présente une image générale de cet organisme primitif. Tous ces facteurs rendent les cyanobactéries très compétitives, surtout à la fin de l'été lorsque la stratification est fréquente et les nutriments en déficit dans l'épilimnion. Par contre, toutes les espèces de cyanobactéries ne possèdent pas ces aptitudes de façon égale et les stratégies d'adaptation au milieu sont variables selon les espèces et les conditions environnementales. De plus, puisque les cyanobactéries ont peu de prédateurs et puisqu'elles ont la capacité d'éviter la sédimentation par le biais de la flottaison, les taux de perte des cyanobactéries sont généralement faibles (Vincent 1989). Leurs taux de croissance plus lents sont alors compensés par la forte prévalence des populations une fois qu'elles sont établies (Mur *et al.* 1999), et par leur capacité à modifier l'environnement aquatique à leur avantage.

1.3 Qu'est-ce qu'une fleur d'eau de cyanobactéries?

Une multitude de termes se rattachant au phénomène des fleurs d'eau de cyanobactéries sont utilisés dans la littérature, ce qui peut parfois porter à confusion. Les termes « fleur d'eau », « floraison », « efflorescence » et en anglais « bloom » ou « HAB (harmful algal bloom) » désignent le résultat d'une phase de prolifération massive de cyanobactéries, se traduisant par une apparition importante de biomasse, généralement sur une courte période de temps et pouvant persister plus ou moins longtemps selon les cas. Une perte de diversité spécifique est alors observée dans le phytoplancton alors qu'une ou deux espèces deviennent en général largement dominantes. Lorsque les cyanobactéries prolifèrent ou s'accumulent à la surface, des agrégats flottants appelés « écumes » ou « mousses » et en anglais « scums » sont souvent observés. Les écumes sont la conséquence d'un premier mécanisme de concentration de cellules causée par la migration vers la surface des cellules réparties dans la colonne d'eau, puis d'un second mécanisme de concentration causé par un vent constant poussant cette accumulation de cellules vers le rivage.

Il est difficile de définir un seuil de biomasse caractérisant une fleur d'eau étant donné la multitude de circonstances à considérer, incluant la diversité des espèces et le statut trophique du milieu. Le terme « floraison » ou « fleur d'eau » (*bloom*) semble être employé de façon plus ou moins arbitraire dans la littérature traitant de phycologie et d'écologie. Selon Oliver & Ganf (2000), une fleur d'eau n'est pas due à une croissance extrême des cyanobactéries, mais

plutôt à la migration en surface (lors de conditions calmes) d'une population déjà existante. D'autres experts soutiennent que ces termes devraient non seulement être associés à une forte abondance de cellules, mais également à un taux élevé de croissance. Selon Legendre (1990), une fleur d'eau survient lorsque le quasi équilibre des populations de phytoplancton est surpassé et que la production dépasse les pertes. Dans un article portant sur l'ambiguïté du terme fleur d'eau, Smayda (1997) suggère qu'elles sont un processus tropho-dynamique impliquant des propriétés autres que la biomasse, la densité ou la potentielle toxicité des espèces. Par exemple, une population peut être considérée en floraison avec une abondance de seulement 10 cellules par ml, si normalement l'abondance s'élève à moins de 0.1 cellule par ml (correspondant approximativement à sept générations de croissance si aucune perte par la prédation). Smayda (1997) soutient également que les processus qui influencent l'occurrence des espèces, néfastes ou non, peuvent être largement différents de ceux qui régulent leur prolifération.

Au Québec, le MDDEP définit une fleur d'eau comme étant une densité très importante d'algues microscopiques ou de cyanobactéries qui résulte d'une prolifération excessive de ces micro-organismes (Blais 2006). Les niveaux potentiels maximaux d'une fleur d'eau diffèrent selon les espèces, et la capacité de support d'un écosystème influence l'ampleur de la fleur d'eau. Ce qui constitue une fleur d'eau n'est donc pas simplement une question de biomasse, mais est plutôt relié à des aspects régionaux et saisonniers et dépend de l'espèce en cause. Roelke & Buyukates (2002) décrivent les fleurs d'eau comme étant une déviation de l'état « normal » des écosystèmes puisqu'elles perturbent le patron normal de succession du phytoplancton. En plus de la difficulté à définir le terme « fleur d'eau », la distinction entre les fleurs d'eau bénignes et néfastes ajoute à la confusion. Le stade de prolifération pour les espèces bénignes est souvent défini en unité de biomasse, alors que la concentration en toxines est généralement utilisée pour définir une fleur d'eau néfaste. Toutefois, lorsque qu'il n'est pas possible de suivre un plan d'eau de façon régulière pour en mesurer les toxines, la présence d'espèces à potentiel toxique est généralement considérée comme une indication qu'une fleur d'eau pourrait représenter un risque pour la santé.

Il est important de mentionner qu'une fleur d'eau de cyanobactéries n'est pas nécessairement toxique. Selon Santé Canada, 30 à 50 % des fleurs d'eau ne sont pas toxiques. Toutefois, Shirai *et al.* (1991) indiquent que la proportion des souches toxiques dans un lac eutrophe peut varier de 6 à 86 % en fonction des facteurs environnementaux affectant la toxicité. Selon Blais (2002), la valeur médiane de la proportion de cyanobactéries toxiques par rapport aux

cyanobactéries totales était très élevée à la baie Missisquoi en 2001 (88 % dans les fleurs d'eau et 100 % dans les écumes). C'est aussi ce qu'ont observé Boissonneault *et al.* (2007) dans une étude sur sept lacs du Québec touchés par les fleurs d'eau de cyanobactéries. De fortes concentrations en toxines peuvent également être mesurées en absence de fleurs d'eau. Par exemple, *Planktothrix agardhii* est une espèce qui ne forme généralement pas de fleurs d'eau, mais peut contenir une forte concentration en toxines (Sivonen & Jones 1999). La relation entre les concentrations en toxines et la biomasse de cyanobactéries est donc très variable selon les études. En effet, certains auteurs rapportent qu'il n'y a pas de corrélation (Jacoby *et al.* 2000), alors que d'autres indiquent une corrélation positive (Kotak 1996). Encore une fois, il est possible que la variabilité spatiotemporelle associée aux cyanobactéries et l'influence des facteurs météorologiques (par ex., vent faible et fort rayonnement solaire stabilisant la colonne d'eau) et des méthodes d'échantillonnage (par ex., surface ou colonne d'eau moyennée) soient en partie responsables du manque de concordance entre les études et du manque de corrélation entre la biomasse et les toxines. Il apparaît également plausible que la variabilité physiologique soit en cause, ainsi que la variabilité génétique entre des souches.

1.3.1 Fleur d'eau versus eutrophisation

Bien que l'apparition de fleurs d'eau de cyanobactéries soit généralement observée en milieux eutrophes, des conditions fortement dégradées ne sont pas essentielles à la prolifération massive de cyanobactéries, et *vice-versa*. Il est donc important de faire la distinction entre les termes « fleurs d'eau » et « eutrophisation ». L'eutrophisation a été définie de plusieurs façons dépendamment des auteurs et des disciplines. Brièvement, l'eutrophisation résulte de l'enrichissement de l'eau par des nutriments (particulièrement le phosphore et l'azote) provoquant une prolifération excessive des végétaux aquatiques, des algues ou des cyanobactéries et ensuite une diminution de l'oxygène (lorsque cette biomasse est décomposée par les bactéries hétérotrophes). Il est important de mentionner que l'eutrophisation est un phénomène naturel, mais grandement accéléré par les activités humaines (par ex., au lac Saint-Augustin; Pienitz *et al.* 2006). Puisque le phosphore est considéré comme étant l'élément limitant à la croissance des plantes, des algues et des cyanobactéries en eaux douces, il est généralement pointé du doigt comme étant le principal responsable de l'eutrophisation (Fig. 2). Les échelles trophiques en milieux lacustres sont ainsi

le plus souvent définies par leur concentration en phosphore total (oligotrophe < 10 µg P L⁻¹, mésotrophe 10-30 µg P L⁻¹, eutrophe 30-100 µg P L⁻¹, hypereutrophe > 100 µg P L⁻¹).

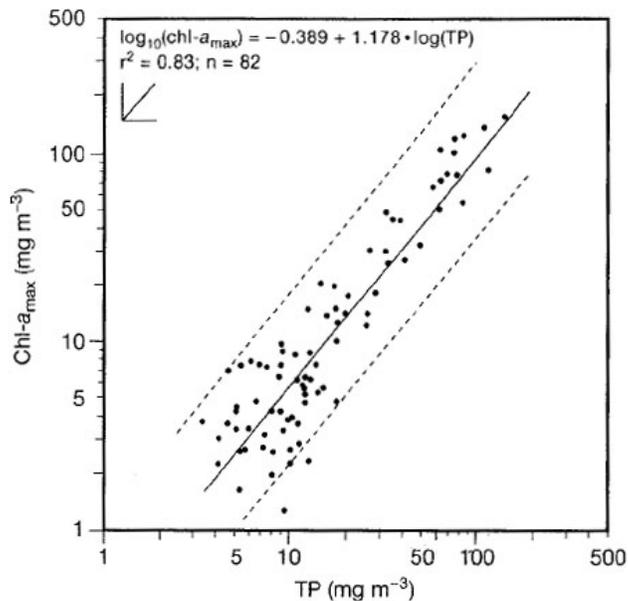


Figure 2. Chlorophylle a maximale (Chl_a_{max}) en fonction du phosphore total moyen estival dans 82 lacs de l'Europe, Amérique du Nord et Nouvelle-Zélande. Tirée de Kalff (2002; Fig. 21-31).

1.3.2 Persistance d'une fleur d'eau

Plusieurs hypothèses ont été proposées afin d'expliquer la présence et la persistance des fleurs d'eau ou des écumes à la surface d'un plan d'eau. Les cyanobactéries peuvent ajuster leur flottaison afin de tirer le meilleur parti des conditions environnementales, c'est-à-dire un bon éclairage dans les couches supérieures de la colonne d'eau durant le jour et une richesse en éléments nutritifs en profondeur durant la nuit. Il est donc fréquent que l'écume due à une fleur d'eau disparaisse en fin de journée pour réapparaître le matin. Mais comment expliquer la persistance d'écume pendant plusieurs jours? Walsby (1994) suggère que ce phénomène pourrait être causé par une défaillance de la régulation de flottaison due à des dommages physiologiques ou à la sénescence des cellules. En effet, il est suggéré qu'une exposition excessive à de fortes intensités lumineuses en surface induit des dommages physiologiques diminuant la croissance et la photosynthèse, réduisant ainsi la régulation de la flottaison.

Il est aussi possible qu'une autre colonie de cyanobactéries forme une barrière physique, empêchant les cellules qui ont perdu leur flottaison de couler vers le fond. Ce phénomène a été démontré par Ibelings & Mur (1992) dans une couche d'écume de *Microcystis* où les colonies présentes en surface n'avaient plus de flottaison, mais étaient retenues par les colonies sous-jacentes qui agissaient de barrière au mouvement de descente. La persistance de l'écume a aussi été attribuée à une limitation de carbone inorganique. Klemer *et al.* (1996) ont montré qu'un manque de CO₂ peut provoquer une flottaison en empêchant simultanément l'affaissement des vacuoles gazeuses et l'accumulation d'hydrates de carbonés (agissant comme lests). Bouchard Valentine (2004) suggère que les précipitations peuvent entraîner les cellules vers les couches plus profondes. Les événements de précipitation, accompagnés d'une réduction du rayonnement solaire et souvent d'une augmentation de la force du vent, engendrent un mélange de la colonne d'eau. En effet, il a observé deux diminutions importantes dans la densité de cellules en surface suite à deux épisodes de précipitations, concordant avec une augmentation de l'abondance des cellules à 4.5 m. L'absence de précipitations pourrait alors être un facteur favorisant la persistance des cyanobactéries en surface.

1.4 Les cyanotoxines

La présence de toxines a été rapportée dans pratiquement toutes les régions où les cyanobactéries ont été étudiées, faisant de la cyanotoxicose un problème d'envergure mondiale. Les toxines de cyanobactéries sont généralement classées selon leur mode d'action : les hépatotoxines (foie), les neurotoxines (système nerveux) et les dermatotoxines (peau). Elles peuvent également être catégorisées selon leur structure chimique (microcystines, cylindrospermopsines, anatoxines, saxitoxines, etc.; Fig. 3) ou selon leur type de molécules (alkaloïdes, lipopolysaccharides, polycétides et peptides). Les cyanotoxines sont principalement libérées à l'extérieur de la cellule lors de la sénescence et de la lyse cellulaire. La lyse cellulaire peut entre autre être causée par les attaques virales (cyanophages ou cyanovirus naturellement présents en milieux aquatique; Suttle 2000) ou les algicides.

Il a été démontré qu'au moins 46 espèces de cyanobactéries ont le potentiel de produire des toxines (Ernst *et al.* 2005). Les cyanotoxines les plus communes appartiennent au groupe des microcystines (MC). Ces peptides cycliques sont principalement produits par les genres *Anabaena*, *Anabaenopsis*, *Nostoc*, *Microcystis*, *Oscillatoria* et *Nodularia*, les trois derniers

étant les plus toxiques (Haider *et al.* 2003). Jusqu'à présent, près de 80 variantes de MC ont été identifiées (Dietrich & Hoeger 2005). Selon Haider *et al.* (2003), le potentiel d'une souche de cyanobactéries à être toxique dépend principalement du fait qu'elle possède le gène de production de toxines.

Le caractère toxique et non toxique d'une même espèce peut varier entre les différentes souches et entre les clones d'une même culture (Carmichael 1992). De plus, la même souche est susceptible de produire plusieurs toxines. L'expression ou la non-expression de ce gène dépendrait des conditions environnementales (Jacoby *et al.* 2000). Selon Kurmayer *et al.* (2004), il semble que les gènes associés à la production de toxines soient toujours présents chez certaines espèces et que la cooccurrence de producteurs et non-producteurs de toxines soit uniquement due à l'inactivation de ces gènes. Toutefois, chez d'autres espèces, la cooccurrence des producteurs et non-producteurs de toxines peut également être due à la présence/absence de ces gènes. En ce sens, la grande variabilité biogéographique des souches d'une même espèce rend difficile l'extrapolation du risque à la santé des usagers pour un ensemble de milieux aquatiques. Il semble donc important que le suivi des cyanobactéries et de leurs toxines ne se fasse pas uniquement dans un nombre limité de plans d'eau. Une liste non exhaustive de genres ou d'espèces de cyanobactéries potentiellement toxiques est notamment présentée dans le rapport français de l'AFSSA (2006) et sur le site www.cyanosite.bio.purdue.edu.

Un autre produit de synthèse des cyanobactéries, un acide aminé neurotoxique appelé beta-méthyl-amino-alanine (BMAA), mérite également d'être mesuré dans l'eau, les poissons et les organismes destinés à la consommation humaine (Cox *et al.* 2005). Contrairement aux autres neurotoxines dont la production dépend de la phylogénie de l'espèce, le BMAA est produit par toutes les espèces de cyanobactéries. Le BMAA peut également être bioaccumulé dans la chaîne trophique.

Les deux sources majeures d'exposition aux cyanobactéries et à leurs toxines sont la consommation d'eau et l'utilisation de l'eau à des fins récréatives. Les mécanismes d'action pharmacocinétique et métabolique des cyanobactéries sont discutés dans un rapport publié en 2004 par le Groupe scientifique sur l'eau de l'Institut national de santé publique du Québec (Groupe scientifique sur l'eau, INSPQ 2004). Ce rapport présente également des données toxicologiques et épidémiologiques, les méthodes analytiques, les limites de détection et les seuils de quantification liés aux cyanotoxines, ainsi que les recommandations québécoises et

canadiennes. Un bref document préparé par le même groupe a également été publié en 2005 au sujet des critères d'intervention et des seuils d'alerte proposés pour les cyanobactéries (Groupe scientifique sur l'eau, INSPQ 2005).

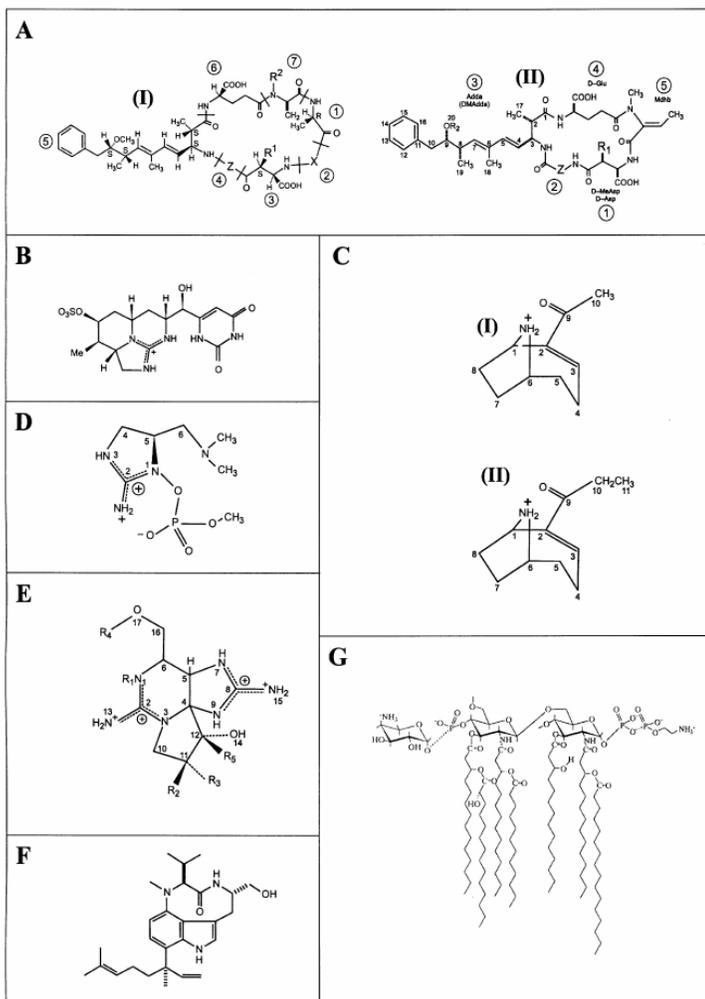


Figure 3. Les structures chimiques diverses des cyanotoxines. A: microcystines (I) et nodularines (II) (X et Z sont des variantes d'acides aminés, R = H ou CH₃), B: cylindrospermopsine, C: anatoxine-a (I) et homoanatoxine-a (II), D: anatoxine-a(s), E: PSPs, F: lyngbyatoxine, G: lipopolysaccharides (LPS). Tirée de Briand *et al.* (2003).

Bien que les méthodes d'identification, de décompte cellulaire et de dosage des cyanobactéries et de leurs toxines soient efficaces et précises, il est en soi très difficile d'estimer la toxicité d'une fleur d'eau. La complexité de cette tâche découle principalement du fait que plusieurs types et variétés de toxines sont produits par les cyanobactéries. Par exemple, les cyanobactéries productrices de MC synthétisent généralement entre 4 et 10 variantes différentes de MC (Fastner *et al.* 1999). De plus, dépendamment d'une multitude

de facteurs encore hypothétiques, la concentration en toxines produites par les cellules peut varier. Les taux de production de toxines peuvent être extrêmement rapides. En effet, Kameyama *et al.* (2004) ont observé que la production de MC par une fleur d'eau de *Microcystis* a augmenté par un facteur de six à l'intérieur d'une période de 36 heures. Il est également difficile d'estimer la toxicité d'une fleur d'eau vu la variabilité des cibles (par ex., foie, système nerveux, peau). Le fait qu'une même espèce de cyanobactérie puisse être toxique ou non selon la souche ajoute aussi une part de complexité.

1.4.1 Pourquoi les cyanobactéries produisent-elles des toxines?

La production de cyanotoxines est-elle une simple conséquence des processus environnementaux ou découle-t-elle d'une adaptation ou sélection particulière? 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 & 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 & Gjølme (1995) que la production de MC 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.

1.4.2 La fixation de l'azote atmosphérique et la synthèse des vacuoles gazeuses

La majorité des cyanobactéries responsables de la formation de fleurs d'eau sont des espèces possédant des vacuoles gazeuses. Les genres les plus communs sont *Anabaena*, *Anabaenopsis*, *Aphanizomenon*, *Nodularia*, *Cylindrospermopsis*, *Gloeotrichia*, *Oscillatoria*, *Spirulina*, *Microcystis*, *Gomphosphaeria* et *Coelosphaerium*. Parmi ces genres, les six

premiers ont des hétérocystes et sont capables de fixer l'azote atmosphérique (Oliver & Ganf 2000). La fixation d'azote pourrait encourager la production de toxines par deux mécanismes: en accélérant la croissance cellulaire (si l'azote est limitant) ou en procurant un surplus d'azote pour la production de toxines (si l'azote n'est pas limitant). Néanmoins, il y a beaucoup de variabilité dans la littérature sur les explications et les évidences de cette relation. De plus, certaines espèces sont toxiques même si elles ne sont pas fixatrices d'azote (par ex., *Microcystis*).

1.4.3 La dégradation *in situ* des cyanotoxines

Les cyanotoxines peuvent être éliminées selon différents processus tels la biodégradation par les bactéries, la photolyse (dégradation par la lumière), la dégradation thermique, l'adsorption aux particules en suspension, la liaison aux phosphates et la dilution (Holst *et al.* 2003; Tsuji *et al.* 2001). Les deux plus importants processus naturels d'élimination des cyanotoxines sont la dégradation par les bactéries et la photolyse.

De façon générale, plusieurs jours sont nécessaires avant que la dégradation des toxines par les bactéries soit initiée, mais une fois initiée, elle se poursuit à des taux relativement élevés et est généralement complétée en une semaine (Chorus *et al.* 2001). Toutefois, la période de temps nécessaire avant le début de la dégradation par les bactéries ainsi que le temps requis pour une dégradation complète des toxines varie grandement selon les études. Quelques études menées en laboratoire suggèrent que le temps nécessaire à la dégradation de la MC varie de quelques jours à plusieurs semaines, dépendamment de l'inoculum d'origine (voir Chorus *et al.* 2001 pour une description de ces études). La vitesse de dégradation peut être influencée par la concentration initiale en cyanotoxines, et par les facteurs qui affectent la physiologie des bactéries (par ex., composition de la microflore, température et pH de l'eau; voir section 1.10.4).

Selon Sivonen et Jones (1999), la persistance de la MC est plus élevée que celle de l'anatoxine, probablement due à sa plus grande complexité moléculaire. Lahti *et al.* (1997) font état d'un délai de 30 jours avant d'obtenir une réduction d'un ordre de grandeur des concentrations en MC-LR dissoute (c.-à-d. libres) à une température de 8°C, alors que 15 jours ont été nécessaires à la dégradation de MC-LR dans le matériel particulaire. Cette étude avait été conduite en mésocosme naturel dans une petite baie peu profonde du Lac

Tuusulanjärvi en Finlande. Jones *et al.* (1994) ont, pour leur part, observé un résiduel de MC-LR dans certains échantillons après une incubation de 23 jours. Selon d'autres auteurs, les MC en conditions naturelles pourraient persister durant plusieurs mois ou années (Harada *et al.* 1996; Sivonen & Jones 1999).

Lathi *et al.* (1997) ont testé la capacité d'un grand nombre de souches de bactéries isolées de l'eau et des sédiments d'un lac à dégrader la MC, et ont trouvé que seulement 17 % des souches avaient cette capacité. De plus, bien que les MC soient dégradées par la plupart des consortia de bactéries, il semble qu'un délai de plusieurs jours ou semaines soit nécessaire avant que la dégradation soit initiée. Ce résultat est en accord avec la conclusion de Hyenstrand *et al.* (2003) que les bactéries doivent d'abord s'adapter aux métabolites des cyanobactéries avant que la dégradation de la MC ne devienne efficace. En effet, les résultats de son étude indiquent une plus faible dégradation de la MC-LR au mois de mai comparativement au mois de septembre.

Bien que la photolyse n'atteigne pas les taux de dégradation par les bactéries, elle est initiée sans délais et contribue de façon significative à l'élimination des toxines dans les eaux de surface. La photolyse directe (absorption de photons qui induit une transformation de la molécule) des MC par les rayons solaires est négligeable étant donné que leur absorption est faible dans la région spectrale du visible. La photolyse survient donc uniquement de façon indirecte, via des substances capables d'absorber les rayons du soleil (par ex., pigments et substance humiques; Chorus *et al.* 2001). Selon les résultats de Welker & Steinberg (2000), la présence de substances humiques est nécessaire afin d'initier le processus de photolyse. Sous l'éclairement et le spectre des latitudes moyennes européennes, la demi-vie de la MC-LR a été estimée à environ 90-120 jours par mètre de profondeur dans les eaux de surface (considérant seulement la photolyse; Welker & Steinberg 2000). Cette période de dégradation est relativement longue en comparaison à la dégradation causée par l'activité microbienne. De plus, selon Welker & Steinberg (2000), la demi-vie de la MC dans les lacs profonds est plus longue que la saison de croissance, ce qui suggère que la photolyse n'est significative que pour les lacs peu profonds.

L'anatoxine-a est relativement stable dans le noir mais subit rapidement une photolyse lorsqu'elle est exposée à la lumière (Sivonen & Jones 1999). Toutefois, il semble que cette dégradation rapide (demi-vie d'environ 14 jours lorsque la concentration initiale est autour de $10 \mu\text{g L}^{-1}$) ne soit possible qu'en condition de pH relativement alcalin (pH entre 8 et 10), ce qui

est plutôt rare dans les lacs du Québec. Selon Duy *et al.* (2000), les neurotoxines sont des composés labiles qui se décomposent rapidement en composés non toxiques dans les conditions naturelles. Kiviranta *et al.* (1991) étaient arrivés à la même conclusion suite à une étude en laboratoire où l'anatoxine-a avait été rapidement dégradée par une espèce de *Pseudomonas* (bactérie hétérotrophe) vivant en association avec la souche d'*Anabaena circinalis* étudiée.

En somme, les études sur la dégradation des cyanotoxines ont produit des résultats très variables qui ne permettent pas d'affirmer avec certitude le temps nécessaire pour une disparition complète des toxines. Cette variabilité découle en partie des méthodes utilisées (par ex. études menées en conditions naturelles ou en laboratoire) ainsi que de la grande diversité des conditions environnementales et des assemblages microbiens présents dans l'eau. La grande complexité des interactions possibles en milieu naturel (d'ordre chimique et biologique, pouvant ralentir ou accélérer le processus de dégradation) nécessitera davantage d'études avant que nous soyons en mesure d'extrapoler ces résultats et d'établir des critères de salubrité une fois une fleur d'eau disparue dans le cadre d'une gestion des risques pour la santé.

1.4.4 La persistance des cyanotoxines dans les écumes séchées

Si les toxines peuvent persister dans l'environnement pendant plusieurs jours suite à un épisode de fleur d'eau, qu'en est-il des écumes séchées sur les berges? Les résultats de l'étude de Brunberg & Blomqvist (2002) suggèrent que la survie des cellules sur les berges est très faible durant l'hiver. Jones *et al.* (1995) ont tenté, sans succès, de faire germer les cellules déshydratées depuis 5 mois et accumulées dans des écumes séchées sur le littoral. Il ne semble donc pas avoir lieu de s'inquiéter de la survie des cyanobactéries dans les écumes séchées et accumulées sur les berges tard à l'automne comme source de cellules pour le printemps suivant. Il est toutefois possible que la survie des cellules déshydratées puisse causer un problème suite à une réhydratation de l'écume à l'intérieur de la même saison. Ces questions devraient être examinées pour les conditions spécifiques au Québec. Néanmoins, il est important de considérer la persistance éventuelle des toxines à l'intérieur de cette matrice. Jones *et al.* (1995) ont montré que la concentration en microcystines provenant d'écumes séchées depuis 5 mois était similaire à la concentration observée dans les écumes fraîches, ce qui suggère que la réhydratation du matériel séché sur les berges (par ex. due à

l'augmentation du niveau de l'eau, de fortes pluies) peut représenter un risque de toxicité. Ainsi, si une levée d'interdiction de baignade n'est basée que sur des critères visuels (par ex. la couleur de l'eau, la présence d'écumes à la surface de l'eau) plutôt que sur un échantillonnage des toxines, le risque d'intoxication pourrait persister.

1.5 Conditions favorisant la prolifération des cyanobactéries

1.5.1 Différentes théories sur la dominance des cyanobactéries

Plusieurs études se sont arrêtées sur la question du succès et de la dominance des cyanobactéries dans un vaste étendu d'environnements. Jusqu'à présent, la littérature sur le sujet est très riche et inclut plusieurs théories qui pourraient expliquer leur succès. Cronberg & Annadotter (2006) présentent huit de ces théories :

L'hypothèse du ratio NT:PT (azote total sur phosphore total) explique la dominance des cyanobactéries par un faible ratio d'azote total par rapport au phosphore total dans l'eau. Souvent ces conditions sont corrélées avec une grande concentration de phosphore total.

L'hypothèse de la faible lumière suggère que les cyanobactéries sont favorisées par un faible éclairage dans la colonne d'eau causé par de fortes abondances en phytoplancton.

L'hypothèse de la flottaison stipule que le succès des cyanobactéries est associé à leur habileté à réguler leur position dans la colonne d'eau.

L'hypothèse de la température élevée suggère que les fleurs d'eau de cyanobactéries sont stimulées par des températures élevées de l'eau.

L'hypothèse de la prédation stipule que la dominance des cyanobactéries pourrait être expliquée par leur résistance à la prédation par le zooplancton.

L'hypothèse des éléments traces postule que les cyanobactéries ont besoin d'une plus grande quantité d'éléments traces (fer et molybdène) que les algues.

L'hypothèse des réserves explique que les cyanobactéries possèdent un avantage compétitif puisque la migration leur permet de faire des réserves de phosphore près des sédiments.

L'hypothèse de l'azote inorganique suggère que les cyanobactéries non-fixatrices d'azote sont favorisées par l'azote sous forme d'ammonium, alors que les algues sont

favorisées par l'azote sous forme de nitrates. Les cyanobactéries fixatrices d'azote sont pour leur part favorisées en condition de limitation d'azote.

Bien entendu, aucune de ces huit hypothèses n'est en mesure d'expliquer individuellement l'apparition d'une fleur d'eau de cyanobactéries et ces hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives. De plus, il semble que plusieurs études mentionnées dans la littérature ont obtenu des conclusions contradictoires. Les paragraphes qui suivent ont pour objectif d'apporter de l'information supplémentaire au sujet de ces hypothèses. Toutefois, bien qu'aucun facteur pris individuellement ne soit en mesure de prédire ou d'expliquer la dominance des cyanobactéries, certaines généralisations peuvent être faites (voir Yoo *et al.* 1995).

1.5.2 Conditions de Reynolds et Walsby (stratification thermique)

Bien que la succession saisonnière soit un processus naturel, plusieurs facteurs environnementaux influencent le patron naturel de distribution du phytoplancton en favorisant particulièrement la prolifération des cyanobactéries. Selon Reynolds et Walsby (1975), l'établissement d'une fleur d'eau de cyanobactéries (possédant des vacuoles gazeuses) nécessite d'abord qu'il y ait une population préexistante (nutriments assez abondants sur une période de temps assez longue pour permettre la croissance des cyanobactéries dans la colonne d'eau). Ensuite, une augmentation du mélange de la colonne d'eau (nuits fraîches, vents plus forts) déclenche une réponse physiologique (diminution de la lumière moyenne reçue, pulse de nutriments) résultant en une augmentation de la flottabilité des cellules lorsque les conditions redeviennent calmes (faibles vents). C'est l'établissement d'une période prolongée de stabilité (canicule, fort ensoleillement, hausse des températures la nuit) qui permet finalement la sur-flottabilité des cellules et leur accumulation en surface (se manifestant parfois sous forme d'écume).

Plusieurs autres études ont observé que la stratification thermique joue un rôle important pour la dominance des cyanobactéries (par ex. Visser *et al.* 1996; Lindenschmidt & Chorus 1997; Nakano 2001; Bouchard Valentine 2004). Selon Reynold (1992), la période de floraison est caractérisée par la séparation verticale (stratification thermique) des deux ressources principales essentielles à la croissance du phytoplancton, soient la lumière et les éléments nutritifs. En effet, lors de prolifération algale importante, les concentrations en nutriments dans la zone photique sont très faibles suite aux prélèvements par les algues et les cyanobactéries.

Au contraire, les couches d'eau plus profondes (métalimnion et hypolimnion) sont généralement riches en nutriments étant donné la faible croissance algale (faible éclaircissement et qualité spectrale sous-optimale), ou suite au relargage des nutriments contenus dans les sédiments (particulièrement en conditions anoxiques; Fig. 4). En absence de mélange, le phytoplancton devient alors carencé en l'une ou l'autre de ces ressources. De plus, le phytoplancton, plus dense que l'eau, aura tendance à sédimenter vers le fond lorsqu'il n'y a plus de turbulence causée par le mélange. C'est à ce moment que les cyanobactéries possédant des vacuoles gazeuses sont avantagées. Les autres espèces de phytoplancton possédant des flagelles (plusieurs espèces d'algues vertes et les dinoflagellés) peuvent aussi migrer dans la colonne d'eau, mais elles sont généralement moins efficaces que les cyanobactéries.

Cette stratification estivale, qui demeure jusqu'au mélange automnal, caractérise les lacs suffisamment profonds des régions tempérées. Certains lacs moins profonds sont aussi touchés par les fleurs d'eau de cyanobactéries, la stabilité thermique de la colonne d'eau y jouant encore un rôle fondamental, mais cette fois c'est la stratification temporaire (s'établissant dans l'épilimnion) mais fréquente (souvent diurne) qui sera nécessaire pour l'établissement d'une dominance par les cyanobactéries. De même, à l'automne, c'est l'alternance de périodes ensoleillées (stabilité) et de périodes de mélange (apport de nutriments) qui permettra la persistance des fleurs d'eau. Au lac Saint-Augustin près de Québec (profondeur moyenne de 3 mètres), où la concentration en phosphore total est très élevée ($> 50 \mu\text{g L}^{-1}$; conditions eutrophes), Bouchard Valentine (2004) a attribué la dominance des cyanobactéries à une alternance de périodes de stratification à court terme et de mélange. En effet, si de courtes périodes d'anoxie près du fond sont générées lorsque la colonne d'eau est stable, cette anoxie peut entraîner la libération du phosphore des sédiments, qui se trouve ensuite distribué dans la colonne d'eau en période de mélange (Bouchard Valentine 2004; voir Fig. 6 ci-après). Si la colonne d'eau est mélangée trop souvent, l'anoxie ne peut se former et la libération du phosphore des sédiments ne peut se faire aussi efficacement. Par exemple, au lac Rotongaio en Nouvelle-Zélande, un lac monomictique (mélange une fois par an) caractérisé par la formation d'une zone anoxique en profondeur et affecté par les fleurs d'eau de cyanobactéries depuis quelques années, le mélange plus fréquent associé à une année El Niño a entraîné le développement d'une communauté planctonique dominée par les diatomées (Viner & Kemp 1983, Vincent 1989, voir section 1.5.8).

Les fleurs d'eau de cyanobactéries sont parfois aussi observées dans un tronçon de rivière lorsque le courant est faible, et surtout en aval de lacs où il y a eu prolifération, même si ces lacs se trouvent à plusieurs kilomètres en amont. Les fleurs d'eau ne se développent généralement pas en rivière mais elles peuvent y persister si le courant est faible. Par exemple, 26 % des milieux aquatiques où des fleurs d'eau de cyanobactéries ont été signalées au Québec en 2004 étaient des rivières, et 14 % en 2005. En rivière, le temps de résidence de l'eau dans une anse isolée peut être suffisamment élevé et le courant suffisamment faible pour permettre la croissance des cyanobactéries et l'établissement d'une fleur d'eau. Il est important de noter que les cyanobactéries benthiques (c.-à-d. attachées à un substrat) peuvent également produire d'impressionnants tapis de cellules s'accumulant dans le lit des rivières (par ex. *Lyngbya* sp. toxique). En raison de la grande quantité d'oxygène produit par ces amas de cyanobactéries, il n'est pas rare qu'ils se détachent et flottent à la surface des cours d'eau. La prolifération de cyanobactéries en rivière est aussi favorisée par un excès de nutriments.

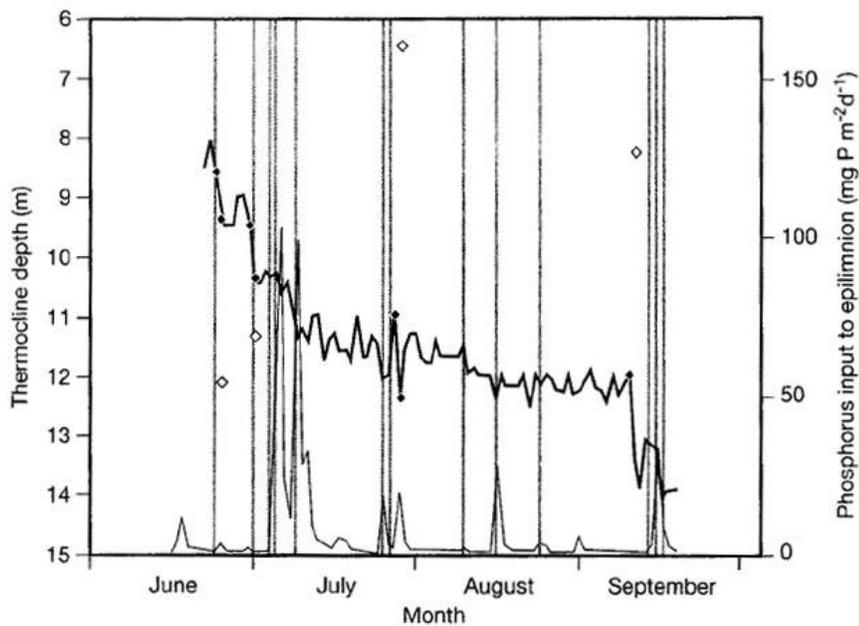


Figure 4. Changement saisonnier dans la profondeur de la thermocline (ligne épaisse), jours où la migration de la thermocline est supérieure à 1m par jour (cercles pleins), charge en phosphore provenant du bassin versant (ligne mince) et des sédiments (cercles vides) au lac Mendota, É.-U. Les jours d'orage sont indiqués par une barre verticale grise. Noter l'érosion progressive de la thermocline causée par les orages. Les incursions en phosphore qui en résultent sont typiquement beaucoup plus grandes que les charges externes provenant des affluents. Tirée de Soranno *et al.* (1997) telle que modifiée par Kalff (2002, Fig. 11-9).

1.5.3 Nutriments et ratio azote:phosphore

Une quantité impressionnante d'études a été conduite dans le but de comprendre les facteurs responsables de la formation de fleurs d'eau de cyanobactéries. Parmi les nombreux articles scientifiques publiés, la majorité discute du rôle des nutriments dans la prolifération des cyanobactéries. Toutefois, bien que la tendance générale semble indiquer que le phosphore est le principal facteur responsable, plusieurs résultats sont contradictoires quant à l'influence du ratio N:P sur la biomasse, la structure de la communauté phytoplanctonique et la dominance des cyanobactéries. Le fait que les cyanobactéries aient le potentiel de faire des réserves d'azote et de phosphore à court terme rend encore plus complexe la détermination du lien de causalité entre les nutriments et la biomasse dû au découplage spatiotemporel entre ces facteurs. Dans cette section portant sur les nutriments, les résultats et conclusions de quelques études sont présentés dans le but de souligner la difficulté d'identifier certains patrons de succession associés à la problématique des cyanobactéries.

Étude de Schindler (1977) : Pick & Lean (1987) présentent une revue de plusieurs études traitant du ratio N:P et des cyanobactéries. Dans cette revue, une expérience effectuée par Schindler et son équipe en 1977 est présentée. Lors de cette expérience, Schindler posa l'hypothèse que lors d'une diminution du ratio NT:PT, l'insuffisance d'azote deviendrait favorable aux organismes ayant la capacité de fixer l'azote atmosphérique (N_2). Cette hypothèse a été appuyée par des manipulations effectuées à l'échelle d'un lac (ELA: *Experimental Lake Area*). Cette étude a démontré que les cyanobactéries fixatrices d' N_2 augmentaient considérablement lorsque le ratio NT:PT était abaissé de 15 à 5.

Étude de Smith (1986) : Smith a posé l'hypothèse qu'une diminution du ratio NT:PT pouvait être favorable aux cyanobactéries en général (fixatrices et non-fixatrices d'azote). Smith observa alors que la biomasse de cyanobactéries était moins de 10 % du phytoplancton total lorsque le ratio NT:PT était plus grand que 29. Toutefois, le patron était moins clair lorsque le ratio était plus petit que 29, ce qui l'amena à conclure que d'autres facteurs sont impliqués.

Étude de Nicholls et al. (1986) : Dans la baie de Quinte au Lac Ontario, un suivi de la biomasse et de la composition du phytoplancton a eu lieu sur une période de 10 ans, période pendant laquelle les apports en phosphore ont été réduits de moitié. Cette baisse des niveaux de phosphore coïncide avec une baisse proportionnelle de la biomasse cyanobactérienne totale estivale. Toutefois, malgré que seules les espèces fixatrices d'azote aient été

considérées, la proportion relative des cyanobactéries par rapport au reste du phytoplancton n'a pas diminué. En fait, la proportion de cyanobactéries a plutôt légèrement augmenté en raison d'un déclin significatif dans la communauté de diatomées. Toujours selon Nicholls *et al.* (1986), l'effet de la suppression de phosphore sur la biomasse d'algues non fixatrices d' N_2 a été plus significatif que les effets combinés de la suppression de phosphore et de l'augmentation du ratio NT:PT. Les mesures de réduction de phosphore ont eu pour résultat de faire hausser le ratio NT:PT à 14-17, une augmentation qui n'a pas résulté en une diminution de la proportion de cyanobactéries. Il est donc possible qu'une augmentation du rapport NT:PT au-delà de 29 soit requise, tel que suggéré par Smith (1986).

Étude de Schreurs (1992) : Une comparaison entre les rapports N:P optimaux des algues (16 à 23 molécules d'azote pour 1 molécule de phosphore) et ceux pour les fleurs d'eau de cyanobactéries (10 à 16 molécules d'azote pour 1 molécule de phosphore) indique une plus grande demande en phosphore par ces dernières. Cela s'expliquerait par la capacité des cyanobactéries de fixer l'azote atmosphérique (ou d'en faire des réserves à partir des couches profondes de la colonne d'eau). Toutefois, la fixation de l'azote atmosphérique est un mécanisme plus coûteux énergétiquement que l'assimilation des autres formes d'azote telles que l'ammonium ou les nitrates (Rabouille *et al.* 2006).

Étude de Zhang & Prepas (1996) : Dans une étude conduite sur des lacs eutrophes en Alberta, les concentrations en phosphore total étaient toujours plus fortement corrélées à la biomasse totale de phytoplancton plutôt qu'à la biomasse d'un groupe spécifique de phytoplancton. C'est aussi ce qui a été observé dans une série de lacs échantillonnés par la DSÉE au MDDEP, alors que le phosphore total était plus fortement corrélé à la biomasse totale du phytoplancton ou des cyanobactéries qu'à celle des cyanobactéries à potentiel toxique seulement (Yann Boissonneault, communication personnelle). Ce résultat suggère que les concentrations en phosphore total ont moins d'effet sur la structure de la communauté que sur sa biomasse. Dans cette étude, les cyanobactéries étaient généralement associées à des températures de l'eau supérieures à 15°C, une colonne d'eau stable, des concentrations en phosphore total élevées et de faibles concentrations en azote inorganique total.

Étude de Watson *et al.* (1997) : Cette étude visait à évaluer les relations entre la moyenne estivale de phosphore total et la biomasse de six groupes taxonomiques majeurs de phytoplancton. Pour cette étude, 91 lacs tempérés ont été considérés. Les résultats de Watson et son équipe montrent une augmentation de la proportion des cyanobactéries avec

une augmentation de phosphore (Fig. 5). La proportion de cyanobactéries augmente de façon marquée lorsque les lacs sont hypereutrophes ($> 100 \mu\text{g P L}^{-1}$), composant alors plus de 70 % de la biomasse phytoplanctonique.

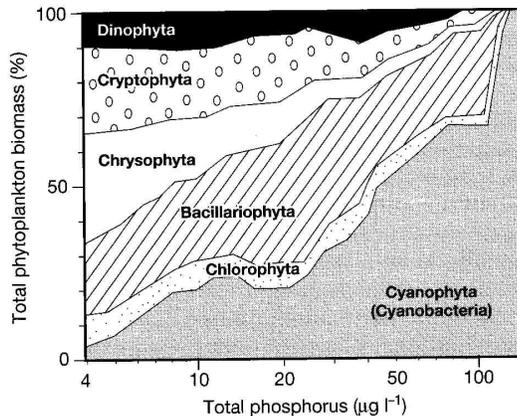


Figure 5. Augmentation de l'importance des cyanobactéries (principalement *Anabaena*, *Aphanizomenon* et *Microcystis*) en fonction de l'enrichissement en phosphore. Tirée et modifiée de Watson *et al.* (1997).

Étude de Jacoby *et al.* (2000) : Cette étude menée durant les étés 1994 et 1995 à Steilacoom Lake, Washington, visait à éclaircir quels sont les facteurs environnementaux favorisant la prolifération de cyanobactéries toxiques. Une importante fleur d'eau de *Microcystis aeruginosa* a eu lieu durant l'été 1994, mais pas en 1995. Selon Jacoby, les conditions stables et turbides de l'eau en 1994 ont probablement avantagé les cyanobactéries en leur procurant des conditions optimales de croissance. La biomasse cyanobactérienne en suspension dans la colonne d'eau et concentrée près de la surface aurait fait ombrage aux algues planctoniques plus en profondeur. Si la prolifération estivale de cyanobactéries n'a pas eu lieu en 1995, c'est probablement dû, en partie, au fait que la colonne d'eau était plus transparente et moins stable. En 1994, la température a été supérieure à 22°C plus souvent qu'en 1995. Il semble que la stabilité de la colonne d'eau causée par le réchauffement accru des eaux de surface, plutôt que la hausse de température en soi, ait été plus favorable à la prédominance des cyanobactéries cette année-là. Dans cette étude, Jacoby mentionne aussi que le pH en surface était beaucoup plus élevé à Steilacoom Lake durant la fleur d'eau toxique de 1994, atteignant des valeurs près de 10 de la mi-juillet jusqu'en septembre. L'auteur avance que ce pH élevé peut avoir contribué à la prolifération des cyanobactéries et au maintien de leur dominance lors de l'été 1994 (voir section 1.5.11). De plus, la concentration beaucoup plus élevée en phosphore dans le lac en 1994 a probablement stimulé la prolifération des cyanobactéries.

La théorie de Blomqvist *et al.* (1994) suggère que le succès des cyanobactéries non-fixatrices d' N_2 (telles que les *M. aeruginosa*) est influencé par la présence de la forme inorganique d'azote (NO_3^-). Une forte concentration en NO_3^- favorise la croissance de phytoplancton eucaryote, tandis qu'une faible concentration, combinée à une quantité suffisante de NH_4^+ , est favorable pour certaines cyanobactéries. L'apparition de cyanobactéries non-fixatrices d' N_2 aurait ainsi un lien avec l'épuisement des ressources en NO_3^- . Toujours selon Blomqvist *et al.* (1994), la capacité qu'ont certaines cyanobactéries à se développer est réduite lorsque la concentration en NO_3^- est supérieure à $20 \mu g L^{-1}$. Pour sa part, Kappers (1984) a découvert que le *M. aeruginosa* préfère le NH_4^+ au NO_3^- en tant que source d'azote. Dans un environnement à forte concentration en NO_3^- , *M. aeruginosa* serait supplantée par d'autres espèces phytoplanctoniques étant donné son faible taux d'assimilation du NO_3^- . Une faible concentration en NO_3^- pourrait donc, en partie, expliquer la cause de l'apparition de *M. aeruginosa* à Steilacoom Lake en 1994. En comparant les analyses effectuées en 1994 et 1995, Jacoby a constaté de forts contrastes entre les quantités de *M. aeruginosa*, de NO_3^- et de NH_4^+ retrouvées dans le lac. Durant tout l'été 1994, la concentration de NO_3^- était sous le seuil des $20 \mu g L^{-1}$ et *M. aeruginosa* demeurait l'espèce dominante. En revanche, lors de l'été 1995, et ce jusqu'au début septembre, la concentration en NO_3^- était nettement supérieure ($> 100 \mu g L^{-1}$). Le seul pic de cyanobactéries enregistré en 1995 a eu lieu lorsque la concentration de NO_3^- était redescendue sous le seuil des $20 \mu g L^{-1}$.

Étude de Kotak *et al.* (2000) : Dans une étude conduite dans 13 lacs eutrophes et hypereutrophes de l'Alberta, le phosphore présentait une corrélation avec la biomasse de *Microcystis aeruginosa* et la concentration cellulaire de MC. Les résultats de leur étude suggèrent également qu'une variation dans le ratio N:P suite à une augmentation de la charge en phosphore pourrait accroître l'incidence de fleurs d'eau toxiques et la concentration en toxines produites.

Étude de Salmaso (2002) : Les concentrations en phosphore dans le lac Garda (Italie) ont doublé depuis les années 1970, et sont associées, par ces auteurs, au développement des populations de *Planktothrix rubescens* et *P. agardhii*, espèces hautement toxiques.

Étude de Johnston et Jacoby (2003) : Une étude réalisée au lac Sammamish aux É.-U. suggère que les fleurs d'eau de *M. aeruginosa* étaient associées à une colonne d'eau stable, une augmentation du phosphore total, une température de surface supérieure à $22^\circ C$, un ratio N:P supérieur à 30 et une augmentation de la transparence de l'eau.

Étude de De Figueiredo (2006) : Une étude conduite au lac Vela (Portugal) a révélé que le développement de fleurs d'eau d'*Aphanizomenon flos-aquae* était associé aux plus faibles concentrations en azote enregistrées dans le lac ($0.3 \text{ mg NO}_3 \text{ L}^{-1}$, $0.35 \text{ mg NH}_4 \text{ L}^{-1}$), alors que les fleurs d'eau de *Microcystis aeruginosa* étaient associées aux fortes concentrations en ammonium et à la pénurie de phosphates.

Étude de Bunting et al. (2007) et de Leavitt (non publiée) : Une étude paléolimnologique récente montre que l'abondance en pigments fossiles indicateurs de cyanobactéries dans les sédiments du lac Loch Neagh (lac eutrophe d'Irlande du Nord) est hautement corrélée avec l'augmentation entre 1955 et 1995 de la charge diffuse en azote provenant des terres agricoles, et non pas corrélée avec la charge en phosphore ou les facteurs climatiques (Bunting et al. 2007).

Lors du congrès de la Société Canadienne de Limnologie qui s'est tenue à Montréal en janvier 2007, le professeur P. Leavitt (Université de Regina, Saskatchewan) a présenté une conférence portant sur la dégradation et la déstabilisation des écosystèmes lacustres par l'azote d'origine anthropique. Selon Leavitt, l'azote sera l'élément responsable des problèmes reliés à l'eutrophisation dans le futur. Il soutient que les sols sont maintenant saturés en phosphore suite aux apports causés par l'agriculture depuis des dizaines d'années et prévoit qu'ils le resteront pour des siècles (recyclage interne). En effet, une diminution de la charge externe en phosphore ne réduit pas les ressources hypolimnétiques en phosphore auxquelles les cyanobactéries ont accès longtemps après que la charge en phosphore ait été réduite.

L'utilisation des fertilisants azotés a augmenté par 15 fois depuis les années 1970. De plus, l'application d'engrais sous forme d'urée a remplacé l'ammoniaque (NH_3). Le Canada est actuellement le plus grand utilisateur d'urée au monde, avec plus de 50 % des fertilisants azotés appliqués sous cette forme. L'urée, coupée en deux molécules d'ammoniaque, est la source préférée d'azote par les cyanobactéries. De plus, selon Leavitt, la production de cyanotoxines augmente avec le taux de croissance et l'apport en azote. Ses travaux s'appliquent toutefois aux bassins versants déjà riches en phosphore (par ex. dans les Prairies canadiennes ou en Irlande). Ce stade d'eutrophisation n'est peut-être pas encore survenu dans la plupart des régions du Québec.

1.5.4 Concentration en fer

Hyenstrand *et al.* (2000) suggèrent que la faible disponibilité du fer dans l'épilimnion durant les périodes d'été soit un facteur limitant le développement des cyanobactéries dans le lac Erken (Suède). Plusieurs expériences ont également démontré qu'un enrichissement en fer (Fe) favorise la croissance des cyanobactéries relativement aux algues (par ex. Wurtsbaugh *et al.* 1984, Hyenstrand *et al.* 1998). Toutefois, il est important de noter que les taux de prélèvements du fer par les cyanobactéries dépendent du type de chélateur (Gress *et al.* 2004). Les cyanobactéries ayant des besoins en Fe plus importants que les algues, il est possible que les cyanobactéries en milieu oligotrophes soient limitées en Fe, alors que les eucaryotes sont limités en phosphore (Li *et al.* 2007). L'abondance de cyanobactéries pourrait alors être diminuée par la réduction de Fe biodisponible en milieux eutrophes et hypereutrophes. Bien que l'aluminium soit généralement préconisé, certaines stations d'épuration utilisent du chlorure de fer (FeCl_3) afin de précipiter les phosphates, ce qui pourrait contribuer à l'augmentation du Fe dans l'eau par le biais des effluents et ainsi favoriser les cyanobactéries.

1.5.5 Eutrophisation

Suite au processus d'eutrophisation, les faibles concentrations en oxygène favorisent la réduction des composés oxydés du manganèse vers l'état manganeux, qui est beaucoup plus soluble (Barroin 2003). La poursuite de la désoxygénation entraîne la réduction des composés oxydés du fer vers l'état ferreux, également beaucoup plus soluble. Ce processus entraîne le relargage du phosphore. Intervient ensuite la réduction des sulfates en sulfures, qui se lient ensuite au fer pour donner du sulfure de fer, composé particulièrement stable. Le fer ainsi immobilisé ne peut plus participer à la fixation du phosphore. Ces sulfures peuvent également former du sulfure d'hydrogène, gaz toxique pour la plupart des organismes. Toutefois, certaines espèces de cyanobactéries sont adaptées au sulfure d'hydrogène et peuvent même l'utiliser pour leur métabolisme, ce qui les rend très compétitives dans ces conditions. De plus, les faibles concentrations en oxygène découlant de l'eutrophisation peuvent également favoriser les cyanobactéries puisqu'elles sont reconnues comme étant tolérantes à de telles conditions. La prolifération massive d'algues suite à l'eutrophisation entraîne généralement une plus grande turbidité de l'eau, et donc une réduction de la disponibilité en lumière, ce qui

n'affecte pas les cyanobactéries en raison de leurs pigments spécialisés et de leur capacité à migrer en surface. Cette accumulation à la surface pourrait aussi augmenter l'absorption de la radiation solaire, le réchauffement et la stratification diurne de la colonne d'eau (Kumagai *et al.* 2000). La prolifération de cyanobactéries en milieux eutrophes n'est donc pas uniquement due à l'augmentation des concentrations en nutriments, mais également aux conséquences découlant de l'eutrophisation.

1.5.6 Lumière

Une faible disponibilité en lumière dans la colonne d'eau favorise la croissance des cyanobactéries au détriment des algues. En effet, bien que de forts éclaircissements soient propices au développement des cyanobactéries, elles sont également bien adaptées à un manque de lumière causé par une prolifération algale excessive ou autres composantes de l'eau qui atténuent la lumière (matières humiques, sédiments en suspension). Les cyanobactéries tolèrent les faibles éclaircissements étant donné leurs pigments spécialisés et leur potentiel de flottabilité. En ce sens, les cyanobactéries ont un réel avantage compétitif sur les autres algues et dominant souvent lorsque la lumière est limitante.

1.5.7 Changements climatiques

La plupart des modèles prédisent qu'avec le réchauffement du climat, la période de couvert de glace diminuera, la température de l'eau en surface augmentera, la stratification s'établira plus tôt en saison et elle sera plus importante (stable) durant l'été (par ex., Magnuson *et al.* 2000). Ces conditions sont toutes favorables aux cyanobactéries, c'est pourquoi plusieurs auteurs anticipent un accroissement de la fréquence d'apparition des fleurs d'eau. Par exemple, les résultats de Weyhenmeyer (2001) indiquent une biomasse plus importante de cyanobactéries au printemps suite à la disparition hâtive du couvert de glace dans un lac de grande taille en Suède. Au contraire, Adrian *et al.* (1999) suggèrent que dans les lacs polymictiques peu profonds, la durée du couvert de glace influence principalement les communautés phytoplanctoniques qui se développent tôt au printemps, ce qui n'affecte pas directement les cyanobactéries. Toutefois, selon leur étude, la biomasse phytoplanctonique observée au printemps (toutes espèces confondues) était grandement supérieure lorsqu'il n'y avait pas eu de couverture de glace durant l'hiver par comparaison aux années où une couverture de glace

était présente. La prolifération de *Planktothrix rubescens* au lac Bourget (France) depuis 1996, alors que la restauration de l'écosystème a été entreprise durant les années 1970 (réduction des apports en phosphore), a été associée au réchauffement climatique causant une période de stratification plus longue en été (Briand *et al.* 2005; Jacquet *et al.* 2005).

Suite au réchauffement du climat, les niveaux d'eau seront plus bas dans les lacs et les rivières dus à une forte évaporation comparativement aux précipitations, entraînant ainsi une augmentation de la salinité (conductivité) et de la concentration en nutriments (Magnuson *et al.* 1997). Le temps de résidence de l'eau dans les lacs étant plus élevé, la concentration en polluants augmentera même si les apports demeurent similaires. Ces changements abiotiques seront accompagnés d'une transition vers des espèces caractérisant des milieux eutrophes, salins et contaminés (Magnuson *et al.* 1997). Selon King *et al.* (1999), des conditions climatiques plus chaudes auront des effets différents sur la structure thermique des lacs selon leur taille, leur morphométrie et leur concentration en carbone organique dissous (COD). Les processus biogéochimiques qui affectent la transparence des lacs de petites tailles lors de conditions plus chaudes pourraient supplanter l'influence des facteurs physiques sur la profondeur de la thermocline. Ainsi, une diminution du transport de COD provenant du bassin de drainage suite à des étés plus chauds et moins pluvieux entraîne une plus grande transparence de l'eau et une thermocline plus profonde. Certains auteurs soutiennent que la chaleur et une réduction des précipitations entraînera plutôt une augmentation de l'apport en COD vers les lacs (une prolongation du temps de résidence laisse plus de temps à la dissolution des substances humiques et la chaleur stimule la croissance des plantes et l'activité microbienne dans le sol) et ainsi une réduction de la transparence de l'eau (Schindler *et al.* 1997).

Il est aussi possible que certaines régions subissent une augmentation des précipitations avec le réchauffement du climat (accélération du cycle de l'eau). En fait, les deux scénarios sont possibles parce qu'il existe de grandes différences régionales dans la direction et l'envergure des changements de précipitation associées aux changements climatiques globaux (voir Fig. SPM-7 dans IPCC 2007). Les effets de l'eutrophisation tendent à s'amplifier avec une augmentation du temps de résidence hydraulique (Kalf 2002), et ainsi, les fleurs d'eau de cyanobactéries sont à même de devenir plus fréquentes dans les régions où les précipitations diminueront.

Un autre facteur intéressant à considérer est la silice. Schelske & Stoermer (1971) ont montré que l'eutrophisation du lac Michigan (augmentation du phosphore et de l'azote) a causé une augmentation des floraisons de diatomées au printemps, contribuant à épuiser la silice de plus en plus tôt chaque année (les diatomées ont une structure externe, le frustule, composé de silice). Le faible ratio N:P provenant des apports anthropogéniques a alors favorisé la dominance des cyanobactéries une fois que les concentrations en silice ont été épuisées. De plus, l'épuisement plus rapide des nitrates à mesure que le système s'eutrophisait a favorisé les espèces de cyanobactéries fixatrices d'azote (Schelske 1975). En général, les sols et la roche-mère sont les principales sources de silice transportées par l'eau de ruissellement. Une diminution des apports en silice causée par une diminution des précipitations pourrait ainsi contribuer à l'augmentation des floraisons de cyanobactéries dans les écosystèmes riches en nutriments.

Par ailleurs, les changements de température, de stratification et de transparence de l'eau ont pour effets attendus d'altérer la disponibilité en oxygène dissous dans les lacs. Une stratification estivale plus longue pourrait augmenter la probabilité que les eaux plus profondes de l'hypolimnion soient appauvries en oxygène (Magnuson *et al.* 1997). Plusieurs composés sont plus solubles sous conditions anoxiques et seront alors disponibles par le recyclage des nutriments accumulés dans les sédiments. Il est clair que plusieurs facteurs complexes liés à la température et au régime hydrique interviennent avec les changements climatiques. Leurs effets sur la limnologie et sur les cyanobactéries, parfois synergiques et parfois antagonistes, sont fort difficiles à prévoir à ce stade-ci. Un des effets les plus probables est une intensification de la stratification thermique qui joue un rôle prépondérant dans l'apparition et le maintien des fleurs d'eau de cyanobactéries (voir section 1.9).

1.5.8 El Niño

El Niño est un phénomène océanique se traduisant par des températures de surface de la mer anormalement chaudes. El Niño a un effet sur le climat à l'échelle planétaire. Un épisode El Niño peut être exprimé et quantifié par l'indice de l'oscillation australe (SOI: Southern Oscillation Index), mesuré en terme de différence de pression atmosphérique. Un indice SOI fortement négatif indique un réchauffement de la température de la mer en équateur, résultant en un climat plus chaud et sec en Amérique du Nord. Les épisodes El Niño ont des effets similaires à ceux anticipés suite au réchauffement planétaire. Par exemple, dans une étude de

Dillon *et al.* (1997), une période de sécheresse est observée de 6 mois à un an suivant un épisode de SOI fortement négatif. Aussi, selon King *et al.* (1999), une thermocline moins profonde, un épilimnion plus chaud et des gradients thermiques plus grands sont des signaux limnologiques attribuables à El Niño. Les épisodes El Niño sont donc susceptibles de favoriser la présence de fleurs d'eau de cyanobactéries. Cependant, l'hypothèse contraire est avancée pour expliquer une réduction de la dominance par les cyanobactéries durant une année El Niño au lac Rotongaio en Nouvelle-Zélande, alors que le mélange de la colonne d'eau durant cette année s'est accru, stimulant la croissance des diatomées (Viner & Kemp 1983, Vincent 1989). Les changements climatiques sont susceptibles d'altérer la fréquence (environ aux 4 ans) et l'amplitude des événements reliés à El Niño (Dillon *et al.* 1997).

1.5.9 Effet des herbicides et des pesticides

Les cours d'eau qui drainent les régions fortement agricoles du sud du Québec présentent en été des concentrations élevées de plusieurs pesticides, notamment des herbicides (Giroux *et al.* 2006). Il est fréquent en rivière de trouver plusieurs herbicides en même temps. Par leur action toxique individuelle ou cumulée, ces herbicides peuvent affecter les organismes aquatiques photosynthétiques. De nombreuses études présentent les effets des herbicides sur différentes espèces d'algues ou sur les communautés d'algues (voir ci-dessous). Les lacs et les rivières dont le bassin de drainage est grandement influencé par les activités agricoles affichent de façon épisodique des concentrations élevées en herbicides, ce qui pourrait changer la structure du phytoplancton vers une dominance de cyanobactéries.

Graymore *et al.* (2001) ont démontré que l'atrazine, l'un des herbicides le plus souvent détecté dans nos rivières, peut causer une réduction de 60 % des macrophytes à des concentrations près de 20 $\mu\text{g L}^{-1}$. Séguin *et al.* (2001) ont montré une transformation des communautés algales suite à l'application d'atrazine et de nicosulfuron. La présence d'herbicides dans les milieux aquatiques pourrait donc changer la structure des communautés phytoplanctoniques et favoriser la prolifération ou la dominance des cyanobactéries.

L'étude de Bérard & Benninghoff (2001) indique également une restructuration de la communauté algale ainsi que l'apparition d'espèces tolérantes suite à l'application d'atrazine (tolérance mesurée en termes de productivité). Toutefois, la réponse des espèces phytoplanctoniques étudiées suite à l'ajout d'atrazine variait grandement en fonction de la

composition initiale de la communauté. Ainsi, selon leurs résultats, il est difficile d'affirmer que la présence d'atrazine induit une augmentation ou une diminution de certaines espèces en particulier. En effet, lors de cette étude, l'ajout d'atrazine a parfois stimulé et parfois inhibé la croissance phytoplanctonique, la réponse variant même pour une espèce donnée. De plus, la variabilité saisonnière des paramètres environnementaux (et la succession saisonnière naturelle du phytoplancton) ajoute à la difficulté de prédire les changements dans la structure des communautés. Des études en milieux naturels devront être conduites afin d'approfondir les connaissances actuelles. Les effets des herbicides sur le phytoplancton et les macrophytes ont aussi été étudiés par deNoyelles & Kettle (1983) dans les eaux douces du Kansas (É.-U.). Les résultats montrent que des communautés de phytoplancton plus résistantes à l'atrazine se sont développées, tandis que la croissance de la végétation de macrophytes a été significativement inhibée. Alors que plusieurs études indiquent que les communautés phytoplanctoniques réagissent aux herbicides, des études en laboratoires effectuées par Pinckney *et al.* (2002) suggèrent que l'atrazine n'a aucun effet négatif sur le phytoplancton en milieu estuarien.

Pour une population composée d'algues vertes (*Scenedesmus obliquus*) et de cyanobactéries (*Microcystis aeruginosa*), l'étude de Lürling et Roessink (2006) ont montré que c'est *Microcystis* qui devient dominante en présence de l'herbicide métribuzine. Les auteurs concluent que les herbicides qui agissent sur le mécanisme de la photosynthèse peuvent non seulement affecter la structure de la communauté algale, mais aussi procurer des conditions favorables au développement de fleurs d'eau de cyanobactéries en affectant leur compétitivité.

Caquet *et al.* (2005) ont observé pour leur part que l'herbicide fomesafen avait un effet sur l'abondance et le biovolume des cyanobactéries, des cryptophycées, des dinophycées, des diatomées et des chlorophycées. Des tests en laboratoire ont confirmé que les chlorophycées sont plus sensibles au fomesafen que les autres classes d'algues. Piri & Oerdog (1999) ont également noté que les chlorophycées étaient plus sensibles à certains pesticides (les herbicides butachlor et benthocarb et les insecticides diazinon et malathion) que les cyanobactéries. Au contraire, les résultats de Perschbacher & Ludwig (2004) indiquent que l'utilisation du diuron (herbicide) réduit l'abondance de cyanobactéries de façon marquée, alors que les diatomées et les chlorophycées sont stimulées.

Ma (2005) a testé cinq pesticides différents fréquemment utilisés en agriculture en Chine (fentin hydroxide, cyhexatin, Azocyclotin, fenbutatin oxide, betacyfluthrin) afin de déterminer

leurs effets sur trois espèces de cyanobactéries (*Microcystis flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* et *Anabaena flos-aquae*) et cinq espèces d'algues vertes. Les résultats de cette étude indiquent une grande variabilité dans la sensibilité des espèces étudiées pour les différents pesticides. Encore une fois, la tendance générale suggère que les cyanobactéries sont moins sensibles aux cinq pesticides testés que les algues vertes.

En plus d'être utilisés en agriculture, des herbicides (ou algicides) entrent dans la composition de la peinture utilisée sur la coque des bateaux afin de freiner les salissures (*antifouling*). L'étude de Readman *et al.* (2004) indique que l'algicide irgarol, utilisé dans ce type de peinture, avait un effet négligeable sur l'abondance des cyanobactéries du genre *Synechococcus*, alors que l'abondance des algues a diminué de plus de la moitié en comparaison aux témoins. Ces travaux suggèrent encore une fois la plus grande résistance des cyanobactéries aux pesticides. La présence de ce produit n'a toutefois pas encore été documentée dans les cours d'eau et les lacs québécois.

1.5.10 Morphologie du plan d'eau

La morphologie du plan d'eau peut également jouer un rôle dans la dominance des cyanobactéries. Par exemple, les cyanobactéries perdent leur avantage compétitif (migration) lorsque le ratio entre la profondeur de la zone photique et la profondeur de mélange est faible puisque les nutriments qui sont relargués des sédiments sont également disponibles pour les algues (Yoo *et al.* 1995). Aussi, le pourtour irrégulier de certains lacs caractérisés par des baies prononcées présentant des conditions calmes peut favoriser l'accumulation de cellules et d'écume.

1.5.11 Contrôle de l'environnement par les cyanobactéries elles-mêmes

Les cyanobactéries ont une rétro-influence chimique, physique et biologique sur l'environnement, favorisant ainsi leur propre persistance et dominance dans le milieu. D'abord, une prolifération de cyanobactéries augmente l'atténuation de la lumière, restreignant ainsi considérablement la zone euphotique. Dans l'étude de Vincent (1989), la zone euphotique était de moins de 1.5 m suite à une fleur d'eau du genre *Anabaena*. Cette atténuation de la lumière n'affecte généralement pas les cyanobactéries vu leur faible besoin en énergie et leurs

pigments photosynthétiques spécialisés. Vincent a également noté que l'absorption des radiations solaires par les algues accumulées dans la couche supérieure de la colonne d'eau entraînait une augmentation de la température de surface durant le jour. Ce phénomène a été étudié par d'autres chercheurs, notamment Kumagai *et al.* (2000). Cette augmentation de température est bénéfique aux cyanobactéries qui ont un optimum de croissance à des températures supérieures aux algues.

Une température de l'eau plus élevée en surface induit également une stratification de l'épilimnion à court terme (Imberger 1985), et ainsi une plus grande stabilité de la colonne d'eau qui favorise la prolifération de cyanobactéries et l'anoxie des sédiments (Fig. 6). La prolifération de cyanobactéries peut également résulter en une augmentation du pH suite à une activité photosynthétique élevée, causant ainsi une réduction du CO₂ disponible, conditions leur apportant un net avantage par rapport aux algues. Une fleur d'eau de cyanobactéries peut entraîner une augmentation de l'azote ammoniacal et une diminution de la concentration en oxygène dissous, tous deux défavorisant encore une fois les algues (Wetzel 2001). Finalement, les cyanobactéries ont une influence sur la structure et la distribution des communautés de zooplancton, potentiellement par un effet négatif sur l'abondance de zooplancton et leur taux de filtration (Vincent 1989).

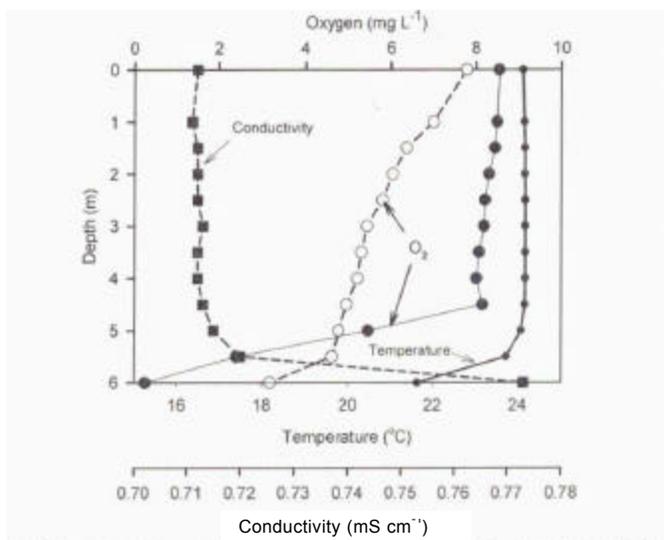


Figure 6. Les conditions d'anoxie pendant une courte période de stratification au lac Saint-Augustin suivant une période de mélange. Les cercles pleins représentent les conditions du 22 août 2002 à la fin de la période de stratification, les cercles vides celles du 23 août suite à une période de mélange. Tirée de Pienitz et Vincent (2003).

1.5.12 Succession algale

Les variations saisonnières ont une grande influence sur les gains et les pertes de biomasse de cyanobactéries puisqu'elles sont responsables des variations de température, de lumière, de l'hydrologie et de la quantité de nutriments disponibles. Les cyanobactéries possèdent plusieurs caractéristiques, adaptations et tolérances environnementales régulant leur abondance et leur composition spécifique en réponse aux changements saisonniers naturels. Plusieurs études portant sur la succession saisonnière du phytoplancton dans les lacs ont montré que les diatomées étaient dominantes sous des conditions de faibles températures et de fortes concentrations en nutriments (généralement au printemps), alors que la dominance de cyanobactéries coïncidait avec les températures plus élevées et les concentrations en nutriments plus faibles dans l'épilimnion (généralement à la fin de l'été) (par ex., Dokulil & Teubner 2000; Eynard *et al.* 2000; Mischke 2003; de Figueiredo *et al.* 2006).

En général, la richesse et la diversité des espèces augmentent avec des températures de 25 à 30°C et diminuent ensuite à des températures supérieures à 30°C, la flore de diatomées riche en espèces étant remplacée par un nombre plus faible d'espèces d'algues vertes ou de cyanobactéries. Lorsque l'intensité du brassage d'un lac est insuffisante, les algues plus denses comme les diatomées, ne peuvent plus se maintenir en suspension dans la colonne d'eau. Aussi, lorsque le lac est stratifié, l'épilimnion devient pauvre en nutriments suite à la prolifération d'algues en surface. C'est à ce moment que les conditions sont propices au développement des cyanobactéries, puisqu'elles peuvent aller puiser les nutriments dans les couches profondes du lac par migration ou faire des réserves suite à l'apport épisodique de nutriments (pluies, décharges anthropiques, etc.). Un deuxième pic de diatomées est souvent observé lors du mélange automnal. Un modèle de succession temporelle du phytoplancton est présenté dans Kalff (2002; Fig. 7) incluant l'intervention de la succession zooplanctonique.

Bien entendu, ce modèle de succession des communautés phytoplanctoniques reflète un patron général pour des lacs dimictiques en conditions naturelles, patron pouvant varier selon les écosystèmes (par ex., un lac polymictique présentera un patron différent). En effet, des fleurs d'eau de cyanobactéries ont été observées à tout moment de l'année, notamment au Québec, mais ces situations sont loin d'être à l'équilibre et soumises à une transformation naturelle de l'environnement physicochimique (processus plus lent que l'eutrophisation anthropique).

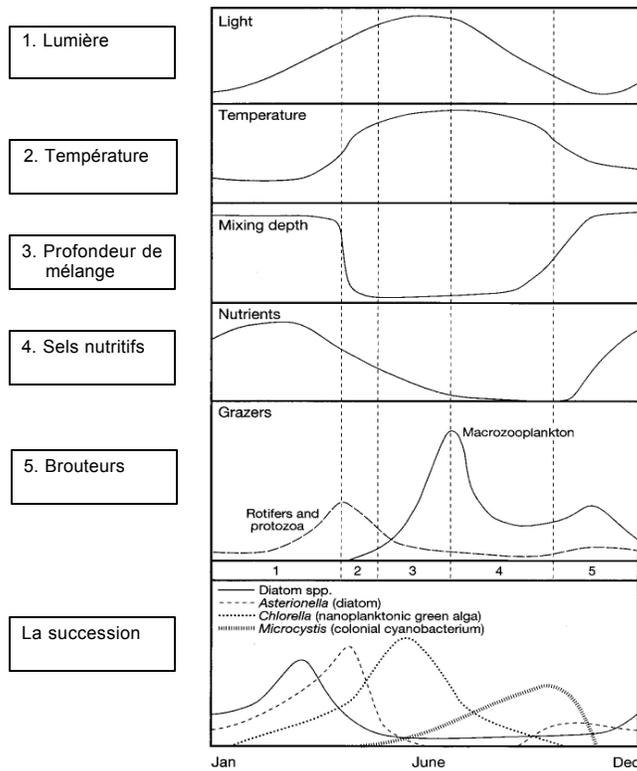


Figure 7. Les changements de variables physiques, chimiques et biologiques qui contrôlent la succession algale. Tirée et modifiée de Kalff (2002).

Les variables environnementales ont une grande influence sur la succession algale auxquelles les cyanobactéries peuvent palier selon leurs caractéristiques adaptatives, mais plusieurs autres mécanismes internes jouent aussi un rôle dans le processus de succession saisonnière. La théorie de sélection r/K de MacArthur et Wilson (1967) tente d'expliquer les différentes stratégies retrouvées à l'intérieur d'une communauté pour survivre dans un environnement dynamique soumis à de constantes perturbations. En regard de la stratégie de sélection r/K, différents traits sont favorisés le long d'un continuum de pressions associé à différents niveaux de peuplement : les stratégies r rendent possible une colonisation et une croissance rapide dans des conditions de faible densité (c.-à-d. des espèces pionnières capables de coloniser et croître rapidement), tandis que la stratégie K rend possible le succès compétitif dans des conditions de forte densité (c.-à-d. des espèces qui sont plus efficaces dans la compétition pour les ressources lors de périodes prolongées de stabilité). Plus précisément, la sélection-r augmente en importance lorsque les populations sont sous la capacité de support de l'écosystème, c'est-à-dire dans les habitats où le ratio ressources/demandes est relativement élevé, généralement dû à des perturbations plus fréquentes ou plus intenses, ou possiblement parce l'arrivée plus fréquente ou plus intense de

ressources augmente périodiquement la capacité de support (Taylor *et al.* 1990). La sélection-r inclut la stratégie «opportuniste» mais aussi les stratégies de tolérance aux perturbations. La sélection-K, favorisant les espèces compétitives, augmente pour sa part lorsque les populations peuvent, par des perturbations ou une prédation moins élevée, rester près de la capacité de support de l'écosystème, et donc quand le ratio ressources/demandes est généralement plus bas (Taylor *et al.* 1990). En regard des cyanobactéries, les formes coccales sont généralement associées à la sélection-r, avec des taux de croissance rapides. Les formes filamenteuses et coloniales sont plutôt associées à la sélection-K, avec des taux de croissance plus lents et des stratégies adaptatives comme la formation de vacuoles gazeuses et la fixation d'azote atmosphérique (Zimba *et al.* 2001).

1.6 Facteurs favorisant la production de cyanotoxines

Sivonen et Jones (1999) ainsi que Mikalsen *et al.* (2003) ont estimé que 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.

1.6.1 Rôle des nutriments et du fer

Les résultats de l'étude de Downing *et al.* (2005) montrent que les quotas de MC cellulaire sont positivement corrélés au taux de prélèvement d'azote et au contenu cellulaire en azote. La MC cellulaire était toutefois négativement corrélée au taux de fixation du carbone, au taux de prélèvement de phosphore et au phosphore cellulaire. Le contenu cellulaire en MC serait donc partiellement contrôlé par des variables autres que le taux de croissance, ce qui confirme

l'importance du taux de prélèvement de l'azote dans la modulation du contenu en MC. Ces auteurs montrent que la dominance par les cyanobactéries était plus fortement corrélée à l'azote total qu'au phosphore total. Les résultats de cette étude indiquent qu'une faible augmentation en azote (moins d'un ordre de grandeur) était associée à une augmentation de quatre ordres de grandeur dans la concentration en MC contenue dans le seston, suggérant l'importance de la disponibilité en azote pour la production de toxines. Selon Downing *et al.* (2001), lorsque les cellules ne sont pas limitées par les nutriments, le contenu cellulaire en MC ne varie pas significativement en fonction des changements en nutriments dans le milieu.

D'autres études montrent également une réponse plus marquée des cyanobactéries toxiques à une augmentation d'azote comparativement à une augmentation du phosphore. Par exemple, Watanabe & 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 & Jones (1999) rapportent que les cyanobactéries non-fixatrices d'azote (par ex., *Microcystis*) produisent plus de toxines lorsque les conditions sont riches en azote.

Certaines études semblent toutefois montrer que le phosphore joue un rôle dans la production de toxines ou dans la proportion de cyanobactéries toxiques. En effet, une étude de Oh *et al.* (2000) suggère que le taux de production de MC par *Microcystis aeruginosa* est déterminé par le taux de croissance de la cellule, qui est à son tour déterminé par la concentration de phosphore dans l'environnement. Ils ont également observé que le ratio MC-LR:MC-RR augmente lorsque le système est fortement limité en phosphore, suggérant une influence du phosphore sur le type de MC produites. Rantala *et al.* (2006) ont utilisé des tests de type ELISA (voir section 3.4.2) pour mesurer l'abondance relative de souches toxiques de *Microcystis*, *Planktothrix* et *Anabaena* spp dans 70 lacs finnois. Les auteurs ont démontré que l'abondance du gène *mcyE* (responsable de la production des MC) peut être prédite par la concentration totale en azote, le pH et la superficie du lac, alors que la concentration en phosphore total serait corrélée à la concentration en microcystines. Une étude de Sivonen (1990) suggère également que la production de toxines par les souches de *Oscillatoria agardhii* (*P. agardhii*) dépend du phosphore.

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 contenu cellulaire en toxines étant similaire pour tous les lacs (voir section 1.12). Ce résultat semble confirmer l'idée que le phosphore a une influence négligeable sur le contrôle de la production de MC 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.

Cette conclusion est similaire à celles présentées dans Vincent (1989) et Downing *et al.* (2001) portant sur l'occurrence des fleurs d'eau dans les écosystèmes aquatiques, mais en contradiction avec Kotak *et al.* (2000) qui indiquent que le ratio NT:PT explique la plus grande partie de la variance associée à la concentration en MC. Kotak *et al.* (2000) suggèrent qu'un changement dans le ratio N:P pourrait augmenter l'incidence de fleurs d'eau toxiques et la production de toxines. Cette apparente contradiction sur l'importance du ratio N:P pourrait s'expliquer par la valeur du ratio. En effet, les ratios N:P mentionnés dans Kotak *et al.* (2000) variaient entre 1 et 24, alors qu'ils peuvent être beaucoup plus élevés dans d'autres lacs. Selon une étude de Jann-Para *et al.* (2004), une forte production de toxines par *Planktothrix rubescens* était positivement corrélée au ratio NT:PT et à une forte carence en phosphore. Les résultats de Jacoby *et al.* (2000) et Vézic *et al.* (2002) ont également montré l'importance du ratio N:P pour la toxicité des fleurs d'eau. Selon les résultats de Jacoby *et al.* (2000), la plus forte concentration de MC a été observée lorsque la proportion d'azote soluble par unité de phosphore réactif soluble était inférieure à 5.

Pour sa part, Utkilen & Gjørlme (1995) suggèrent que le fer joue un rôle dans la production de toxines. Ils ont observé que la souche de *M. aeruginosa* productrice de toxines avait un système de prélèvement du fer plus efficace que celui de la souche de *M. aeruginosa* non-productrice de toxines. Ce résultat est à comparer avec l'étude de Amé *et al.* (2003) qui montre qu'une hausse des concentrations en azote ammoniacal et en fer était plutôt associée à une baisse des quantités de MC, suggérant que les souches toxiques sont défavorisées par de telles conditions. On remarque alors à quel point des contradictions existent dans la littérature, en partie causées par les différences des milieux, des cyanobactéries, et de leurs conditions physiologiques.

1.6.2 Croissance cellulaire

Orr & Jones (1998) ont observé une corrélation linéaire positive entre le taux de division cellulaire et la production de MC chez *M. aeruginosa* en condition de limitation en azote, suggérant le contrôle indirect des facteurs environnementaux sur la production de toxines par son effet sur le taux de division cellulaire. La MC ne serait donc pas un métabolite secondaire. Les résultats de Briand *et al.* (2005) suggèrent également que les conditions environnementales ont un effet indirect sur la production de MC par leur influence sur les taux de croissance cellulaire. Similairement, Long *et al.* (2001) ont observé une corrélation positive entre le taux de division cellulaire et le contenu intracellulaire en toxines de *M. aeruginosa*. Plusieurs auteurs (Watanabe *et al.* 1989; Kaya & Watanabe 1990; Song *et al.* 1998; Kameyama *et al.* 2002) ont observé que le contenu et la composition des MC intracellulaires variaient de façon marquée selon les changements dans les phases de croissance cellulaire, le contenu en MC des espèces de *Microcystis* étant plus élevé durant la phase exponentielle de croissance et diminuant à la fin de cette phase. Shi *et al.* (1995) ont montré que la quantité et le type de MC produites sont directement régulés par le cycle de la cellule et que la concentration en NO_3^- a peu d'effet sur les caractéristiques de cette production. Le cycle de la cellule semble donc un facteur important pour la production de MC.

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 MC 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 MC 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 MC 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).

1.6.3 Effet de la lumière

Dans une publication de Willén & Mattson (1997), il est mentionné qu'une corrélation positive entre la lumière et la toxicité des fleurs d'eau a été observée lors de deux études conduites dans des lacs de la Suède. Utkilen & Gjölme (1992) ont obtenu le même résultat lors d'études expérimentales en laboratoire. Similairement, les résultats de Wiedner *et al.* (2002) indiquent que l'éclairement visible (PAR) avait un effet positif sur la production et le contenu en MC de la souche de *Microcystis* à l'étude, et ce, jusqu'à ce que le taux de croissance maximal soit atteint. Des niveaux plus élevés de PAR (lumière en excès) inhiberaient ensuite la production de MC. Rolland *et al.* (2005) ont également observé une relation entre la lumière et la production de toxines par *Microcystis* et *Anabaena*, c'est-à-dire qu'une diminution de la lumière (un coefficient d'extinction important) avait un effet négatif sur le contenu en toxines (voir section 1.12). Dans une étude portant sur les effets de la lumière sur une souche toxique et une souche non-toxique de *Microcystis aeruginosa*, Deblois & Juneau (2007) ont observé que la souche toxique produisait moins de toxines à de fortes intensités lumineuses. Ainsi, il semble que tant que la lumière n'est pas en excès, elle stimule la croissance et donc la production de toxines. La production de toxines augmenterait jusqu'à un certain niveau d'éclairement, pour ensuite diminuer lorsque la lumière devient en excès.

Dans une étude de Tonk *et al.* (2005), une augmentation de l'intensité lumineuse a induit des changements dans la composition des MC produites par *Planktothrix agardhii*. En effet, bien que le contenu cellulaire de MC soit demeuré constant suite aux variations de lumière, la variante la plus toxique de MC (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 Kaebernick *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*.

1.6.4 Effet du zooplancton

Dans une étude de Jang *et al.* (2003), il a été observé qu'une exposition directe au zooplancton induisait une augmentation de la production (plus de cinq fois) de MC par *Microcystis*. Selon Jang et co-auteurs, 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.

1.7 Bruit de fond

Il est souvent admis que « tout est partout » et que ce sont les conditions environnementales qui sélectionnent la dominance de certaines espèces à un moment donné (Bass-Becking 1934, Finlay & Esteban 2004). On peut donc considérer que les cyanobactéries sont toujours présentes dans l'environnement, et lorsque les conditions environnementales sont rassemblées (nutriments, lumière, stabilité), elles vont les exploiter de façon à prendre le dessus sur les algues. Ainsi, il est difficile de déterminer un bruit de fond des cyanobactéries, d'autant plus que la détermination de l'abondance des espèces rares est grandement dépendante des méthodes de comptage employées. Par exemple, si on trouve 1 cellule par mL dans un milieu non touché par une fleur d'eau, et qu'on sédimente 10 mL de cette eau dans une chambre à sédimentation, il n'y aura que 10 cellules dans la chambre, ce qui est très peu pour faire un comptage adéquat (il faudra compter toute la surface au microscope pour s'assurer d'observer ces 10 cellules). Par conséquent, les études présenteront le plus souvent des abondances minimales de 'zéro' cellule par mL. C'est en effet le cas dans certains échantillons des lacs échantillonnés par la DSÉE au MDDEP (Boissonneault *et al.* 2007).

1.8 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 document, 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. Étant 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 & Jones 1999). *Microcystis 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. *Planktothrix 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). *Planktothrix 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'*Aphanizomenon 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 *Gloetrichia* et *Aphanocapsa* sont communs et distribués à travers le monde, bien que des fleurs d'eau problématiques ne semblent pas être fréquemment rapportées.

Au Québec, les espèces de cyanobactéries toxiques les plus communément identifiées dans les lacs échantillonnés sont *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Microcystis flos-aquae*, *Microcystis viridis* et *Gloetrichia echinulata*. Ces espèces

ont dominé plusieurs plans d'eau du Québec tels que la baie Missisquoi, les lacs Nairne, Brome, Gauvreau, Forgeron, William, Saint-Augustin et Saint-Charles, variant selon les années, les saisons et les stations d'échantillonnage (données provenant du MDDEP et de Bouchard Valentine 2004). Une fleur d'eau métalimnétique de *Planktothrix agardhii* (potentiellement *P. rubescens* étant donnée la difficulté à différencier ces deux espèces) a été observée dans le lac Bélisle en Outaouais (David Bird, communication personnelle). Cette fleur d'eau s'est ensuite déplacée vers la surface à la fin de l'automne (octobre-novembre). *P. rubescens* a été observée par Ferraris et Rousseau (1983) dans les eaux de l'archipel de Montréal (incluant le lac des Deux Montagnes) en avril 1982. Elle constituait alors l'espèce dominante (49 % de l'ensemble des cyanobactéries identifiées) pour 47 % des stations échantillonnées. Cette espèce n'a pas été observée récemment par d'autres auteurs (selon Ness 2002 et Poulin *et al.* 1995). Une liste détaillée des espèces de cyanobactéries toxiques et non toxiques est présentée par Ness (2002). Les espèces qui ont été observées au Québec jusqu'en 2001 sont spécialement identifiées.

Toujours selon les données du MDDEP, les espèces non toxiques dominantes au Québec sont *Aphanocapsa elachista*, *Aphanocapsa delicatissima*, *Aphanothece clathrata* var. *brevis*, *Chroococcus dispersus* et *Chroococcus minutus*. Toutefois, bien que ces espèces ne représentent pas de risque majeur à la santé, elles ont quand même le potentiel de créer une pollution visuelle importante et de causer des problèmes au niveau des systèmes de filtration de l'eau. Le genre *Synechococcus* est très commun dans les lacs du Québec (tout comme ailleurs; Pinel-Alloul *et al.* 1996); il fait partie du picoplancton (cellules de taille inférieure à 3 µm) mais il ne présente jamais un problème pour la santé et n'est jamais associé à des fleurs d'eau nuisibles. Son abondance est souvent sous estimée (ou non mesurée) puisque les techniques conventionnelles de préservation et de comptage au microscope sont inadéquates.

Une autre espèce méritant une attention particulière est *Cylindrospermopsis raciborskii*. Bien que cette espèce de cyanobactérie soit typique des zones tropicales et sub-tropicales, elle a envahi plusieurs écosystèmes tempérés de l'Europe, de la Nouvelle-Zélande et des États-Unis. *C. raciborskii* a récemment été observée dans le nord de l'Ontario (Hamilton *et al.* 2005). Cette cyanobactérie filamenteuse a été impliquée dans un des pires cas d'empoisonnement humain relié aux cyanobactéries en Australie (Falconer 2001). *C. raciborskii* est généralement retrouvée dans des environnements eutrophes et hypereutrophes lorsque la température de l'eau est élevée (optimum de croissance à plus de 25°C), mais tolère également des écarts importants de température et de luminosité (Varkonyi *et al.* 2000). Cette espèce possède

plusieurs avantages compétitifs, tels que la production d'akinètes, la capacité de faire des réserves de phosphore et de fixer l'azote atmosphérique. Jusqu'à présent, cette espèce n'a pas été inventoriée au Québec, mais il est important de rester vigilant. Cette espèce risque d'être observée plus fréquemment au Canada en conséquence de l'augmentation de température des lacs causée par les changements climatiques, conditions favorisant cette espèce typique des eaux chaudes. De plus, le fait que *C. raciborskii* ait été observée dans le nord de l'Ontario suggère que cette espèce envahissante gagne du terrain. *C. raciborskii* ne formant généralement pas de fleur d'eau (Hamilton *et al.* 2005), sa présence est moins susceptible d'être signalée, ce qui suggère qu'une vigilance accrue devrait être adoptée.

1.9 Les fleurs d'eau en milieu oligotrophe ou suite aux efforts de réduction du phosphore

Il est plutôt rare de trouver des fleurs d'eau de cyanobactéries en milieu oligotrophe. Il est possible que les fleurs d'eau observées en conditions oligotrophes résultent du déplacement des cellules en provenance de milieux plus enrichis en nutriments. Par exemple, des fleurs d'eau de cyanobactéries ont été observées au centre du lac Biwa (Japon), là où les concentrations en nutriments étaient pourtant très faibles (Ishikawa *et al.* 2002). Les auteurs suggèrent que les cyanobactéries se sont développées en zone littorale et ont ensuite été transportées sur plusieurs kilomètres par advection. L'étude de Rantala *et al.* (2006) sur la présence des cyanobactéries productrices de MC (c.-à-d. *Microcystis*, *Planktothrix* et *Anabaena*) dans 70 lacs finnois montre que plus un lac est pauvre en nutriments, moins il est fréquent de trouver une co-occurrence des trois espèces et des concentrations élevées en MC. Il est fort possible que la variabilité spatiotemporelle (quatre dimensions) associée aux nutriments et aux cyanobactéries obscurcisse leur dépendance mutuelle.

Des efforts de restauration dans le lac Pusiano (Italie) ont entraîné une diminution des concentrations en phosphore de 200 $\mu\text{g L}^{-1}$ mesurée durant le brassage automnal en 1980 à 60 $\mu\text{g L}^{-1}$ au début des années 2000 (Legnani *et al.* 2005). Bien que les conditions trophiques de ce lac se soient grandement améliorées, d'importantes fleurs d'eau de *Planktothrix rubescens* ont été notées en 2001 et 2002. Une situation semblable a été observée dans le lac Bourget (France) alors que la prolifération de *P. rubescens* depuis 1996 a été associée au processus de restauration de l'écosystème entrepris durant les années 1970. Il a été suggéré que les fleurs d'eau dans cet écosystème sont liées à l'augmentation de la transparence en

surface (diminution de la biomasse de phytoplancton liée aux plus faibles concentration en phosphore) et à la période de stratification plus longue en été (associé au réchauffement climatique) (Briand *et al.* 2005; Jacquet *et al.* 2005). Le réchauffement du climat au Québec pourrait également causer une période de stratification plus longue, favorisant ainsi la prolifération de cyanobactéries à la fin de l'automne.

Bien que la problématique des fleurs d'eau de cyanobactéries soit généralement associée aux formes planctoniques (en suspension dans la colonne d'eau), les cyanobactéries peuvent également proliférer à la surface des sédiments lorsque la pénétration de la lumière le permet (généralement en milieux oligotrophes car il faut que la lumière pénètre jusqu'au fond). La dégradation bactérienne de la matière organique dans les sédiments sous-jacents fournirait alors les nutriments nécessaires à leur croissance. Il est à noter que ces formes benthiques sont différentes des cellules végétatives ou akinètes en dormance à la surface des sédiments (voir ci-dessous). Dans certains cas, les cyanobactéries peuvent former des tapis de biomasse très denses. Des cyanobactéries benthiques toxiques ont causé la mort d'animaux en milieux oligotrophes, notamment en Suisse et en Écosse (Gunn *et al.* 1992; Metz *et al.* 1997).

1.10 Les cyanobactéries en eau froide ou sous le couvert de glace

1.10.1 Cyanobactéries pélagiques

Bien que les cyanobactéries aient un optimum de croissance à des températures élevées, elles prolifèrent également lorsque la température de l'eau est faible, et survivent même sous la glace. Toutefois, mis à part quelques cas particuliers, les cyanobactéries ne dominent généralement pas la communauté phytoplanctonique hivernale. La succession du phytoplancton est plutôt caractérisée par une dominance de flagellées durant l'hiver. Par exemple, selon l'étude d'Agbeti & Smol (1995), les communautés phytoplanctoniques hivernales étaient dominées par des flagellées (Chrysophycées et Cryptophycées) et occasionnellement par des diatomées dans deux lacs faiblement stratifiés sous un couvert de glace. Les dinoflagellées, les cyanobactéries et les algues vertes ne constituaient qu'une faible portion de la communauté. Dans trois lacs peu profonds du Dakota (É.-U.), les flagellées (Chrysophycées et Cryptophycées) étaient également dominantes sous couvert de glace, bien que les diatomées, les algues vertes et les cyanobactéries aient été présentes mais en faible nombre (Phillips & Fawley 2002).

Une étude conduite en Allemagne dans trois lacs eutrophes/hypereutrophes peu profonds et couverts de glace a révélé une baisse du biovolume total en cyanobactéries juste avant la formation de la couche de glace (Wiedner & Nixdorf 1998). Les cyanobactéries avaient dominé le phytoplancton dans ces trois lacs à partir du début du printemps jusqu'à la fin de l'automne cette année-là. Les auteurs suggèrent que ce sont les faibles températures de l'eau ainsi que les faibles intensités lumineuses qui ont causé la disparition complète des cyanobactéries dans un des lacs, alors que 6% et 25 % de la communauté était toujours composées de cyanobactéries dans les deux autres lacs. Suite au déclin des populations de cyanobactéries, ce sont les flagellés qui se sont établis pour dominer la communauté sous le couvert de glace.

Dans les lacs profonds stratifiés, *Planktothrix rubescens* peut proliférer dans la colonne d'eau à l'interface de la couche froide et de la couche chaude durant l'été (métalimnion). Cette fleur d'eau peut ensuite se distribuer uniformément dans la colonne d'eau et persister tout l'hiver. *Planktothrix rubescens* et *Planktothrix agardhii* ont également été observées sous la couche de glace dans des lacs de la Scandinavie et de l'Allemagne (Sivonen & Jones 1999). Une fleur d'eau du genre *Planktothrix* (autrefois *Oscillatoria*) a aussi été observée au Québec, notamment en 2002 au lac Saint-Mathieu situé dans le Bas Saint-Laurent (Blais 2006). Elle se trouvait sous la glace près de la surface lors du dégel printanier.

Une fleur d'eau toxique a été observée au lac American (États-Unis) durant l'hiver 1989 et a persisté jusqu'au printemps 1990 (Jacoby *et al.* 1994). *Anabaena flos-aquae* a été identifiée comme étant l'espèce toxique dominante, produisant l'anatoxine-a (neurotoxine) et une hépatotoxine. Selon Jacoby *et al.* (1994), une toxicité à des températures aussi basses que 7 à 8°C est inhabituelle. Il est possible que la prolifération d'*Anabaena flos-aquae* ait été stimulée par les nutriments libérés des sédiments en conditions anoxiques durant l'été et rendus disponibles suite au brassage automnal.

Aux lacs Biwa et Yogo au Japon, des fleurs d'eau d'*Aphanizomenon flos-aquae* ont été détectées en hiver à une température d'environ 10°C (Tsujiura *et al.* 2001). Une étude en laboratoire a alors été initiée afin de clarifier les effets de la température sur la croissance d'*A. flos-aquae*. Les résultats indiquent que la souche étudiée croît à une température supérieure à 8°C, avec une température optimale variant entre 23°C et 29°C, et survie à 5°C pendant au moins 25 jours sous faibles conditions lumineuses. Bien que ces résultats confirment la possibilité d'observer une fleur d'eau d'*A. flos-aquae* à la fin de l'automne et en hiver, il est difficile d'expliquer pourquoi les fleurs d'eau d'*Aphanizomenon* surviennent à des

températures de 10°C en décembre et non immédiatement suite à la disparition de *Microcystis* et/ou *Anabaena* à l'automne. Plusieurs facteurs environnementaux (par ex., compétition, régime de brassage) autres que la température pourraient inhiber la prolifération d'*A. flos-aquae* immédiatement après la disparition des fleurs d'eau estivales et automnales causées par *Microcystis* et *Anabaena* (Tsujiura *et al.* 2001).

1.10.2 Stades benthiques des cyanobactéries pélagiques

Plusieurs espèces de cyanobactéries ont le potentiel de produire des akinètes. Il est souvent mentionné dans la littérature que la plupart des espèces productrices d'hétérocystes produisent également des akinètes (par ex., Adams & Duggan 1999). Li *et al.* (1997) suggèrent que les hétérocystes jouent un rôle important dans la formation d'akinètes, ce que concluent également Hori *et al.* (2002) et Kim *et al.* (2005) alors qu'une relation positive entre les densités d'hétérocystes et d'akinètes a été observée.

Les espèces appartenant à l'ordre des Chroococcales (par ex., *Microcystis*) ne forment généralement pas de stades de dormance morphologiquement distincts tels que les akinètes, tout comme celles de l'ordre des Oscillatoriales (Whitton & Potts 2000), mais peuvent survivent à des conditions adverses sous forme de colonies dormantes dans les sédiments (Lampert 1995). Leur capacité à passer de la photoautotrophie à l'hétérotrophie, combinée à une réduction des taux de respiration et d'activité enzymatique, est probablement la raison pour laquelle les cyanobactéries peuvent survivre dans les sédiments durant les mois d'hiver (Latour 2004). Ces cyanobactéries en hibernation sont alors un inoculum pour la saison de croissance suivante. Cette situation explique pourquoi, une fois qu'un plan d'eau a été touché par une croissance importante de cyanobactéries, les fleurs d'eau se succèdent tant et aussi longtemps que les conditions eutrophes persistent (Verspagen *et al.* 2005). Par conséquent, la prolifération massive de cyanobactéries dans les lacs durant l'automne peut potentiellement donner lieu à une quantité importante d'akinètes qui seront un inoculum de départ pour le printemps.

Les sédiments peuvent contenir une semence très riche en akinètes, comme le montrent les résultats d'une étude conduite par Kim *et al.* (2005). Une densité d'akinètes de 10 000 cellules par gramme de sédiment a été mesurée durant l'hiver, alors que ce nombre était de 233 à 6 000 durant les autres saisons. Selon cette étude, la germination des akinètes est activée à

des températures variant entre 5 et 12°C (8-12°C en milieu naturel et 5-10°C en laboratoire). Ces résultats sont contradictoires avec les observations d'autres études où la température de germination était de 20°C (par ex., Tsujimura & Okubo 2003; Baker & Bellifemine 2000; Van Dok & Hart 1996). De plus, selon la littérature, il semble que la germination des akinètes n'est pas possible en absence de lumière (Baker & Bellifemine 2000; Tsujimura & Okubo 2003; Kim *et al.* 2005). Finalement, une période de 5 mois semble nécessaire pour la formation de cellules végétatives suite à la germination (Kim *et al.* 2005). Puisque cette étude concerne particulièrement le genre *Anabaena flos-aquae*, il est possible que les autres cyanobactéries aient un potentiel de germination à des températures plus faibles. Pour leur part, Latour *et al.* (2004) montrent qu'une température de 8°C est suffisante pour induire l'activation des akinètes de *Microcystis aeruginosa*, résultat comparable à celui obtenu par Kim *et al.* (2005). Le phosphore libéré par les sédiments anoxiques alimente les cellules en germination.

Dans les lacs tempérés, *Microcystis aeruginosa* apparaît généralement dans la colonne d'eau à la fin du printemps. Cette espèce de cyanobactérie produit des fleurs d'eau pendant la période estivale et est dominante pour une période de 2 à 3 mois. Les colonies sédimentent ensuite en automne. Latour *et al.* 2004 ont étudié le stade benthique de *M. aeruginosa* en échantillonnant les colonies benthiques en hiver à une profondeur de 40 m. La température de l'eau dans l'hypolimnion était alors de 4°C. Les résultats de cette étude révèlent que la division cellulaire dans les colonies benthiques de *M. aeruginosa* continue pendant l'hiver à une température de 4°C (avec un faible taux de division et une faible activité enzymatique). Au printemps, lorsque la température hypolimnétique atteint 8°C, une portion des colonies retourne à un state planctonique dans la colonne d'eau. Ce résultat indique que la division cellulaire des formes benthiques joue un rôle important dans le cycle de reproduction de *M. aeruginosa* et peut potentiellement augmenter l'importance de l'inoculum contribuant à l'apparition de fleur d'eau l'été suivant. De plus, ces résultats suggèrent que la température de l'eau dans l'hypolimnion influence le retour vers la forme active de *M. aeruginosa* au printemps.

1.10.3 Survie des formes benthiques et phase de réinvasion dans la colonne d'eau

Selon Boström *et al.* (1989), la biomasse des formes benthique de *Microcystis* peut excéder substantiellement la biomasse planctonique maximale trouvée dans les lacs eutrophes,

indiquant que les colonies de *Microcystis* peuvent survivre pendant de longues périodes et ainsi s'accumuler dans les sédiments. Toutefois, selon les résultats de Oberholster *et al.* (2006), les cyanobactéries benthiques, bien que toxiques, subissent une forte pression de prédation par le zoobenthos durant les mois d'hiver.

Dans une étude conduite au lac Limmaren (Suède), Brunberg & Blomqvist (2002) n'ont observé aucune différence significative entre la survie de la forme benthique de *Microcystis* en zone profonde et peu profonde. Ce résultat indique que l'ensemble des sédiments d'un lac est susceptible de fournir un inoculum pour les populations planctoniques. Tsujimura *et al.* (2000) ont également trouvé que *Microcystis* pouvait survivre sur les sédiments en zone peu profonde, bien qu'une baisse considérable ait été observée durant l'hiver. Dans les zones plus profondes (70-90 m), là où l'abondance maximale de *Microcystis* a été enregistrée, aucune baisse dans l'abondance des cellules n'a été notée. Dans le lac Volkerak (Pays-Bas), d'une profondeur moyenne de 5 mètres et d'une profondeur maximale de 22 mètres, Verspagen *et al.* (2004) ont noté que les colonies en provenance des sédiments peu profonds avaient la plus forte vitalité photochimique. Ce résultat suggère que les colonies benthiques des sédiments peu profonds semblent mieux adaptées physiologiquement pour l'inoculation de la colonne d'eau que les colonies des zones plus profondes. Les auteurs suggèrent que le recrutement de *Microcystis* soit probablement un processus passif résultant de la re-suspension induite par l'action du vent ou la bioturbation. Conséquemment, les zones peu profondes d'un lac jouent possiblement un rôle plus important dans le recrutement de *Microcystis* vers la zone pélagique.

Dans l'étude de Brunberg & Blomqvist (2002) une expérience menée en laboratoire démontre qu'une exposition à la lumière des formes benthique de *Microcystis* a conduit à des conditions de super-saturation en oxygène, entraînant un faible de taux de survie des cellules. De même, les conditions de noirceur ont conduit à une réduction de la concentration en oxygène dissous, favorisant leur taux de survie. Appliqués en conditions naturelles, ces résultats peuvent sembler un désavantage pour les colonies de *Microcystis* accumulées dans des zones peu profondes. Toutefois, au printemps, les zones peu profondes offrent un avantage pour initier la croissance et le recrutement étant donné l'augmentation plus rapide de la température et de la pénétration de la lumière (photosynthèse). La hausse de température et de lumière et les conditions anoxiques ont été identifiées comme étant initiatrices de la croissance des colonies benthiques de *Microcystis*. Les conditions anoxiques ont également été suggérées propices à

l'initiation du recrutement de ces formes benthiques (Caceres & Reynolds 1984; Trimbee & Prepas 1988).

La quantité totale de colonies disponibles pour le recrutement vers la zone pélagique dépend de plusieurs facteurs tels que le nombre de colonies accumulées dans les sédiments, le taux de survie dans les sédiments et l'apparition de conditions favorables pour initier la phase de réinvasion (Brunberg & Blomqvist 2002). Plusieurs chercheurs se sont penchés sur les facteurs susceptibles d'initier la phase de réinvasion des cellules benthiques vers la zone pélagique. Le recrutement à partir des formes benthiques peut être initié en réponse à un stimulus tel qu'une variation dans la température de l'eau (Forsell 1998), une variation dans l'éclairement (Hansson 1993; Johnston & Jacoby 2003), des conditions anoxiques (Hansson 1995), une bioturbation (Stahl-Delbanco & Hansson 2002) et des changements dans la quantité de nutriments (Stahl-Delbanco *et al.* 2003).

Hansson *et al.* (1994) ont évalué que les taux de recrutement de *Microcystis* à partir des sédiments représentaient moins de 0,2 % de la population pélagique par jour. Selon d'autres études, les taux rapportés sont de l'ordre de 4 % de la population pélagique par jour (Trimbee & Harris 1984; Stahl-Delbanco *et al.* 2003). Toutefois, Brunberg & Blomqvist (2002) suggèrent que 50 % de la population benthique de *Microcystis* ayant survécue aux conditions hivernales a servi d'inoculum pour la zone pélagique durant l'été. L'étude du passage des cyanobactéries des sédiments vers la colonne d'eau lors du processus de recolonisation a permis de démontrer son rôle sur le transport du phosphore entre les différentes masses d'eau (Barbiero & Kann 1994; Head *et al.* 1999).

Selon Verspagen *et al.* (2005), les sédiments agissent comme un mécanisme de perte plutôt qu'un mécanisme de gain de *Microcystis*. Dans cette étude, la population pélagique au printemps était de 3 à 6 fois moins importante que la population benthique. Toutefois, les résultats de leur étude indiquent que la prolifération estivale pourrait être réduite de plus de 64 % en l'absence de cette population pélagique printanière. Verspagen *et al.* (2005) ont également estimé que la prolifération estivale serait réduite de moins de 50 % en l'absence de recrutement par la forme benthique de *Microcystis*. Ces résultats indiquent que la survie de la forme pélagique durant l'hiver joue un rôle plus important dans le cycle de *Microcystis* que ce qui avait précédemment été estimé.

Ihle *et al.* (2005) ont étudié la dynamique de *Microcystis* et des MC dans les sédiments d'un lac peu profond en Allemagne. Au cours du cycle annuel, ils ont observé une perte

substantielle de *Microcystis* pendant la phase de réinvasion. Selon leurs résultats, seule une faible portion des colonies benthiques de *Microcystis* (environ 3 %) constituerait un inoculum pour la croissance de la forme pélagique, alors que 65 à 85 % des colonies benthiques disparaîtraient durant la phase de réinvasion. Puisque ces colonies n'ont été détectées ni dans les sédiments, ni dans l'inoculum pélagique, les auteurs concluent qu'elles étaient sujettes à la décomposition. Dans cette étude, les facteurs principaux qui ont initié la réinvasion de la zone pélagique sont l'augmentation de la température de l'eau et de la pénétration de la lumière près des sédiments. Toutefois, l'inoculation est survenue en conditions d'aérobies, indiquant que l'absence d'oxygène n'est pas nécessaire pour initier le recrutement de *Microcystis*. Selon l'étude de Stahl-Delbanco *et al.* (2003), le recrutement de *Microcystis* serait favorisé par des concentrations élevées en nutriments en combinaison avec un faible ratio N:P. Toutefois, le ratio N:P observé par Ihle *et al.* (2005) était considérablement élevé avant et après la période de recrutement. Les auteurs concluent que des conditions d'anaérobies et la quantité de nutriments ne sont pas des facteurs essentiels contrôlant l'initiation de la phase de réinvasion. Aussi, selon l'étude de Ihle *et al.* (2005), la stabilité remarquable des MC dans les sédiments durant la période hivernale suggère qu'elles jouent un rôle dans la survie de *Microcystis*. La quantité importante de MC extracellulaire libérée lors du printemps coïncide avec la mortalité massive de cellules, ce qui suggère une fonction possible des MC lors de la période de réinvasion.

1.10.4 Production de cyanotoxines en eau froide

Les akinètes ne produisent pas de cyanotoxines puisqu'il ne s'agit pas de cellules végétatives actives. Toutefois, les cellules benthiques en dormance (par ex., *Microcystis*) à la surface des sédiments semblent capables de produire des toxines. Des MC ont également été détectées dans des populations benthiques de cyanobactéries appartenant au groupe des Oscillatoriales (Mez *et al.* 1997). Une étude visant à évaluer la toxicité potentielle des populations de *Microcystis* à la surface des sédiments en hiver a été conduite par Oberholster *et al.* (2006) au lac Sheldon (É.-U.). L'échantillonnage s'est déroulé du mois de novembre à la mi-décembre, alors que la température de l'eau au-dessus des sédiments se situait entre 4°C et 8°C. Les résultats de cette étude indiquent que les colonies benthiques de *Microcystis* sur ou dans les sédiments du lac Sheldon pendant l'hiver 2004 étaient toxiques et que la population qui persiste pourrait préserver le gène *mcy* (responsable pour la production de toxines) d'une

saison à l'autre. Les colonies benthiques pourraient ainsi fournir de l'information quand aux génotypes qui seront à l'origine de la population épilimnétique au cours de l'été suivant.

Microcystis aeruginosa a causé la mort de centaines de milliers de poissons dans une pisciculture aux États-Unis alors que les températures de l'eau étaient autour de 11°C (Zimba *et al.* 2001). Aussi, des épisodes de fleurs d'eau toxiques causées par *Anabaena flos-aquae* ont été observés au lac American (É.-U.) durant l'hiver et ont été associés à l'augmentation de la disponibilité des nutriments (principalement le phosphore) suite au brassage automnal (Jacoby *et al.* 1994).

Sivonen et Jones (1999) présentent une synthèse des résultats obtenus en laboratoire pour les concentrations de toxines cellulaires. Toutes les souches de cyanobactéries étudiées ont produit la majorité des toxines lorsque les conditions lumineuses étaient optimales. Le contenu en toxine était maximal dans la plupart des études lorsque la température se situait entre 18°C et 25°C, alors que des températures inférieures à 10°C et supérieures à 30°C ont résulté en une baisse du contenu en toxines. Ces résultats suggèrent que la production de toxines durant l'hiver dans les lacs du Québec est peu probable étant donné la faible température de l'eau ($\leq 4^\circ\text{C}$) et le faible éclaircissement sous le couvert de glace. Il serait tout de même prudent de s'en assurer étant donné les résultats récents de Oberholster *et al.* (2006).

1.11 Cyanotoxines et cyanobactéries dans les eaux souterraines

Des MC 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 de 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 & Jones (1999), les MC sont faiblement adsorbés (20 %) par les solides en suspension dans les rivières et les réservoirs. À 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.

1.12 Études récentes portant sur les cyanobactéries au Québec

Une étude portant sur les impacts de la dénitrification et de la fixation biologique de l'azote par les cyanobactéries sur la chaîne trophique a été réalisée dans la baie Missisquoi (Québec) par Ait yahia (2005). Trois stations ont été échantillonnées dans la baie Missisquoi toutes les deux ou trois semaines entre le mois de juin et octobre 2003. L'abondance de *Microcystis* variait de façon marquée selon la date d'échantillonnage, avec des abondances d'environ 20 000 cellules ml⁻¹ à la fin juin et une augmentation allant jusqu'à environ 100 000 cellules ml⁻¹ à la mi-juillet. L'abondance de *Microcystis* a ensuite diminué pour atteindre environ 40 000 cellules ml⁻¹ à la mi-octobre. Les résultats de cette étude montrent qu'une diminution rapide des concentrations en azote total a conduit à une diminution du rapport massique azote:phosphore de 33 à 4, favorisant ainsi le développement des espèces fixatrices d'azote du genre *Anabaena* au détriment des espèces du genre *Microcystis*.

Dans une étude sur la dynamique à court terme du lac St-Augustin (lac eutrophe-hypereutrophe et peu profond près de Québec), Bouchard Valentine (2004) a attribué la fleur d'eau de cyanobactéries à une période de mélange (causée par des précipitations) suivie d'une canicule et de l'absence de vent. La période de mélange a entraîné une augmentation soudaine de la concentration en phosphore à la surface de l'eau (relargage du phosphore accumulé dans les sédiments suite au brassage ou apport par ruissellement du phosphore adsorbé aux particules érodées), ce qui a favorisé les cyanobactéries qui s'étaient développées pendant l'été. Les conditions calmes et les fortes températures associées à cette canicule se sont jointes à l'augmentation de phosphore, créant les conditions idéales pour l'apparition d'une fleur d'eau en août 2002. Au contraire, aucune fleur d'eau n'a été observée l'été 2003 (12 visites au lac entre le 11 août et le 28 octobre), alors que les précipitations abondantes et les vents plus forts ont conduit à une faible stratification de la colonne d'eau. Les résultats de la recherche de Bouchard Valentine mettent en évidence l'influence des événements météorologiques sur la stratification thermique à court terme et soulignent l'importance d'une fréquence d'échantillonnage élevée pour l'étude des cyanobactéries.

Rolland *et al.* (2005) ont étudié les changements saisonniers dans la biomasse de cyanobactéries et la concentration de cyanotoxines produites dans quatre lacs eutrophes du Québec (Boivin, Brome, Waterloo et le réservoir Choinière) du mois de mai au mois d'octobre 2001. Les genres *Microcystis* et *Anabaena* étaient dominants lors de cette étude. Les cyanobactéries étaient dominantes pratiquement durant toute la saison d'échantillonnage

dans le lac Waterloo et le réservoir Choinière. La concentration en MC était très variable dans le lac Waterloo ($< 1 \mu\text{g L}^{-1}$ à $> 4 \mu\text{g L}^{-1}$) et entre 1 et $2 \mu\text{g L}^{-1}$ dans le réservoir Choinière. Dans les lacs Boivin et Brome, les proportions de diatomées et de chlorophytes étaient plus importantes, avec une dominance de cyanobactéries observée seulement à quelques reprises. La concentration en MC était inférieure à $1 \mu\text{g L}^{-1}$ (limite de détection instrumentale) durant toute la période d'échantillonnage dans ces lacs. En somme, les résultats de cette étude indiquent qu'une augmentation de la stabilité de la colonne d'eau, une diminution de la lumière (un coefficient d'extinction important) et un manque de nutriments étaient associés à une augmentation de la biomasse totale de cyanobactéries toxiques.

Giani *et al.* (2005) ont échantillonné une série de 22 lacs au sud du Québec afin de modéliser les changements dans l'abondance et la toxicité des cyanobactéries. Des cyanobactéries toxiques ont été observées dans tous les lacs échantillonnés lors de cette étude, indépendamment des concentrations en phosphore. Les résultats indiquent que la concentration en MC équivalente était principalement expliquée par les concentrations d'azote et de phosphore total. Le meilleur modèle prédictif de la biomasse des espèces toxiques était basé sur l'azote mesuré dans l'épilimnion. La concentration en MC par unité de biomasse n'était pas considérablement variable d'un lac à l'autre. Selon Giani *et al.* (2005), ce résultat suggère que les facteurs environnementaux contrôlent la présence des espèces potentiellement toxiques, mais qu'ils ont un effet limité sur leur toxicité.

La problématique des cyanobactéries à la baie Missisquoi a également fait l'objet d'une étude afin d'évaluer le potentiel d'atteinte à la santé publique en ce qui a trait à la consommation d'eau et aux activités récréatives (Blais 2002). Les résultats de cette étude indiquent à plusieurs reprises des valeurs en MC-LR et en abondance de cyanobactéries totales surpassant les critères établis pour les différents usages. Ainsi, la fermeture de quatre plages et l'avis de santé publique émis en 2001 étaient grandement justifiés.

Une conférence présentée par Susan Leblanc lors du congrès de la Société Internationale de Limnologie (SIL) à Montréal en 2007 portait sur la problématique des fleurs d'eau de cyanobactéries dans certains lacs oligotrophes et mésotrophes de l'est de l'Ontario et de l'ouest du Québec. Selon ses observations, les causes des fleurs d'eau dans les lacs étudiés semblent varier. Dans certains cas, les populations de cyanobactéries se développent en profondeur dans la colonne d'eau (près des sédiments) et sont ensuite entraînées vers la surface lors du brassage automnale. Dans d'autres cas, une période de stratification

prolongée due aux étés plus longs et plus chauds permet 1) aux cyanobactéries de croître et d'accumuler une forte biomasse, et 2) une anoxie de l'hypolimnion et le largage du phosphore qui stimule la croissance automnale de la population déjà bien établie. En somme, les changements climatiques pourraient potentiellement stimuler les fleurs d'eau automnales même en l'absence d'une augmentation des charges en nutriments et d'une modification de l'utilisation du territoire.

Wheeler *et al.* (2005) présentent une étude réalisée dans le but de cartographier et de quantifier les fleurs d'eau de cyanobactéries dans le lac Champlain à l'aide de la télédétection. Des modèles prédictifs ont été développés afin de déterminer les concentrations en chlorophylle *a* (Chl_a). Les résultats préliminaires indiquent que les satellites testés ont déterminé avec succès la distribution des fleurs d'eau ainsi que les concentrations en Chl_a. Cette technique de détection présente un potentiel intéressant pour la gestion et le suivi des fleurs d'eau de cyanobactéries.

D'autres informations spécifiques à la problématique des cyanobactéries au Québec peuvent être tirées d'un rapport sur la présence de cyanobactéries et cyanotoxines aux stations de production d'eau potable (Robert *et al.* 2005). En résumé, ce rapport confirme l'occurrence de fleurs d'eau de cyanobactéries dans trois plans d'eau servant de source d'approvisionnement en eau potable (rivière Bécancour, rivière Yamaska et baie Missisquoi). La présence de cyanotoxines a également été détectée dans l'eau brute des stations suivies, parfois en concentrations supérieures à la concentration maximale acceptable de 1.5 µg L⁻¹. Les échantillons d'eau traitée prélevés aux stations d'eau potable à l'étude indiquent généralement une très bonne efficacité des traitements.

2. Impacts des fleurs d'eau de cyanobactéries

2.1 Impacts sur la santé humaine

Les cyanobactéries ont causé la mort de plusieurs animaux à travers le monde (par ex., chiens, chats, vaches, moutons), et ce depuis plusieurs centaines d'années. En effet, le décès d'animaux associés aux cyanotoxines est rapporté depuis la fin des années 1800 (voir Yoo *et al.* 1995 pour une énumération des pays qui ont rapporté des décès d'animaux ainsi que les toxines responsables). Toutefois, il est important de mentionner que la majorité des décès était dû au fait que les animaux s'abreuyaient sur le bord des berges, là où il y a généralement accumulation de cellules dans les écumes.

Les cyanobactéries sont également responsables de plusieurs malaises et décès chez les humains. Les effets des cyanotoxines sur la santé humaine sont nombreux, par exemple: gastro-entérites, nausées, vomissement, fièvre, symptômes comparables à la grippe, maux de gorge, irritation des yeux et des oreilles, éruptions cutanées, myalgie (douleurs musculaires), hépatomégalie (augmentation du volume du foie), consolidation pulmonaire, troubles visuels, dommages aux reins et au foie (Codd *et al.* 2005). Les lipopolysaccharides produits par les cyanobactéries peuvent également être des irritants cutanés et peuvent provoquer des réactions allergiques (Sivonen & Jones 1999). Les lipopolysaccharides, contrairement aux toxines proprement dites, font partie intégrale de la membrane cellulaire des cyanobactéries (et autres bactéries Gram-négatifs).

L'hépatotoxicité aiguë de la MC chez les humains a été mise en évidence suite à la mort de 76 patients hémodialysés en 1996 au Brésil (Jochimsen *et al.* 1998). Ces patients étaient traités à une clinique dont les appareils d'hémodialyse étaient alimentés par une eau contaminée en microcystines (Carmichael 2001). Selon Codd *et al.* (1999), des milliers de cas de gastro-entérite causés par la présence de cyanobactéries dans l'eau auraient été rapportés jusqu'à maintenant dans le monde. Bien que Santé Canada (2002) soutienne que les preuves sont limitées, plusieurs études révèlent le potentiel cancérigène des cyanotoxines dans le cas d'une exposition à long terme (par ex., Yu 1995; Zhou *et al.* 2002; Carmichael 2001; Codd

2000; Duy *et al.* 2000). C'est aux États-Unis que le premier décès attribué aux activités récréatives a été rapporté (Stewart 2004). Un adolescent de 17 ans a été intoxiqué par l'anatoxine-a suite à l'ingestion accidentelle d'eau lors d'une baignade dans un étang sur un terrain de golf. Le document de Stewart (2006) présente une revue détaillée des symptômes et maladies reliés aux cyanobactéries. Plusieurs cas d'intoxication à travers le monde y sont aussi rapportés. Au Québec, aucune norme n'est actuellement édictée par le *Règlement sur la qualité de l'eau potable* en vigueur depuis juin 2001, à l'égard des cyanobactéries ou des cyanotoxines dans l'eau potable (Robert *et al.* 2006). La concentration maximale acceptable (CMA) en microcystine-LR (MC-LR; libre et liée aux cellules) est établie à $1.5 \mu\text{g L}^{-1}$ par Santé Canada, tandis que l'Organisation mondiale de la santé (OMS) l'établit à $1 \mu\text{g L}^{-1}$ (Groupe scientifique sur l'eau, INSPQ 2005). La MC-LR n'est toutefois pas la seule toxine produite par les cyanobactéries. Afin de tenir compte des autres types de microcystines produites, l'INSPQ recommande de calculer une concentration de MC-LR toxicité équivalente telle que définie dans la publication de Wolf & Frank (2002). En ce qui concerne les autres types de toxines produites par les cyanobactéries, ni Santé Canada ni l'OMS n'ont établi de recommandations. L'INSPQ a élaboré une balise pour l'anatoxine-a et a fixé une valeur seuil à $3.7 \mu\text{g L}^{-1}$ en se basant sur l'étude de Fawell *et al.* (1999). Cette valeur provisoire sera réévaluée lors de la prochaine mise à jour du *Règlement sur la qualité de l'eau potable*.

Cas du lac Saint-Charles

Une fleur d'eau de cyanobactérie a été observée en 2006 au lac Saint-Charles, principale source d'eau potable pour la Ville de Québec. La prise d'eau se trouve à 11 km en aval du barrage du lac Saint-Charles. Cette usine de traitement de l'eau est équipée pour traiter adéquatement les cyanotoxines. Toutefois, les résidents du lac qui ne sont pas reliés au réseau de distribution ont reçu un avis de restriction d'utilisation de l'eau à des fins de consommation¹. L'apparition de fleurs d'eau entraîne une perte de confiance sur l'innocuité de consommer l'eau potable du Lac Saint-Charles, même après que les cyanobactéries aient disparues.

La concentration moyenne en phosphore total mesurée en 2006 était de près de $12 \mu\text{g P L}^{-1}$ (MDDEP), des conditions qualifiées mésotrophes qui ont peu évolué depuis la diagnose limnologique réalisée en 1997 ($7-15 \mu\text{g P L}^{-1}$; Légaré 1998). Il est possible que certaines portions du lac soient plus riches en phosphore, comme la baie de l'Écho, là où les fleurs d'eau de cyanobactéries ont été observées.

¹ www.ville.quebec.qc.ca/fr/information/communiqu/e/environnement/4141.shtml

L'accumulation de cyanotoxines dans les poissons est également une source d'inquiétude et de questionnements. Par exemple, au Québec, la Régie régionale de santé et des services sociaux (RRSSS) de la Montérégie a déjà émis un avis recommandant d'éviter de consommer des poissons provenant de la baie Missisquoi en période de fleur d'eau. Les résultats tirés de la littérature apparaissent contradictoires, alors que les poissons exposés aux cyanotoxines présentent des concentrations variables de toxines dans leur chair.

2.2 Impacts environnementaux: biodiversité et réseau trophique

Les cyanobactéries dominent souvent en milieux eutrophes, ce qui diminue la présence des algues (par ex., algues vertes et diatomées). Bien que les cyanobactéries soient une excellente source d'énergie (riches en protéines et en glucides), elles ont une faible valeur nutritive en comparaison aux algues vertes et aux diatomées puisqu'elles sont dépourvues de certains acides gras essentiels à la diète des consommateurs (par ex., zooplancton, larves de poissons). L'accumulation de MC par plusieurs organismes aquatiques a été mentionnée dans un grand nombre d'études. Par exemple, une accumulation de MC a été observée dans les bivalves (Williams *et al.* 1997; Karlsson-Elfgren *et al.* 2003), les crustacés (Liras *et al.* 1998; Yokoyama & Park 2003; Kankaanpää *et al.* 2005) et les poissons (Williams *et al.* 1997a; Sipiä *et al.* 2001; Kankaanpää *et al.* 2002; Karlsson-Elfgren *et al.* 2003; Soares *et al.* 2004; Debois 2005).

Les effets des cyanobactéries et cyanotoxines sur le zooplancton sont jusqu'à présent mal compris et inconsistants. De façon générale, il semble évident que les cyanobactéries affectent le zooplancton, mais les causes ne sont pas clairement identifiées. En effet, la question se pose à savoir si les effets inhibitoires sont associés à la faible valeur nutritive des cyanobactéries, à leurs toxines ou à des composés inconnus (Bartam *et al.* 1999). Il est mentionné dans la littérature que les fleurs d'eau de cyanobactéries causent un déclin direct dans le nombre de cladocères de grande taille et d'ostracodes (Trabeau *et al.* 2004). Les fleurs d'eau de cyanobactéries peuvent également réduire le taux de reproduction des rotifères ainsi que le taux de croissance et de reproduction des cladocères (Haney 1987). Selon Holm et Shapiro (1984), les filaments d'*Aphanizomenon flos-aquae* ingérés par *Daphnia pulex* causent un retard de croissance et un indice lipidique plus faible, en plus d'inhiber la reproduction.

Des mortalités massives de poissons (*fish kill*) sont parfois observées lors de fleurs d'eau de cyanobactéries. La mort des poissons est souvent associée à l'anoxie générée suite à l'utilisation de l'oxygène par les bactéries lors de la dégradation d'une grande biomasse de cyanobactéries. Toutefois, plusieurs cas de mortalité de poissons ont été directement liés à la présence de toxines dans leurs tissus. La présence de cyanobactéries dans l'eau peut également obstruer les branchies lorsque la biomasse est extrême, entraînant ainsi la mort des poissons. Dans une étude portant sur l'accumulation et l'élimination des MC ingérées par un poisson planctonivore, Deblois (2005) a estimé à 30 % l'assimilation moyenne des MC disponibles dans la diète et à 84 % par jour le taux d'élimination par le foie des MC accumulées. Il est toutefois possible qu'une quantité de MC soit passée du foie vers un autre compartiment au lieu d'être éliminée hors du poisson. Selon les recommandations de Deblois (2005), un suivi des fleurs d'eau de cyanobactéries devrait être effectué même à de faibles concentrations en MC étant donné les taux d'accumulation observés dans les poissons.

3. Détection des cyanobactéries et de leurs toxines

La détection rapide des fleurs d'eau de cyanobactéries et des cyanotoxines est un aspect important de tout programme de gestion et de protection de nos lacs et rivières. En effet, une faible abondance en cyanobactéries peut tout de même constituer un risque sanitaire important (Bartram *et al.* 1999b). Il est donc nécessaire de posséder des outils de détection des cyanobactéries et des cyanotoxines qui soient sensibles, robustes et simples à interpréter. Ces outils doivent être assez sensibles pour permettre à l'utilisateur de détecter les fleurs d'eau avant qu'elles ne deviennent visibles à l'œil nu. Comme les cyanobactéries peuvent migrer verticalement dans la colonne d'eau, être poussées par le vent et former des couches denses de biomasse à des profondeurs variables, la méthode de détection à prioriser devrait pouvoir effectuer rapidement des profils de la colonne d'eau et analyser la distribution spatiale horizontale des cyanobactéries afin de couvrir les zones géographiques les plus à risque.

La problématique des floraisons de cyanobactéries au Québec sera sans aucun doute au cœur des préoccupations environnementales pour les prochaines années. Il est donc impératif de développer un programme de suivi rigoureux et efficace dans le but d'acquérir une meilleure compréhension de la problématique et d'être en mesure de mieux prévenir les épisodes à risque. En ce sens, l'étude de l'historique des fleurs d'eau et les données limnologiques qui y sont associées constituent une information importante qui nous permettrait d'augmenter notre capacité d'anticiper la prolifération des cyanobactéries. L'accumulation des connaissances limnologiques d'un plan d'eau permet d'approfondir notre compréhension de l'écosystème et facilite le développement d'un programme de suivi à long terme focalisant sur les périodes et les sites les plus critiques (Codd *et al.* 1999).

Les méthodes de détection des cyanobactéries nuisibles peuvent être classées en deux catégories principales: les méthodes détectant les cellules de cyanobactéries et celles détectant leurs molécules spécifiques une fois extraites. Il est important de mentionner que les fleurs d'eau de cyanobactéries toxiques ne sont pas toxiques en tout temps (Carmichael 2007; van Apeldoorn *et al.* 2007, Codd *et al.* 1999; voir section 1.4). Plusieurs cas de fleurs d'eau de cyanobactéries à potentiel toxique se sont apparemment révélés inoffensifs pour les animaux (Carmichael 2007). Selon Carmichael, cette situation peut s'expliquer soit par une faible

concentration de toxines ou par une faible biomasse des souches de cyanobactéries toxiques présentes, soit par la faible sensibilité des animaux aux toxines présentes, par la faible quantité de toxines ingérées ou par la présence d'autres aliments dans l'estomac de l'animal, ou enfin par l'âge et le sexe de l'animal. Par conséquent, une surveillance exclusive des toxines n'est sans doute pas l'approche la plus prudente, puisque le risque de toxicité demeure tant que les espèces à potentiel toxique sont présentes. D'autre part, une fois les cellules de cyanobactéries toxiques disparues, il est possible que leurs toxines demeurent pour un certain temps (Scholin *et al.* 2003). Ainsi, une surveillance exclusive des cellules de cyanobactéries apparaît également insuffisante. Il est donc important de développer des méthodes efficaces de détection à la fois des cellules de cyanobactéries et de leurs toxines.

Au Québec, c'est au Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec (CEAEQ) que les échantillons sont envoyés afin d'effectuer l'identification des cyanobactéries, le décompte cellulaire et l'estimation de la biomasse. C'est également le CEAEQ qui est en charge d'identifier et de doser certaines cyanotoxines (les MC et l'anatoxine-a). Le CEAEQ est le seul laboratoire québécois accrédité ISO 17025 par le Conseil canadien des Normes (CCN) pour réaliser l'identification et le dépistage des cyanobactéries ainsi que la mesure des concentrations de MC. Ces analyses requièrent une expertise et des technologies analytiques de pointe.

3.1 Méthodes conventionnelles d'identification et de quantification des cyanobactéries

3.1.1 Détection visuelle

Un guide d'identification visuelle des fleurs d'eau de cyanobactéries a été conçu par Blais (2006) afin de sensibiliser et d'informer les citoyens. Des fiches d'identification illustrant les principaux types de fleurs d'eau et les phénomènes avec lesquels elles sont parfois confondues (dépôt de pollen ou de spores, plantes aquatiques) y sont présentés. Dans une optique de gestion des épisodes de fleurs d'eau de cyanobactéries, leur détection visuelle précoce dépend de l'expérience de l'observateur, mais surviendra bien souvent alors que de fortes biomasses sont déjà atteintes ou seulement lorsque les cyanobactéries migrent en surface et s'y accumulent (ce qui n'est pas le cas pour toutes les espèces). Le nombre de cellules à partir duquel il est possible de détecter visuellement une fleur d'eau dépend de la

morphologie propre à chaque espèce (par ex. taille des cellules et des colonies) et de l'expérience de l'observateur. La présence d'espèces de cyanobactéries potentiellement toxiques doit être confirmée par des analyses plus poussées (voir méthodes présentées ci-dessous) avant de pouvoir évaluer le risque pour la santé.

Le suivi basé sur l'observation visuelle des floraisons de cyanobactéries constitue une première action permettant de cibler les endroits critiques, sans pour autant nécessiter des installations spécialisées. Cette première inspection peut facilement être effectuée par des volontaires ayant suivi une séance de formation. Un professionnel devrait toutefois faire un contrôle régulier afin de s'assurer de la qualité de l'information. En effet, plus l'observation est effectuée par une personne expérimentée, plus une floraison est détectée rapidement (Fig. 8).

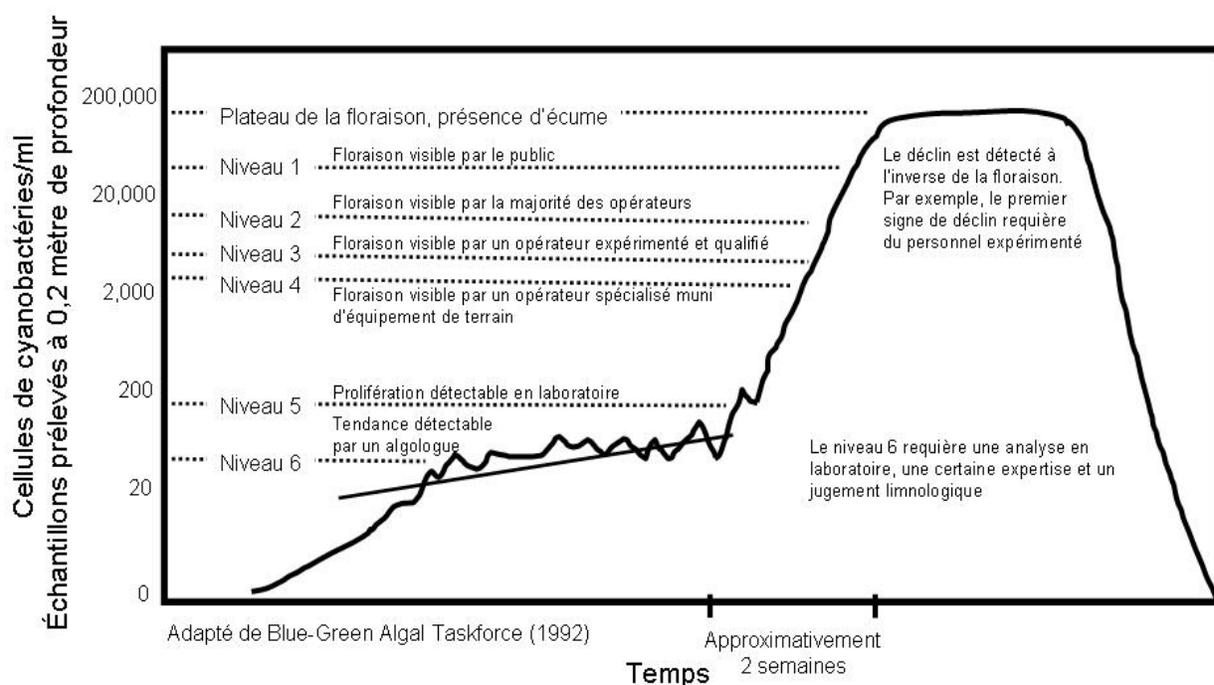


Figure 8. Courbe de croissance des cyanobactéries et niveaux de détection en fonction de l'expérience de l'observateur.

3.1.2 Microscopie inverse

La composition taxonomique et l'abondance spécifique des cyanobactéries et du phytoplancton sont souvent analysées par microscopie inverse (Jeffrey et Mantoura 1997; Sournia 1978). Cette méthode standard d'identification des espèces de phytoplancton est basée sur les caractères morphologiques des cellules. L'observation sous microscope permet

d'identifier avec certitude la présence de cyanobactéries avant qu'elles ne forment des fleurs d'eau à proprement parler. Le CEAEQ offre deux types de dépistage : l'analyse complète et l'analyse en mode dépistage. L'analyse complète fournit l'identification, le dénombrement et la biomasse de toutes les espèces de cyanobactéries ainsi que l'identification des algues au genre. Une analyse en mode dépistage peut être réalisée plus rapidement (environ 75 minutes par échantillon) et fournit des informations suffisamment détaillées pour évaluer le risque associé à la présence des cyanobactéries et prendre les décisions appropriées, en particulier dans le cas de l'approvisionnement en eau potable. Ce type d'analyse fournit l'identification de quatre genres dominants de cyanobactéries sous la forme de dix classes d'abondance (Richard Cardin, communication personnelle).

Dans certains cas, les caractères morphologiques ne sont pas suffisamment précis pour différencier les souches toxiques des souches non toxiques. Par exemple, seuls des critères subcellulaires non-identifiables par microscopie permettent de distinguer deux souches de l'espèce *Alexandrium tamarense*, l'algue dinoflagellé formant les marées rouges en milieu estuarien (Scholin *et al.* 2003). Les cyanobactéries sont parfois tout aussi difficiles à identifier. Sournia (1978) fournit une description détaillée des principes de la microscopie et des méthodes d'utilisation de plusieurs types de microscopes. Un microscope inverse ayant un objectif d'au moins 20x permet de quantifier efficacement la diversité et l'abondance relative des espèces de phytoplancton d'un échantillon d'eau (Fig. 9: a-f).

Selon Chorus & Bartram (1999), une densité de cyanobactéries de 2 000 cellules par millilitre est une limite acceptable pour l'eau de consommation. Une densité de cyanobactéries de 100 000 cellules par millilitre est une limite pouvant servir de guide pour un seuil d'alerte modéré lors d'un usage à des fins récréatives. Cette valeur guide est également utilisée par le groupe scientifique de l'eau de l'INSPQ. Les différentes espèces de cyanobactéries de même que les stades de développement d'une même espèce présentent des tailles fort différentes, ce qui affectera la biomasse par unité de cellule. Il est opportun de tenir compte de cette variabilité dans l'établissement d'avis de santé publique.

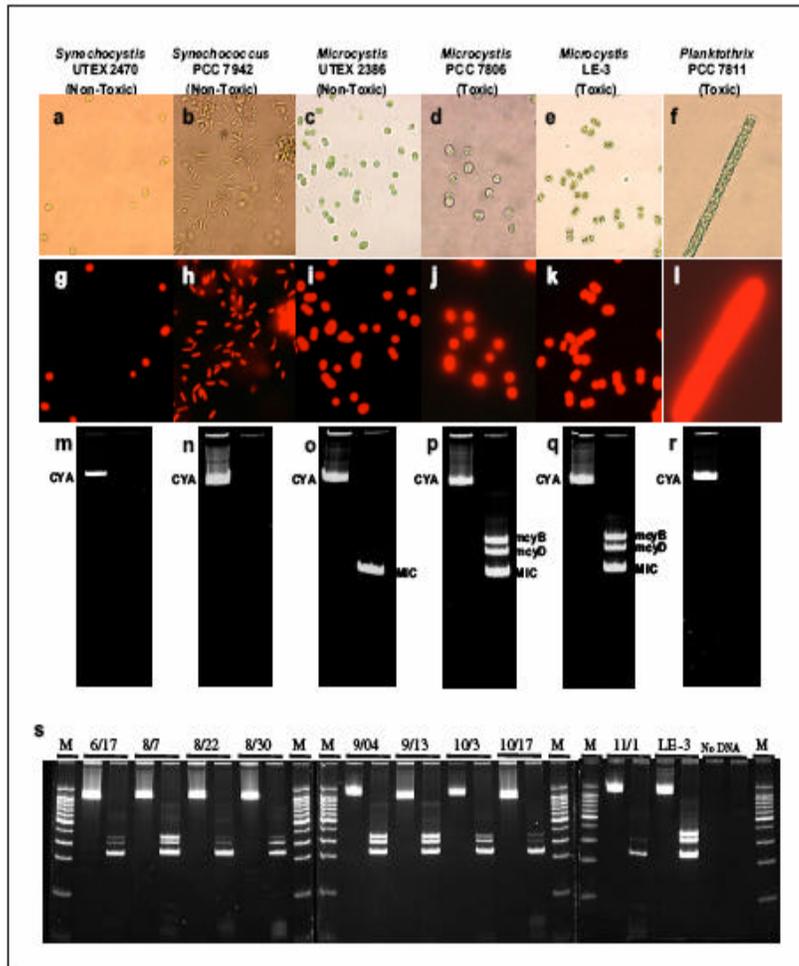


Figure 9. Méthodes microscopiques conventionnelles et méthodes moléculaires utilisées pour la détection et l'identification de souches de cyanobactéries toxiques et non toxiques. (a-f) microscopie inverse, (g-l) microscopie à épifluorescence, (m-r) PCR (polymérase chain reaction), (s) échantillon d'une mare testée positive pour une souche toxique de *Microcystis* par PCR et électrophorèse sur gel. Tirée de Ouellette et Wilhelm (2003).

3.2 Méthodes de détection des cyanobactéries par la fluorescence

Une quantité phénoménale d'informations se loge dans les propriétés optiques des organismes photosynthétiques, en particulier leur fluorescence. L'exploitation de cette information permet d'estimer la biomasse, la composition taxonomique (certains groupes fonctionnels) et l'état physiologique du phytoplancton. La concentration en Chl_a, principal pigment responsable de l'absorption de la lumière chez les végétaux, est couramment utilisée pour estimer la biomasse totale du phytoplancton. Les pigments photosynthétiques sont en général de bons indicateurs de biomasse (Jeffrey et Mantoura 1997).

La fluorescence

La détection des pigments est basée sur l'analyse de leurs propriétés fluorescentes naturelles. La fluorescence est l'absorption moléculaire de l'énergie lumineuse à une certaine longueur d'onde et sa réémission presque instantanée à une autre longueur d'onde, généralement plus longue. Les pigments fluorescents possèdent deux spectres spécifiques : le spectre d'excitation et le spectre d'émission de l'énergie lumineuse. La fluorescence du phytoplancton peut être mesurée *in vivo* (dans les cellules, sans extraction des pigments) et *in vitro* (après que les pigments soient extraits des cellules).

On se sert de la fluorescence naturelle sous microscopie à épifluorescence lorsqu'on veut distinguer une cellule photosynthétique (phytoplancton, cyanobactéries) d'une cellule non-photosynthétique (protozoaires, bactéries, zooplancton, pollen, etc.). La fluorescence *in vivo* (FIV) permet de quantifier les organismes photosynthétiques dans leur environnement naturel (par un profileur ou dans un échantillon d'eau) pour estimer la biomasse ou évaluer l'état physiologique des cellules (par ex. stress imposé par le rayonnement ultraviolet ou les contaminants). La fluorescence *in vitro* permet de quantifier la biomasse algale en utilisant des courbes de calibration (chlorophylle *a* par spectrofluorimétrie ou pigments individuels séparés par chromatographie liquide).

Il est possible de détecter la présence de classes spécifiques de phytoplancton grâce à la signature spectrale de fluorescence de leur assemblage pigmentaire (Beutler *et al.* 2002). Les signatures spectrales permettent de distinguer quatre principaux groupes de phytoplancton : les algues vertes, les cyanobactéries, les chromophytes (diatomées, dinoflagellés, coccolithophores) ainsi que les cryptomonades et les algues rouges (Jeffrey 1997; Yentsh et Phinney 1985). Si l'assemblage pigmentaire est connu par chromatographie liquide (HPLC), l'utilisation de programmes tels que CHEMTAX permet d'estimer la biomasse de chaque groupe d'algues (Mackey *et al.* 1996, Schluter *et al.* 2004, Descy *et al.* 2005).

Les méthodes de détection basées sur la fluorescence des pigments sont plus rapides que la microscopie conventionnelle, mais nécessitent tout de même une validation régulière au microscope. Par ailleurs, la fluorescence ne peut permettre d'identifier une espèce ou un genre en particulier (sauf exception, par ex., oscillaxanthine chez *Oscillatoria*), mais plutôt un groupe d'algues possédant un assemblage pigmentaire similaire. En fait, les deux méthodes se complètent. Lorsque la flore d'un lac en particulier est connue (par microscopie), on peut ensuite suivre son développement et sa répartition spatiale à l'aide de ces outils utilisant la fluorescence.

Les phycobiliprotéines

Les phycobiliprotéines sont des pigments photosynthétiques synthétisés par trois taxons : les cyanobactéries, les rhodophytes et les cryptophytes (Jeffrey et Vest 1997). Puisque les phycobiliprotéines constituent les principaux complexes d'absorption de la lumière chez les cyanobactéries, leur influence sur la fluorescence des cyanobactéries est notable (Campbell et al. 1998). Cette particularité permet de différencier efficacement les cyanobactéries des algues chez qui le principal pigment responsable de l'absorption et de la fluorescence est plutôt la chlorophylle *a* (Vincent 1983; Jeffrey et Vest 1997).

Il existe trois types de phycobiliprotéines : l'allophycocyanine, la phycocyanine (PC) et la phycoérythrine (PE). En milieu marin, les phycoérythrines sont de bons indicateurs de cyanobactéries toxiques (Olivier et Ganf 2000). La PC est un pigment typique chez la majorité des cyanobactéries d'eau douce (ICES 2006, Gregor et al. 2007). Elle possède des propriétés fluorescentes distinctes et peut donc servir d'indicateur de cyanobactéries potentiellement nuisibles dans les lacs et les rivières.

Plusieurs méthodes de détection de la fluorescence permettent de mesurer la PC *in situ*, et donc d'estimer l'abondance ou la biomasse relative des cyanobactéries en temps réel. Pour ce faire, on utilise les équations de calibration empirique fournies par le fabricant, ou celles générées par l'utilisateur en laboratoire sur des souches isolées de chaque système. Le senseur de l'instrument doit être ajusté aux longueurs d'ondes d'excitation (590-630 nm) et d'émission (650 nm) propres à la PC (Gregor et al. 2007; Fig. 10). Les méthodes *in vitro* de détection de la PC nécessitent une extraction préalable en laboratoire selon un protocole bien défini. Comme les phycobiliprotéines sont solubles dans l'eau, ces pigments sont instables lorsqu'ils sont extraits et isolés des cellules. Il n'existe pas de méthode adaptée aux phycobiliprotéines qui soit aussi efficace que la chromatographie liquide (HPLC) généralement utilisée pour quantifier les chlorophylles et les caroténoïdes.

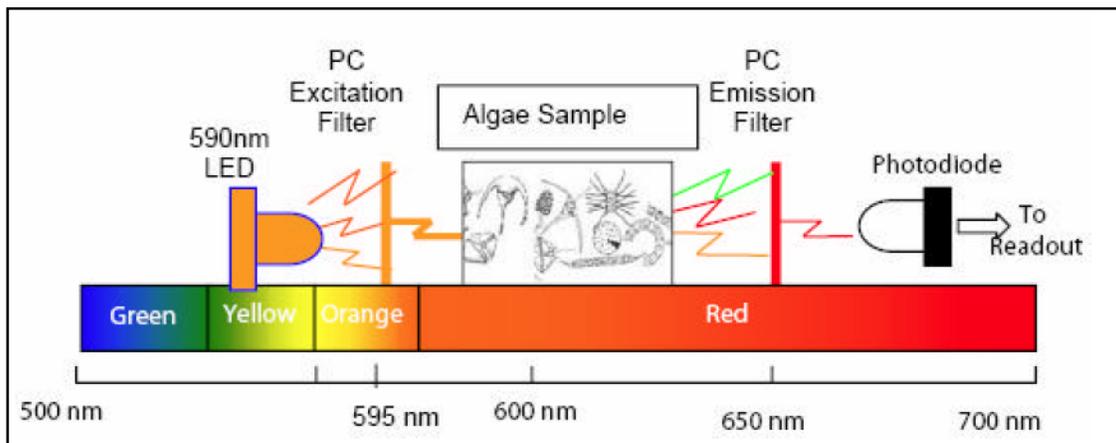


Figure 10. Caractéristiques spécifiques à la fluorescence de la phycocyanine (PC). Tirée de Turner Designs (médiagraphie n° 1).

3.2.1 La microscopie à épifluorescence

La microscopie à épifluorescence est une variante de la microscopie qui facilite le décompte de faible densité algale (10^2 à 10^4 cellules L^{-1}). La fluorescence naturelle des cellules (Chla, PC) et celle obtenue grâce à l'ajout de marqueurs fluorescents, peuvent faciliter l'identification des cyanobactéries (Fig. 9: g-l). L'acridine orange et le DAPI sont recommandés pour quantifier les algues toxiques par microscopie à épifluorescence (pour une description de la méthode, voir Andersen et Thondsen 2003).

3.2.2 La cytométrie en flux combinée à la microscopie à épifluorescence

Cette méthode, qui combine la cytométrie en flux et la microscopie à épifluorescence, est basée sur les propriétés fluorescentes des pigments chlorophylliens et des phycobiliprotéines. Les cellules, entraînées l'une après l'autre devant un faisceau laser, sont caractérisées en fonction de leur de taille et de leurs propriétés fluorescentes. Cette méthode permet de différencier des sous-populations de phytoplancton. Ces sous-populations peuvent ensuite être étudiées et cultivées en laboratoire (Ormerod 1994). Plusieurs approches sont analysées dans Jeffrey (1997). Cette méthode de détection des pigments *in vivo* est robuste mais implique un délai entre l'échantillonnage et l'obtention des résultats. Par ailleurs, l'instrument est coûteux (plus de 100 000 \$), et cette approche est laborieuse et nécessite un haut niveau d'expertise. Pour ces raisons, des outils de détection de la fluorescence *in vivo* (FIV) abordables fournissant des résultats en temps réel ont été développés.

3.2.3 La fluorescence in vivo

Pour pouvoir suivre l'évolution du phytoplancton en temps réel, il est nécessaire d'utiliser une méthode de détection *in situ*. Le développement de méthodes de détection de la FIV a été une avancée majeure dans la détection *in situ* du phytoplancton. Comme la détection de la FIV ne nécessite pas de manipulation élaborée (mais une formation de base est essentielle ainsi qu'une calibration régulière), c'est une méthode idéale pour réaliser des études de profilage et suivre la dynamique des populations de phytoplancton sur de longues périodes. La FIV permet de mesurer les changements relatifs de la biomasse cyanobactérienne à partir de la fluorescence des pigments, ce qui permet de déterminer quand un échantillonnage plus

poussé doit être effectué. Cette approche est d'autant plus pertinente pour les cyanobactéries qui ont cette capacité de migrer rapidement dans la colonne d'eau pour chercher les nutriments dans l'hypolimnion et la lumière en surface afin d'optimiser leur croissance. Par exemple, le taux de migration des colonies de grande taille de *Microcystis aeruginosa* peut varier de 5 à 75 mètres par jour (Vincent 1989). Watzin *et al.* (2006) proposent que les techniques fluorométriques, combinées à l'analyse par cytométrie en flux, deviennent une partie intégrante des programmes de surveillance des fleurs d'eau de cyanobactéries. Gregor *et al.* (2007) recommandent l'utilisation de méthode de détection de la FVI pour des études sur l'écologie du phytoplancton et pour l'analyse routinière des espèces de cyanobactéries potentiellement toxiques dans l'eau des réservoirs. Pour ces raisons, la détection des cyanobactéries par FVI peut constituer un choix judicieux pour les municipalités.

En raison de la variabilité des signaux fluorescents en milieu naturel, la FVI fournit des données semi-quantitatives en unité de biomasse. Le signal de fluorescence est converti en biomasse par le logiciel de l'instrument (unités: abondance cellulaire ou chlorophylle *a* cyanobactérienne) grâce aux relations empiriques établies par le fabricant. Par contre, la fluorescence est affectée par les caractéristiques morphologiques et physiologiques des espèces présentes (par ex., le stade de développement et la taille des cellules, l'historique des conditions de lumière et de nutriments). Si une plus grande justesse dans l'estimation de la biomasse est désirée, il est préférable de calibrer le signal de fluorescence d'un profileur pour un plan d'eau donné (par ex. en analysant la communauté par microscopie et HPLC et en établissant ses propres relations empiriques). Par ailleurs, des interférences sur le signal de fluorescence peuvent être causées par les picocyanobactéries, qui représentent toutefois une faible biomasse relativement aux cyanobactéries à potentiel toxique. Lorsque les cellules de cyanobactéries ont été dénombrées ou la concentration pigmentaire d'un échantillon quantifiée, un facteur de correction pour la FIV peut être développé (Campbell *et al.* 1998). Si toutefois le senseur utilisé ne peut estimer la PC mais seulement la Chl*a* totale (présents dans tous les groupes phytoplanctoniques), le signal de fluorescence peut provenir d'autres groupes d'algues (par ex. les chrysophytes qui forment aussi des fleurs d'eau). Il est alors recommandé de valider le signal de fluorescence par des observations plus fréquentes au microscope.

La fluorescence *in vivo* peut être mesurée par 1- des fluorimètres mesurant chaque échantillon individuellement (*discrete method*), 2- des fluorimètres en circulation continue (*flow-through*), 3- des profileurs de FIV submersibles, et 4- la télédétection (fluorimètre installé sur un satellite ou transporté par avion ou hélicoptère téléguidé). Plusieurs modèles de détecteurs spécifiques

à la signature spectrale des cyanobactéries sont disponibles sur le marché. Le prix de ces instruments varie grandement, allant de quelques milliers de dollars à quelques dizaines de milliers de dollars, selon leur niveau de précision et des senseurs inclus. En plus de la fluorescence par la PC et la Chla, ces instruments peuvent mesurer une multitude de variables physicochimiques pouvant être utiles à la compréhension du développement des fleurs d'eau de cyanobactéries, mais augmentant considérablement son prix et sa complexité d'entretien et d'utilisation (voir encadré ci-dessous et le tableau 1 pour en savoir plus sur les variables complémentaires mesurées par les profileurs de fluorescence). D'autres caractéristiques, telles la longueur du câble (dans le cas des profileurs), l'autonomie de la batterie et la capacité de la mémoire, peuvent aussi influencer significativement leur coût.

3.2.3.1 Fluorimètres FIV mesurant chaque échantillon individuellement

Ce type de fluorimètre, qui permet d'analyser des échantillons d'eau récoltés individuellement, est léger, facile à manipuler, sensible et relativement peu dispendieux (~2 000 \$). Ce type d'appareil nécessite une bouteille d'échantillonnage pour récolter l'eau que l'on place ensuite dans l'instrument; il n'est donc pas approprié pour l'analyse rapide de nombreux échantillons.

- Aquafluor, Turner Designs (médiagraphie n° 1)

L'Aquafluor permet d'estimer la Chla, la phycocyanine (PC), la phycoérythrine (PE), la concentration en matière organique dissoute colorée (MODC; facteur de contrôle de la transparence de l'eau et de plusieurs autres conditions limnologiques; Williamson *et al.* 1999), l'ammonium, la turbidité, la rhodamine et la fluorescéine, selon les accessoires choisis. La rhodamine et la fluorescéine peuvent être utiles pour les études hydrologiques (par ex. estimation du taux de renouvellement de l'eau; Richardson *et al.* 2004, Chua *et al.* 2007) et pour identifier les sources de pollution diffuse (par ex. suivre le cheminement d'une source d'eau polluée).

3.2.3.2 Fluorimètres FIV en circulation continue

Dans ce type de système, une pompe fait circuler l'eau vers le fluorimètre qui reste à bord du bateau ou est installée à l'entrée d'eau d'une usine de traitement de l'eau potable. Ce type d'appareil permet de détecter des variations dans la population de cyanobactéries en temps réel. Une correction pour le temps de transit de l'échantillon à travers un tuyau doit être appliquée aux séries de valeurs mesurées (Franks & Keafer 2003). Les fluorimètres en

circulation continue sont particulièrement pratiques pour l'établissement d'un suivi automatisé de la qualité de l'eau (Gregor *et al.* 2007). Ils peuvent être montés sur une bouée ou placés à bord d'un navire de recherche.

- WETStar, WetLabs (médiagraphie n° 3)

La sonde WETStar est conçue pour mesurer au choix la Chla, la PE, la MODC, la fluorescéine ou la rhodamine. Elle peut se placer sur une bouée ou sur un profileur, nécessite une pompe pour faire circuler l'eau dans la cellule en quartz qui est munie d'une diode électroluminescente, des filtres appropriés et d'un détecteur photodiode. Ce senseur de fluorescence doit être combiné à une plateforme qui convertira le signal de voltage et gardera en mémoire les données.

- GLOWTracka, Chelsea Technologies Group (médiagraphie n° 2)

Cet appareil, qui mesure la bioluminescence du phytoplancton (lumière fluorescée entre 400 et 700 nm), permet d'estimer la biomasse et la production primaire et ainsi de localiser des fleurs d'eau. Il est surtout utilisé pour suivre les fleurs d'eau de dinoflagellés en milieu marin ou estuarien. Toutefois, si la demande est suffisante, n'importe quel senseur pourrait être modifié pour détecter la PC. L'appareil GLOWtracka est conçu pour être installé sur une bouée, un véhicule tracté derrière un navire ou en mode profileur (avec un système de pompe).

- Cyano Watch, Turner Designs (médiagraphie n° 1)

Cet appareil, qui mesure la PC et la PE, est intéressant car une alarme peut être programmée pour se déclencher lorsqu'une concentration prédéterminée en PC (ou PE) est mesurée.

- Phycocyanin Optical Kit, Turner Designs (médiagraphie n° 1)

Ce kit de filtres s'insère dans le fluorimètre de terrain 10-AU-005-CE, qui permet d'effectuer des mesures en continu ou individuelles. Le fluorimètre peut alors mesurer la Chla, la PC, la PE, la MODC, l'ammonium, les histamines et les hydrocarbures. Il peut être utilisé sous la pluie car il est complètement étanche. Cet appareil est plus précis et plus stable que l'Aquafluor. En mesurant simultanément la fluorescence de la PE et de la Chla à l'aide de cet appareil, Cowles *et al.* (1993) ont pu différencier les cyanobactéries des cryptomonades (autres taxon possédant la PE) et du phytoplancton (Chla).

- CytoBuoy, cytomètre en flux sur bouée (médiagraphie n° 4)

Cette méthode innovatrice, qui combine la cytométrie en flux et la fluorimétrie, permet de déterminer *in situ* la structure de la communauté phytoplanctonique (Colijn 2006). La taille et

les propriétés optiques (lumière diffusée et fluorescence) de chaque cellule passant devant un faisceau sont mesurées. La présence d'un capteur de PC devrait être possible car les fournisseurs proposent un détecteur de PE (il s'agit de changer les filtres). Cette technologie avancée et coûteuse nécessite un haut niveau d'expertise.

- FlowCAM, Fluid Imaging Technologies (médiagraphie n° 5)

Cet outil combine la technologie de la cytométrie en flux et de la microscopie. L'image de chaque cellule phytoplanctonique est numérisée permettant une évaluation de la taille ou du volume, une identification taxonomique et un dénombrement. L'utilisation combinée du FlowCAM et d'un Fluoroprobe (BBE-Moldaenke; voir plus bas) permet de déterminer l'abondance totale des cellules de l'échantillon et d'estimer la structure de la communauté naturelle étudiée (See *et al.* 2005). C'est encore une fois une technologie peu accessible. La FlowCAM est souvent installée à bord d'un navire de recherche.

3.2.3.3 Profileurs FIV submersibles

Les sondes FIV submersibles permettent d'effectuer des profils afin d'examiner la distribution spatiale du phytoplancton dans la colonne d'eau et sur un gradient géographique. Ce type d'instrument s'avère particulièrement approprié pour le suivi des cyanobactéries sur un vaste plan d'eau, où l'hétérogénéité spatiale des cyanobactéries devient un problème d'envergure. Les modèles de profileurs FIV submersibles pouvant détecter la présence des cyanobactéries ainsi que leurs principales caractéristiques sont présentées au tableau 1 (variables analysées, limite de détection, capacité de mémoire, coût). Cette liste ne représente pas l'ensemble des profileurs disponibles sur le marché et ne constitue pas une recommandation de la part des auteurs. Le choix d'un profileur dépend d'une multitude de facteurs (par ex. objectifs de recherche, type de plan d'eau, limites budgétaires, sondes déjà acquises).

Le FluoroProbe est particulièrement intéressant car il permet d'estimer séparément la biomasse des groupes phytoplanctoniques suivants : les algues vertes, les cyanobactéries, les algues dorées (dinoflagellés, diatomées et chrysophytes) et les cryptophytes, en plus d'estimer la MODC. Ces informations permettent de connaître la distribution spatiale (Fig. 11) et temporelle des différents groupes ainsi que l'abondance relative des cyanobactéries par rapport à la biomasse totale du phytoplancton (Gregor *et al.* 2007). Le FluoroProbe mesure la fluorescence de l'eau causée par l'excitation à cinq longueurs d'onde et «déconvolue» la

fluorescence provenant de chaque groupe en fonction de leur signature spectrale unique. Il utilise ensuite des relations empiriques pour estimer la biomasse (Chl a) à partir de la fluorescence. Pour une description détaillée de la méthode, voir Beutler *et al.* (2002). Cet appareil est utilisé abondamment dans le cadre d'études sur les cyanobactéries et sur la structure des communautés phytoplanctoniques (Beutler *et al.* 2002; Gregor et Marsalek 2005; See *et al.* 2005, Gregor *et al.* 2007). La limite de détection de l'instrument permet de détecter de faibles densités en cyanobactéries (ca 10^2 cellules par ml), ce qui rend possible une intervention rapide et efficace pour l'enlèvement des cellules et de leurs toxines avant leur entrée dans le processus de traitement des eaux (Gregor *et al.* 2007). Le FluoroProbe constitue un outil utile et précieux, particulièrement pour l'étude de la migration verticale des algues d'un plan d'eau dont on connaît les groupes majeurs par une validation au microscope. L'instrument mesure également la température, la profondeur et la turbidité.

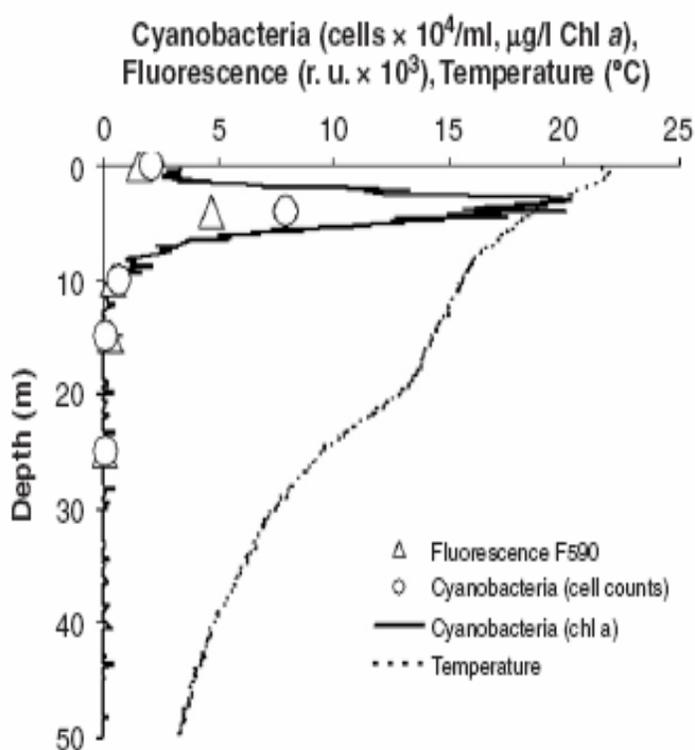


Figure 11. Profils verticaux des cyanobactéries mesurées avec différentes méthodes. L'utilisation du FluoroProbe a permis de détecter une forte densité de cyanobactéries à une profondeur de 4 m dans le réservoir Vir en République Tchèque le 28 juillet 2005, alors que les mesures ponctuelles ont manqué ce pic. Tirée de Gregor *et al.* (2007).

Tableau 1 Caractéristiques techniques des fluorimètres in vivo submersibles. Les limites de détection sont données pour les cyanobactéries. Les prix sont approximatifs et n'incluent que les fonctions de base.

	MINITrack, Chelsea Tech. Group	BG-Algae, HACH	BGA-PC, YSI	ECO Triplet, WetLabs	Cyclops-7, Turner Designs	Scufa, Turner Designs	FluoroProbe, BBE- Moldaenke
Limites de détection (inférieure à supérieure)							
Chla	0.03 - 100 mg L ⁻¹	100 - 20000 cell ml ⁻¹	0.1 - 400 µg L ⁻¹	0.01 - 50 µg L ⁻¹	0.03 - 500 µg L ⁻¹	0.02 - 200 µg L ⁻¹	0.05 - 200 µg L ⁻¹
PC	0.03 - 100 mg L ⁻¹	100 - 20000 cell ml ⁻¹	220 - 280 000 cell ml ⁻¹	nd	150 - 2 000 000 cell ml ⁻¹	150 - 1 500 000 cell ml ⁻¹	nd
PE	0.03 - 100 mg L ⁻¹	100 - 20000 cell ml ⁻¹	450 - 200000 cell ml ⁻¹	0.04 - 175 µg L ⁻¹	150 - 2 000 000 cell ml ⁻¹	150 - 1 500 000 cell ml ⁻¹	nd
Fluorescéine	0.03 - 100 mg L ⁻¹	nd	Nd	0.22 - 900 µg L ⁻¹	v	0.04 - 400 µg L ⁻¹	nd
Rhodamine	0.03 - 100 mg L ⁻¹	nd	0.1 - 200 µg L ⁻¹	0.04 - 175 µg L ⁻¹	0.04 - 1000 µg L ⁻¹	0.04 - 400 µg L ⁻¹	nd
MODC	nd	nd	nd	0.18 - 375 µg L ⁻¹	0.2 - 1000 µg L ⁻¹	nd	v
Turbidité	0.04 - 100 NTU	v	0.1 - 1000 NTU	nd	0.05 - 1000 NTU	0.05 - 50 NTU	v
Variables optionnelles							
Conductivité	v	v	v	nd	nd	nd	nd
Oxygène	v	v	v	nd	nd	nd	nd
pH	v	v	v	nd	nd	nd	nd
Température	v	v	v	v	v	nd	v
Nitrates	nd	v	nd	nd	nd	nd	nd
Ammonium	nd	v	nd	nd	nd	nd	nd
Chlore	nd	v	nd	nd	nd	nd	nd
Hydrocarbure	nd	nd	nd	nd	v	nd	nd
Autres caractéristiques							
Capacité de mémoire	nd	120 000 mesures	50 000 mesures	50 000 mesures	100 000 mesures	11 000 mesures	1800 mesures
Prix approx.	16 000 \$	15 000 \$	10 000 \$	40 000 \$	15 000 \$	nd	36 000 \$
Médiagraphie	2	6	7	3	1	1	8

Variables complémentaires mesurées par un profileur de fluorescence

Plusieurs variables complémentaires sont utiles pour l'étude de la dynamique des fleurs d'eau de cyanobactéries et devraient idéalement être mesurées par le profileur. La température et la profondeur sont indispensables, alors que la concentration en oxygène dissous et la turbidité sont un atout.

Connaître la structure thermique, la présence d'anoxie et la répartition verticale des cyanobactéries permet une gestion éclairée d'un plan d'eau si on souhaite par exemple choisir la profondeur d'une prise d'eau qui servira à alimenter l'usine de traitement de l'eau potable (si cela est possible). L'étude de la corrélation entre ces variables et la concentration en PC mesurée par le profileur FIV permettrait de développer une meilleure compréhension de la problématique des cyanobactéries sur l'ensemble du territoire québécois et déterminer les zones particulièrement à risque.

3.2.4 La télédétection

La fluorescence des pigments phytoplanctoniques peut être détectée par des capteurs spectraux installés sur des satellites ou transportés par avion ou hélicoptère. Les résultats obtenus par télédétection doivent être validés par un échantillonnage *in situ* simultané afin de déterminer si la concentration en Chla détectée est reliée à l'espèce cible étudiée (Franks et Keafer 2003; Jeffrey 1997). En présence d'une forte densité algale à la surface de l'eau, la combinaison des outils de télédétection, de l'échantillonnage *in situ* et de la modélisation fournit un système efficace de contrôle et de prédiction des fleurs d'eau de cyanobactéries toxiques (ICES 2006).

3.2.4.1 Imagerie satellite

La télédétection par satellite est réalisée à l'aide d'un spectroradiomètre qui détecte la variation du spectre lumineux émis à la surface de l'eau (absorption différentielle et éclaircissement rétrodiffusé). La longueur d'onde de l'appareil peut être adaptée aux pigments spécifiques du taxon cible à l'étude (Jeffrey 1997).

La télédétection par satellite constitue un outil efficace pour le suivi des fleurs d'eau de phytoplancton lorsque les densités sont élevées (Franks & Keafer 2003). Cet outil fournit des informations sur la distribution, le taux de croissance et le déplacement du phytoplancton à partir de la signature spectrale des pigments (Jeffrey 1997). Garver *et al.* (1994) ont démontré que le spectre mesuré permet d'estimer adéquatement la biomasse chlorophyllienne,

l'abondance des particules en suspension et la matière organique en décomposition. La télédétection par satellite apparaît surtout efficace pour la détection de fleurs d'eau (grande concentration) et pour le suivi de populations monospécifiques (ICES 2006). Le prix d'une image satellite varie grandement en fonction entre autres de la surface à couvrir (km²), de la résolution souhaitée (taille des pixels) et de sa disponibilité (nouvelle acquisition ou archive). Par exemple, une image multispectrale Quickbird de 100 km² se chiffre à près de 2 000 \$ pour une nouvelle acquisition.

Un projet intégrant des informations SIG (système d'information géographique) et la télémétrie a comparé l'efficacité de trois sources d'informations satellitaires (MERIS, QuickBird et SPOT) pour le suivi des fleurs d'eau de cyanobactéries. Cette étude a également permis de développer un modèle permettant de prévoir la biomasse des cyanobactéries au lac Champlain (Wheeler *et al.* 2005). Cette technologie sera également utilisée sous peu par L'ATINO (L'agence de traitement de l'information numérique de l'Outaouais) dans le cadre d'un suivi des lacs du bassin versant de la rivière Gatineau en Outaouais. Ce projet vise le développement d'un système de télésurveillance des lacs (STL) à partir d'informations satellitaires et du SIG sur des variables telles que le phosphore dissous, la Chla et la présence de cyanobactéries. Ces informations seront utilisées pour l'établissement de modèles permettant une gestion de la problématique des fleurs d'eau de cyanobactéries par bassin versant (Giorgio Vecco, communication personnelle).

Toutefois, la détection par satellite peut difficilement permettre l'identification des espèces et n'est pas possible dans le cas des fleurs d'eau de faible densité (Franks & Keafer 2003) ou en présence d'un couvert nuageux (ICES 2006). De plus, les images obtenues par satellites fournissent des informations sur la zone supérieure de la colonne d'eau. Il est donc possible que la zone d'émission chlorophyllienne ne soit pas détectée si elle ne se trouve pas en surface. Dans les milieux eutrophes, la profondeur maximale de détection peut être très limitée (quelques mètres). Dans un milieu oligotrophe, la profondeur de détection peut atteindre 25 mètres (Jeffrey 1997).

- Satellite Terra and AQUA avec sonde MODIS, NASA, USA (médiagraphie n° 9)

Le détecteur MODIS mesure 36 bandes spectrales entre 405 et 14 385 nm et fournit des données selon trois niveaux de résolution spatiale: 250, 500 et 1000 mètres. L'image fait 2 330 km de largeur (*swath width*). Les données peuvent être acquises de façon journalière.

Cet outil permet de déterminer plusieurs variables dont la concentration en Chla et ses dérivés.

- Satellite ENVISAT avec sonde MERIS, Europe (médiagraphie n° 10)

Le détecteur MERIS mesure 15 bandes spectrales entre 390 et 1 040 nm, dont 8 bandes dans le visible et 7 dans le proche infra-rouge. La résolution spatiale est de 1 200 m pour les océans et 300 m dans les zones terrestres et côtières. L'image totale obtenue a une taille de 582 x 650 km. Cet outil permet d'estimer la Chla, la MODC et les solides totaux en suspension. Wheeler *et al.* (2006) ont démontré que les informations obtenues avec la sonde MERIS permettent de détecter et de suivre efficacement l'évolution des fleurs d'eau de cyanobactéries dans les lacs de grande taille tel que le lac Champlain.

- Satellite Quickbird, LANDInfo, USA (médiagraphie n° 11)

Ce satellite possède une très haute résolution spatiale : 0.6 m pour les images panchromatiques (noir et blanc) et 2.44 m pour les images multispectrales (quatre bandes de couleur : bleu, vert, rouge et proche-infrarouge). Le satellite Quickbird permet de suivre des fleurs d'eau de cyanobactéries en fonction de leur concentration en Chla (Fig. 12).

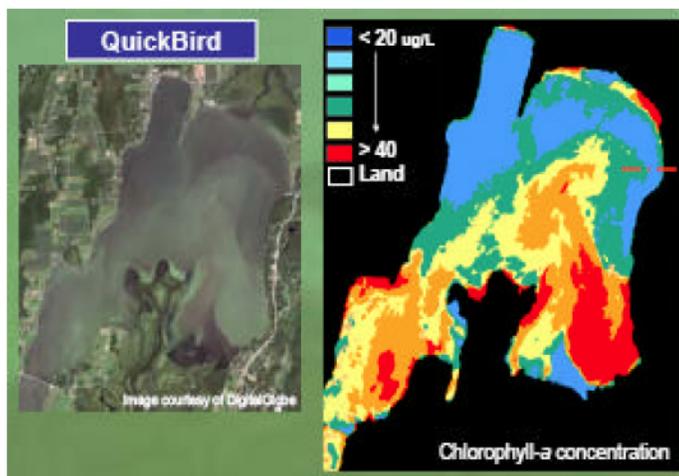


Figure 12. Fleur d'eau de phytoplancton dans la baie Missisquoi détectée par imagerie satellite QuickBird où le ratio proche-infra rouge / rouge et la concentration en Chla sont fortement corrélés ($r^2 = 0.53$; $n = 728$). Tirée de Wheeler *et al.* (2005).

- SPOT satellites, SPOT Image Corporation, USA (médiagraphie n° 12)

Les données fournies par ce satellite possèdent une résolution spectrale de 10 m et une taille totale de 60 km². Le détecteur mesure 3 bandes dans le visible et une dans le proche-

infrarouge. Les données fournies par ce satellite ont démontré un potentiel intéressant pour le suivi de la distribution spatiale des fleurs d'eau de phytoplancton (Wheeler *et al.* 2005).

- SeaWIFS, NASA, USA (médiagraphie n° 13)

Le détecteur de ce satellite mesure 8 bandes spectrales entre 402 et 885 nm. L'image fait 2 801 km de largeur. Ce satellite a permis de suivre les concentrations en Chla dans le lac Ontario. Toutefois, le groupe ICES (2006) le considère désuet et ne recommande pas son utilisation. Ce satellite possède une faible résolution spatiale (1.1 à 4.5 km) et sa profondeur maximale de détection est très limitée. De plus, les données ne sont pas recueillies en continu (ICES 2006).

3.2.4.2 Télédétection par avion ou hélicoptère

Les capteurs spectraux transportés par avion ou hélicoptères sont efficaces pour cartographier la distribution et la concentration en Chla ou en PC sur de plus petites échelles spatiales. Ils possèdent une profondeur de détection de plusieurs mètres dans la colonne d'eau. Cette technologie ne peut pas être utilisée en continu et par mauvais temps. De plus, cette méthode fournit des informations taxonomiques limitées tout comme pour l'imagerie satellite (ICES 2006).

- CASI - *Compact airborne spectrographic imager* (médiagraphie n° 14)

Le CASI est un spectrographe programmable qui mesure la radiation électromagnétique entre 400 et 1 000 nm. Cet appareil fournit des images de haute résolution spatiale (0,5 m à 10 m) et spectrale (fenêtre spectrale, ou *bandwidth*, de 2.2 nm). L'instrument, qui mesure l'altitude en temps réel et possède un GPS intégré, fournit des images géoréférencées qui peuvent être intégrées à un système GIS. Cette méthode est présentée dans ICES (2006).

- AOL - *Airborne oceanographic lidar*

La technologie LIDAR (*light detection and ranging*) permet de mesurer la fluorescence de la Chla depuis 1979 (Hoge & Swift 1981). Cette technologie permet aujourd'hui de détecter la variabilité spatiale des cyanobactéries dans les océans en fonction de la fluorescence de la PE (Hoge *et al.* 1998). À notre connaissance, aucune étude n'a entrepris la détection des cyanobactéries d'eau douce par LIDAR, mais ceci pourrait être réalisé en ajustant les longueurs d'ondes du laser à celles de la PC.

3.2.5 Suivi par les études paléolimnologiques

Les méthodes décrites ci-dessus permettent de détecter les fleurs d'eau de cyanobactéries actuelles dans un plan d'eau. Cependant, les citoyens et autres intervenants possédant un intérêt pour la qualité de l'eau ont bien souvent besoin de savoir si la prolifération des cyanobactéries nuisibles est un phénomène nouveau ou s'il s'est déjà produit dans le passé, et quelles en sont les causes les plus probables. Une variété de méthodes paléolimnologiques est maintenant disponible pour répondre à cette question et pour déterminer les facteurs explicatifs les plus probables des fleurs d'eau dans un écosystème donné (par ex., Pienitz & Vincent 2003, Pienitz *et al.* 2006, Patoine & Leavitt 2006, Bunting *et al.* 2007).

3.3 Méthodes standards de détection des cyanotoxines

3.3.1 Bioessais *in vivo*

Cette méthode conventionnelle est couramment utilisée pour la détection des neurotoxines et des hépatotoxines libérées par les cyanobactéries. Des tests réalisés sur des animaux vivants (le plus souvent, des souris) permettent d'établir la toxicité générale d'un échantillon et sont particulièrement utiles pour déterminer la toxicité d'espèces de phytoplancton non identifiées ou pour lesquelles aucune toxine n'est connue par les analyses chimiques (Torokne *et al.* 2007). Les bioessais *in vivo* sont également avantageux car ils sont rapides, ils ne nécessitent pas une expertise et des équipements spécialisés et ils sont peu dispendieux. Ce type d'analyse permet de déterminer la concentration minimale de toxines nécessaire pour tuer un animal (LD50). Les principaux désavantages des bioessais conventionnels sont les suivants : une très faible concentration de toxines ne peut être détectée comme c'est le cas dans l'eau chlorée puis filtrée (étapes principales des usines conventionnelles de traitement de l'eau), la présence de plusieurs toxines en même temps peut causer des effets synergiques ou antagonistes, et la présence de faux positifs ou de faux négatifs peut survenir. Les bioessais sont généralement moins sensibles et précis que les méthodes analytiques. De plus, il est nécessaire d'être équipé pour accueillir les animaux. Pour de plus amples détails et des recommandations d'utilisation, se référer à Anderson *et al.* (2001) et références citées. Les bioessais standards sur souris, approuvés par l'AOAC (*Association of Official Analytical Chemists*), sont utilisés en Nouvelle-Zélande pour la détection de plusieurs toxines de

cyanobactéries marines dans les eaux côtières (par ex., ASP, PSP, NSP et DSP; voir la liste des abréviations au début du document; Anderson *et al.* 2001 et références citées).

Le développement de bioessais rapides spécifiques aux cyanotoxines est toujours en cours (Torokne *et al.* 2007). Marsalek et Blaha (2004) ont comparé la sensibilité de 17 bioessais pour la toxicité de cyanotoxines extraites d'échantillons principalement composés de *Microcystis* sp. Selon leurs résultats, les bioessais sur le crustacé d'eau douce *Thamnocephalus platyurus* est le plus sensible à plusieurs cyanotoxines (durée de 24 h). L'étude indique également d'autres bioessais sensibles utilisant les organismes suivants : la mouche à fruits *Drosophila melanogaster*, les protozoaires *Spirostomum ambiguum* et *Tetrahymena thermophyla* ainsi que le crustacé *Daphnia pulex*. Torokne *et al.* (2007) ont comparé la sensibilité de deux microbioessais réalisés sur la larve du crustacé *T. platyurus*. Le Thamnotoxkit (médiagraphie n° 15), considéré comme le test le plus sensible par Marsalek et Blaha (2004), est un test basé sur la mortalité des larves de *T. platyurus* (durée de 24h). Le Rapidtoxkit (médiagraphie n° 15) quant à lui, permet d'établir la toxicité en fonction de la diminution du taux d'ingestion de particules colorées par les larves de *T. platyurus*. Les résultats de l'étude proposent que le Rapidtoxkit est une alternative intéressante au Thamnotoxkit. Ce microbioessai est rapide (1 h pour 6 échantillons) et relativement facile d'utilisation. Ces deux tests sont recommandés par les auteurs pour une détection routinière peu onéreuse des cyanotoxines dans les eaux fréquemment touchées par les fleurs d'eau de cyanobactéries (Torokne *et al.* 2007).

3.3.2 Chromatographie liquide (HPLC)

La méthode HPLC est mondialement reconnue pour son efficacité dans l'analyse des toxines telles que l'acide domoïque (Anderson *et al.* 2001). Elle est également utilisée pour la détection de la microcystine (MC; Lawton *et al.* 1994). Cette méthode analytique est utilisée par les agences de surveillance comme le CEAEQ au Québec. Elle permet de déterminer les dépassements de seuils en cyanotoxines de l'eau destinée à la consommation en période de fleurs d'eau, de confirmer la présence de cyanobactéries toxiques, de compléter les résultats obtenus *in situ* par FIV ou d'analyser la performance des méthodes moléculaires en développement (Anderson *et al.* 2001; voir section 3.4). La chromatographie liquide n'est généralement pas utilisée pour une évaluation rapide (Anderson *et al.* 2001) et requière des équipements coûteux (ca. 75 000 \$).

3.3.3 Chromatographie liquide couplée à la spectrométrie de masse

La chromatographie liquide couplée à la spectrométrie de masse (LC-MS) est considérée par Quilliam (1998) comme une méthode universelle d'analyse de toxines. Une combinaison des méthodes LC-MS et MS (tandem de spectromètres de masse) est préférable pour l'identification des toxines dans des échantillons naturels complexes. Au Québec, cette méthode est utilisée par le CEAEQ pour l'analyse des microcystines (MC-LR, MC-RR, MC-YR) et des anatoxines-a (Robert *et al.* 2005). Les avantages principaux de cette méthode sont sa capacité à détecter plusieurs types de toxines, sa grande spécificité et sensibilité, sa vitesse d'exécution, son automatisation et son élimination des faux positifs. De plus, la préparation des échantillons est moins laborieuse que pour le HPLC. Les principaux inconvénients sont les coûts élevés pour l'achat de l'équipement, le haut niveau d'expertise requise et la nécessité de standards pour la calibration (pas disponibles pour toutes les toxines).

3.4 Méthodes moléculaires de détection des cyanobactéries et des cyanotoxines

Les développements récents de la biotechnologie ont permis l'essor de nouvelles méthodes moléculaires de détection des cyanobactéries et de leurs toxines. Ces méthodes novatrices peuvent permettre de différencier des espèces de phytoplancton morphologiquement semblables mais génétiquement différentes. Cette distinction est rendue possible par la sélectivité des sondes moléculaires pour certaines molécules cibles spécifiques à un taxon. Les sondes moléculaires fluorescentes peuvent être subdivisées en trois catégories principales : les sondes lectines (qui ciblent des cellules entières), les sondes anticorps (qui ciblent des molécules extraites telles que les toxines) et les sondes ADN (qui ciblent les gènes responsables de la synthèse de toxines). Ces méthodes moléculaires sont en constant développement, et à notre connaissance, seules des sondes de type lectines et des tests de type ELISA sont disponibles sur le marché.

Ces méthodes de détection des algues et des cyanobactéries toxiques et de leurs toxines sont généralement utilisées dans des laboratoires spécialisés (Franks 2003). Les tests de terrain sont peu nombreux et pour la plupart encore en développement. Aucun type de sonde ou d'essai moléculaire détectant les cellules entières de cyanobactéries n'est considéré comme standard par les agences officielles. Scholin *et al.* (2003) présentent une grande variété de

méthodes moléculaires, la plupart développées pour le milieu marin. Selon ces auteurs, le choix d'une méthode particulière repose sur des habilités techniques et sur la disponibilité du matériel de laboratoire. De plus, la sonde choisie doit être adaptée aux caractéristiques régionales du site à l'étude. Elle doit aussi tenir compte de la variabilité génétique d'une espèce en fonction de son aire de répartition géographique. C'est pourquoi avant d'utiliser ces méthodes de façon routinière, de nombreuses étapes d'ajustement sont nécessaires (voir ci-dessous l'exemple du test Envirologix). Par exemple, des outils développés aux États-Unis pourraient nécessiter un ajustement aux conditions spécifiques aux écosystèmes d'eau douce de notre territoire.

Ces méthodes moléculaires sont efficaces pour détecter les fleurs d'eau de cyanobactéries de faible densité (Rantala *et al.* 2006) et plus sensibles que les bioessais traditionnels sur souris (Franks 2003). Elles peuvent identifier une espèce cible dans un assemblage complexe de plusieurs espèces (Scholin & Anderson 1998; ICES 2006). Certaines sondes permettent également de différencier des souches toxiques et non toxiques d'une même espèce (Scholin *et al.* 2003 et références citées). Les méthodes moléculaires de détection des cyanotoxines possèdent donc un grand potentiel.

Fonctionnement d'une sonde moléculaire

Le principe général des méthodes moléculaires de détection des cyanobactéries ou des cyanotoxines est le suivant : chaque type de sondes adhère à des molécules qui lui sont spécifiques. Les sondes moléculaires peuvent cibler des molécules sur des cellules entières ou des molécules extraites telles que les toxines. Les sondes sont colorées par un marqueur fluorescent. Ce dernier facilite la détection des molécules cibles devenue fluorescentes lorsqu'elles y sont liées. Les molécules marquées par la fluorescence peuvent ensuite être amplifiées par PCR (*polymerase chain reaction*), séparées, puis visualisées par électrophorèse sur gel et/ou quantifiées par microscopie, cytométrie en flux ou spectrofluorimétrie.

Les méthodes moléculaires de détection des cyanobactéries et des cyanotoxines sont efficaces pour la détection rapide et sélective des principales toxines connues et pour la caractérisation de la structure des communautés de phytoplancton (ICES 2006). Par contre, ces méthodes moléculaires sont relativement dispendieuses et leur sélectivité est limitée à une gamme restreinte de cyanotoxines. De plus, le séquençage des gènes responsables de la biosynthèse des toxines chez l'ensemble des souches de cyanobactéries toxiques n'est pas complété. Ainsi, il est encore impossible de détecter le potentiel toxique de l'ensemble des

espèces de cyanobactéries dans le cadre d'un programme de suivi environnemental routinier (Gregor *et al.* 2007), ce qui exclut l'application de cette approche pour la gestion actuelle de la problématique des cyanobactéries.

3.4.1 Sondes lectines ciblant les molécules à la surface des cellules

Les sondes lectines se lient sélectivement à des molécules spécifiques (comme les glycoprotéines, les polysaccharides ou la chitine) présentes à la surface de la cellule ou dans ses parois cellulaires (Hori *et al.* 1996; Waite *et al.* 1995). Les lectines se classent en fonction du type de sucre auxquels elles sont adsorbées (Scholin *et al.* 2003). Cette approche cellulaire de détection requiert que les espèces ciblées demeurent intactes pendant la procédure d'analyse. Comme la sélectivité d'une sonde lectine peut varier selon les molécules étudiées (selon l'espèce ou la souche par exemple), il est nécessaire de déterminer comment la sonde se lie sur la cellule (patron de liaison). Ces informations permettront de calibrer le signal fluorescent mesuré. Des études utilisant des lectines ont permis de différencier des souches toxiques et non toxiques d'une même espèce (Costas et Rodas 1994; Rhodes 1995). Des espèces ayant des morphologies semblables ont également pu être identifiées (Cho *et al.* 1998).

- FITC - *Fluorescein conjugated lectin probes*

Une étude de Tien *et al.* (2005) a permis de démontrer que les lectines sont un moyen de détection sensible et spécifique pour caractériser la biodiversité du phytoplancton, et en particulier des cyanobactéries. Ce type d'essai est simple et rapide d'exécution (approximativement 30 min; Scholin *et al.* 2003).

3.4.2 Sondes anticorps

Les anticorps constituent le type de sonde le plus utilisé dans les études sur les fleurs d'eau de phytoplancton toxique (Peperzak *et al.* 1998; Vrieling et Anderson 1996). Les anticorps se lient aux molécules antigènes des parois cellulaires et des membranes, ou présentes dans les composés excrétés par les algues (c.-à-d. libres). Ces molécules antigènes ciblées peuvent être des peptides, des glycoprotéines, des hydrates de carbones et des toxines. Plusieurs études décrivent l'utilisation de méthodes immuno-chimiques pour la détection des fleurs d'eau

toxiques (Adachi *et al.* 1993; Anderson *et al.* 1993; Vrieling *et al.* 1994; Peperzak *et al.* 1998). Il semble que la réactivité d'une préparation d'anticorps peut varier au sein d'une même espèce (Scholin *et al.* 2003). Il est important de mentionner que les trousseaux d'immuno-essais n'ont pas été validés pour toutes les conditions de laboratoires possibles, et encore moins pour la grande variété de conditions environnementales en milieu naturel. Frank (1995) recommande donc d'établir un processus de validation. Cette méthode peut être abordable dans le cadre de campagnes d'envergure, car il en coûte approximativement 5\$ US par échantillon (Scholin *et al.* 2003). À notre connaissance, un seul type d'essai moléculaire est considéré comme standard (*Biosense ELISA* pour l'acide domoïque chez les crustacés et les mollusques). Ce test vient d'être approuvé par l'AOAC (médiagraphie n° 16).

Les anticorps polyclonaux (PABs) se lient à plusieurs épitopes (molécules antigènes spécifiques). Ils peuvent être suffisants pour détecter les espèces cibles, mais ils peuvent parfois provoquer une réactivité croisée (car certains antigènes sont présents chez plusieurs espèces). Comme le sérum polyclonal est extrait à partir d'organes d'un animal vivant (par ex., lapin, mouton, cheval), le volume d'une préparation d'antisérum peut être insuffisant pour un programme de surveillance prolongé (Scholin *et al.* 2003). Les PABs sont efficaces pour la détection des cyanotoxines car ils se lient à plusieurs types de MC (An et Carmichael 1994; Anderson *et al.* 2001).

Les anticorps monoclonaux (MABs) se lient à un seul épitope. Ils sont obtenus à partir d'hybridomes (cellules théoriquement immortelles). Ces cellules hybrides sont issues de la fusion d'une cellule productrice d'anticorps et d'une lignée de cellules animales cultivables. L'utilisation d'hybridomes élimine le besoin d'une grande quantité d'animaux vivants (Anderson *et al.* 2001). Des préparations de MABs dont la réactivité est connue peuvent être produites en quantité suffisante pour permettre un suivi prolongé (Scholin *et al.* 2003). Les MABs sont davantage spécifiques que les PABs, ce qui constitue un avantage considérable lorsqu'une toxine particulière est étudiée. Par contre, cette spécificité élevée peut être un inconvénient si l'étude porte sur une famille de molécules semblables. La méthode de détection de la MC par MABs pourrait être applicable pour d'autres cyanotoxines (Franks 2003).

Les MABs et PABs sont des anticorps primaires qui se lient directement à la molécule cible pour laquelle ils sont spécifiques. Les anticorps primaires peuvent être couplés à une molécule «signalisatrice» fluorescente, ce qui permet le suivi de la réaction anticorps-antigènes. Les

anticorps primaires peuvent également être révélés suite à l'application d'antigènes secondaires fluorescents auxquels ils se lient (Scholin *et al.* 2003).

- ELISA (*enzyme linked immunosorbent assay*)

Il existe deux types principaux de test ELISA : les tests indirects (détection des anticorps) et les tests en *sandwich* (détection des antigènes). Les tests ELISA pour la MC sont disponibles sur le marché (médiagraphie n° 17-20), mais rarement utilisés sur le terrain. La faiblesse des tests ELISA provient du fait qu'ils ne sont valables que pour les cyanotoxines libres dans l'eau, qui parfois ne représentent que 20 % des toxines totales dans le milieu (c.-à-d. toxines à majorité intracellulaires), et qu'ils sont valides dans un intervalle de concentration étroit. Par exemple, le test ELISA QualiTube commercialisé par Envirologix pour la mesure sur le terrain de la MC n'est valide que pour des concentrations entre 0.5 et 3 µg L⁻¹. En deça de 0.5 µg L⁻¹, les mesures ne sont pas justes et au-dessus de 3 µg L⁻¹, il y a disparition complète de la coloration (Christian Deblois, communication personnelle). De plus, le test d'Envirologix ne mesure que les cyanotoxines libres (c.-à-d. les toxines extracellulaires). Il est donc nécessaire de briser les cellules avant de pouvoir appliquer un tel test si l'on veut estimer la concentration totale de cyanotoxines (intra et extracellulaires) et se conformer à des valeurs seuils recommandées par exemple par l'INSPQ et Santé Canada pour l'eau potable (1.5 µg MC-LR L⁻¹; Groupe scientifique sur l'eau, INSPQ 2005).

Le test ELISA QuantiPlate pour laboratoire d'Envirologix a été utilisé par Watzin *et al.* (2006) pour le développement d'un programme de suivi et d'alerte des cyanobactéries au lac Champlain. Cette méthode nécessite des manipulations en laboratoire, afin de permettre, entre autres, la lyse des cellules et la dissolution de l'ensemble des MC (intracellulaires et extracellulaires). La composition et l'abondance des souches de cyanobactéries toxiques ainsi que la concentration de MC ont été étudiées dans 70 lacs en Finlande (Rantala *et al.* 2006). Les auteurs ont détecté la présence de MC par la méthode ELISA à l'aide du test EnviroGard (Strategic Diagnostics Inc.; médiagraphie n° 20) et ont dosé les concentrations à l'aide du test QuantiPlate d'Envirologix. Le test ELISA est recommandé par Hawkins *et al.* (2005) comme outil d'analyse préliminaire (*screening*). Puisque la méthode ELISA pour la MC n'est pas encore approuvée par les agences de régulation et que la présence de faux positifs et de faux négatifs est possible (Hawkins *et al.* 2005), les résultats doivent être confirmés par une analyse robuste par HPLC ou LC-MS.

Une méthode de lyse cellulaire applicable sur le terrain est actuellement à l'étude dans le cadre d'un projet de recherche financé par Santé-Canada (Christian Bastien, communication personnelle). Cette méthode demandera cependant certains petits équipements (par ex. centrifugeuse et lecteur UV). Il est à noter que ce type de test peut être difficile à appliquer sur le terrain (froid, vent, vagues, lumière, manipulation des réactifs) et nécessite une validation pour des eaux de surface naturelles (par ex., influence du pH, de la conductivité, des substances humiques). La deuxième phase du projet se réalisera au cours de l'été 2007 (validation du test de terrain sur des échantillons naturels et comparaison avec la mesure des toxines par HPLC). Par ailleurs, le test de terrain ne permet pas de distinguer les différentes toxines. Il donne la concentration totale des MC, incluant par exemple la MC-RR parfois plus abondante que les autres toxines. Or, les recommandations sont basées sur la MC-LR. Ainsi, si une lyse cellulaire n'est pas effectuée avant d'appliquer le test, il ne dosera que les cyanotoxines libres et ne distinguera pas le type de MC présentes. Il pourrait cependant être utilisé après la disparition d'une fleur d'eau afin de suivre les concentrations de toxines résiduelles avant de lever un avis de santé ou une mise en garde par la Direction de la santé publique. L'utilisation de ce test permettrait alors de restreindre la quantité d'analyses plus spécialisées en laboratoire. Finalement, Il est préférable que le test soit réalisé par des personnes ayant un minimum de connaissances sur le fonctionnement et les limites du test (par ex., réactivité croisée, faux positifs ou faux négatifs, dilution des échantillons à l'extérieur de la plage de concentration recommandée) et possédant une expérience du travail en laboratoire (notions techniques de base).

3.4.3 Sondes ADN (acides désoxyribonucléiques)

Le gouvernement néo-zélandais fait office de précurseur en approuvant l'intégration d'une méthode moléculaire dans un programme de détection en milieu marin des algues toxiques *Alexandrium* et *Pseudo-nitzschia* (Anderson *et al.* 2001). La détection des fleurs d'eau de phytoplancton toxique par cette méthode est basée sur la liaison des sondes fluorescentes à des acides nucléiques cibles. Ces cibles choisies (gènes) sont responsables de la synthèse des toxines. L'identification de ces gènes permet de mesurer le potentiel toxique d'une espèce de cyanobactérie à différentes périodes de l'année.

Les méthodes moléculaires utilisant des sondes ADN sont généralement appliquées sur un homogénat de molécules (par exemple de toxines extraites) mais cette méthode peut

également servir à l'étude de cellules entières. Les sondes sont dirigées vers des séquences de petites sous-unités (par ex., 18S ou SSU), de grandes sous-unités (par ex., 28S ou LSU) ou vers certaines zones d'ARN ribosomal (ARNr), qui sont associées à une espèce ou à une fonction en particulier (par ex., la production d'une toxine; Scholin *et al.* 2003 et références citées). Chez les procaryotes (dont les cyanobactéries font partie), le gène 16S rRNA est couramment utilisé dans ce type d'étude. Les nucléotides sont isolés des échantillons naturels puis généralement amplifiés par PCR. Ils sont ensuite séparés et visualisés par électrophorèse sur gel et coloration (Fig. 9: m-f). Plusieurs types de colorants fluorescents sont utilisés pour détecter les séquences ciblées. Le choix de ces derniers dépend de plusieurs conditions comme la matière en suspension présente dans l'eau et les caractéristiques photochimiques des espèces ciblées. Les acides nucléiques séquencés sont ensuite analysés à l'aide de programmes informatiques qui permettent de déterminer leurs identité, similarités, structures et fonctions (Ouellette et Wilhelm 2003).

Les méthodes de détection basées sur l'ADN des cyanobactéries sont intéressantes étant donné leur sélectivité potentielle à des gènes impliqués dans la biosynthèse de toxines, leur sensibilité et leur rapidité d'exécution. Comme plusieurs gènes responsables de la synthèse de cyanotoxines ont été séquencés (par ex., gène *mcy* responsable de la synthèse de la microscystine), il est possible de créer les sondes à oligonucléotides spécifiques à la détection de ces gènes (Ouellette et Wilhelm 2003; Castiglioni *et al.* 2004). Ces outils permettent de distinguer la période pendant laquelle une espèce potentiellement toxique libère effectivement des toxines. Par exemple, Gobler *et al.* (2007) ont pu démontrer quelle espèce de cyanobactérie était toxique en observant le gène *mcyE*. La toxicité de *Microcystis sp.* s'est révélée particulièrement élevée à la fin de l'été. L'absence du gène *mcyE* chez l'espèce *Anabaena sp.* suggère que la souche présente lors de l'échantillonnage n'était pas toxique (Gobler *et al.* 2007). Cette méthode est intéressante pour la détection rapide des cyanotoxines dans le cadre de programmes de suivi environnementaux (Ouellette et Wilhelm 2003).

- Détection des sondes ADN par PCR

Pour mesurer les sondes ADN, plusieurs méthodes moléculaires utilisent l'amplification des gènes par la technique PCR (Ouellette & Wilhelm 2003). Des études ont démontré que cette méthode est un moyen sensible de détecter les toxines dans des échantillons naturels ainsi que pour confirmer l'identité et la pureté des cultures. Cette méthode serait particulièrement efficace pour des espèces difficiles à identifier, pour la différenciation de souches d'une même espèce et pour l'identification d'espèces ayant une densité très faible. Une fois établie, la

méthode est rapide et extrêmement sensible. Les coûts associés aux équipements et aux réactifs de cette méthode sont assez importants (Scholin *et al.* 2003). Tel que mentionné plus haut, Rantala *et al.* (2006) ont utilisé cette méthode pour mesurer l'abondance relative de souches toxiques de *Microcystis*, *Planktothrix* et *Anabaena* spp. dans les lacs finnois. Les auteurs ont démontré que l'abondance du gène *mcyE* peut être prédite par la concentration totale en azote, le pH et la superficie du lac. De plus, leurs résultats suggèrent que la concentration en phosphore total est corrélée à la concentration en microcystine.

- Puces à ADN

Les puces à ADN (*microarray*) sont un outil en développement pour l'identification des espèces de cyanobactéries. Les puces sont constituées d'un support (verre, polymère, silicium) sur lequel sont greffées des sondes ADN. Par un phénomène d'hybridation, chaque fragment d'ADN extrait d'un échantillon de cyanobactéries (la cible) reconnaît la séquence d'ADN qui lui est complémentaire (la sonde sur la puce). La liaison de ces deux fragments reconstitue la double hélice d'ADN. Les fragments cibles sont marqués par des traceurs fluorescents ou radioactifs qui permettent de les identifier. Cette méthode très spécifique permet de mesurer rapidement et en une seule étape plusieurs gènes à la fois. Par exemple, une puce pourrait supporter une sonde pour chacun des gènes responsables de la synthèse de toxine chez une espèce. Ce nouvel outil est utile pour le suivi rapide et efficace de la toxicité des fleurs d'eau de cyanobactéries mais nécessite un haut niveau d'expertise. Le projet européen «Midi-Chip», coordonné par Mme Annick Wilmotte, visait à créer une puce ADN qui puisse faciliter l'étude de la biodiversité des cyanobactéries. Les sondes sur la puce ADN développée permettent de détecter 25 groupes de cyanobactéries en fonction de la séquence de plusieurs gènes, comme le gène 16S ARNr (qui permet de différencier les taxons entre eux) et un gène responsable de la synthèse de MC (médiagraphie n° 21, Castiglioni *et al.* 2004). Au Québec, l'équipe de David Bird (Université du Québec à Montréal), Charles Greer (Institut de recherche en biotechnologie du Conseil national de recherches du Canada, IRB-CNRC) et Frances Pick (Université d'Ottawa) étudie de tels outils. Leur projet vise le suivi des fleurs d'eau de cyanobactéries par des traceurs chimiques basés sur le génome (médiagraphie n° 22).

- PPIA (*protein phosphatase inhibition assay*)

Cette méthode sensible permet la détection de microcystine et de nodularine. Ces toxines, qui inhibent les protéines phosphatases de type 1A et 2A (PP1A et PP2A), vont empêcher la

transformation du substrat par la protéine phosphatase (An & Carmichael 1994). Cette méthode est utilisée pour la détection des DSP (Scholin *et al.* 2003). Elle a été comparée aux méthodes ELISA, HPLC et LC-MS par Mountfort *et al.* (1999).

- FISH (*fluorescence in situ hybridization*)

La technique d'hybridation fluorescente (technique de biologie moléculaire d'hybridation *in situ* utilisant des sondes marquées à l'aide d'un marqueur fluorescent) combinée à la microscopie à épifluorescence, la cytométrie en flux ou la cytométrie sur support en phase solide (*solid-phase support cytometry*) constitue une méthode de détection des plus avancées pour la détection des souches toxiques (ICES 2006).

- *Sandwich-hybridization*

La technique consiste en deux réactions d'hybridation distinctes : la capture de la séquence cible d'ARN dans l'homogénat et l'établissement d'un lien entre une séquence proche de celle du site de capture et une sonde signalisatrice. Les acides nucléiques doivent être libérés par la lyse des cellules puis l'homogénat est déposé dans des microplaques. La visualisation du «sandwich» sonde/rRNA/sonde s'effectue à l'aide de colorants (Scholin *et al.* 2003 et références citées). Cette technique permet de déterminer l'abondance relative de plusieurs espèces de phytoplancton d'un échantillon naturel donné. Elle peut être automatisée, ce qui permet une détection rapide des espèces cibles pouvant produire des toxines. À notre connaissance, aucun test n'a été ajusté aux souches de cyanobactéries québécoises.

3.5 Fréquence d'échantillonnage

Les données limnologiques des lacs eutrophes étant généralement plus variables que celles des lacs oligotrophes (Cottingham *et al.* 2000), un échantillonnage plus fréquent permet de mieux comprendre la dynamique de ces écosystèmes et accroît les chances de détecter des événements extrêmes, souvent plus pertinents que les observations moyennes. Malgré cette grande variabilité temporelle, peu de protocoles d'échantillonnage portent sur l'observation des changements à court terme dans les environnements aquatiques. Quelques études démontrent clairement l'amplitude des changements pouvant survenir à l'intérieur de quelques jours, voir quelques heures. Par exemple, dans une étude de Howard-Williams et Kelly (2003), l'apport de phosphore des sédiments vers la colonne d'eau après quatre jours d'anoxie près

du fond était équivalent à la charge externe en phosphore (c.-à-d. provenant du bassin versant) pendant un an. La rivière Boyer (Québec), milieu aquatique largement eutrophe, présentait des différences marquées dans la concentration en phosphore, variant de plus de 40 fois en l'espace de 48 heures (Lavoie *et al.* 2003). Les résultats d'une étude de Maberly (1996) indiquent une variation de pH de 1.8 unités en une seule journée causée par l'activité photosynthétique.

Dans une étude ayant pour but d'évaluer l'effet de la fréquence d'échantillonnage sur notre compréhension des fleurs d'eau de cyanobactéries, Soranno *et al.* (1997) ont suivi de façon quotidienne le lac Mendota (É-U) sur une période de 132 jours et ont observé que des écumes de cyanobactéries apparaissaient sporadiquement et duraient de 1 à 3 jours. Les auteurs ont estimé qu'un seul épisode d'écume aurait été détecté en moyenne durant l'été pour un échantillonnage effectué sur une base hebdomadaire. Bouchard Valentine (2004) a réalisé une étude de la dynamique à court terme des propriétés limnologiques (par ex. la stratification thermique) du lac Saint-Augustin (Québec) et de ses implications sur les cyanobactéries. Le lac Saint-Augustin (eutrophe-hypereutrophe, peu profond et polymictique) a été échantillonné deux fois par semaine pendant l'été 2002. Les données indiquent que le lac est pratiquement stratifié durant tout l'été, régulant la dynamique et les propriétés de l'épilimnion et de l'hypolimnion. La fréquence d'échantillonnage élevée adoptée pour cette étude a permis d'observer un épisode de mélange de courte durée qui semble avoir ensuite généré des conditions favorables à l'établissement des fleurs d'eau observées au mois d'août. Cette période de mélange n'aurait probablement pas été décelée avec un échantillonnage traditionnel toutes les 2 ou 4 semaines. Bouchard Valentine a également noté qu'un maximum de 48 heures de stratification soutenue est nécessaire pour que la couche d'eau située à 4.5 m passe de conditions oxiques à anoxiques, ce qui illustre bien la rapidité des changements à court terme. Finalement, une augmentation de phosphore total de 26 à 173 $\mu\text{g L}^{-1}$ a été observée à l'intérieur d'une période de 4 jours, soulignant encore une fois l'importance d'établir une stratégie d'échantillonnage à plus haute fréquence.

Deux périodes critiques sont identifiées pour un lac touché par les fleurs d'eau de cyanobactéries : la période printanière, pendant laquelle les akinètes (cellules de cyanobactéries en dormance) sont remises en suspension dans la colonne d'eau, et la période automnale, pendant laquelle les fleurs d'eau se manifestent le plus souvent (Gregor *et al.* 2007). Une campagne de terrain exhaustive devrait donc inclure ces périodes.

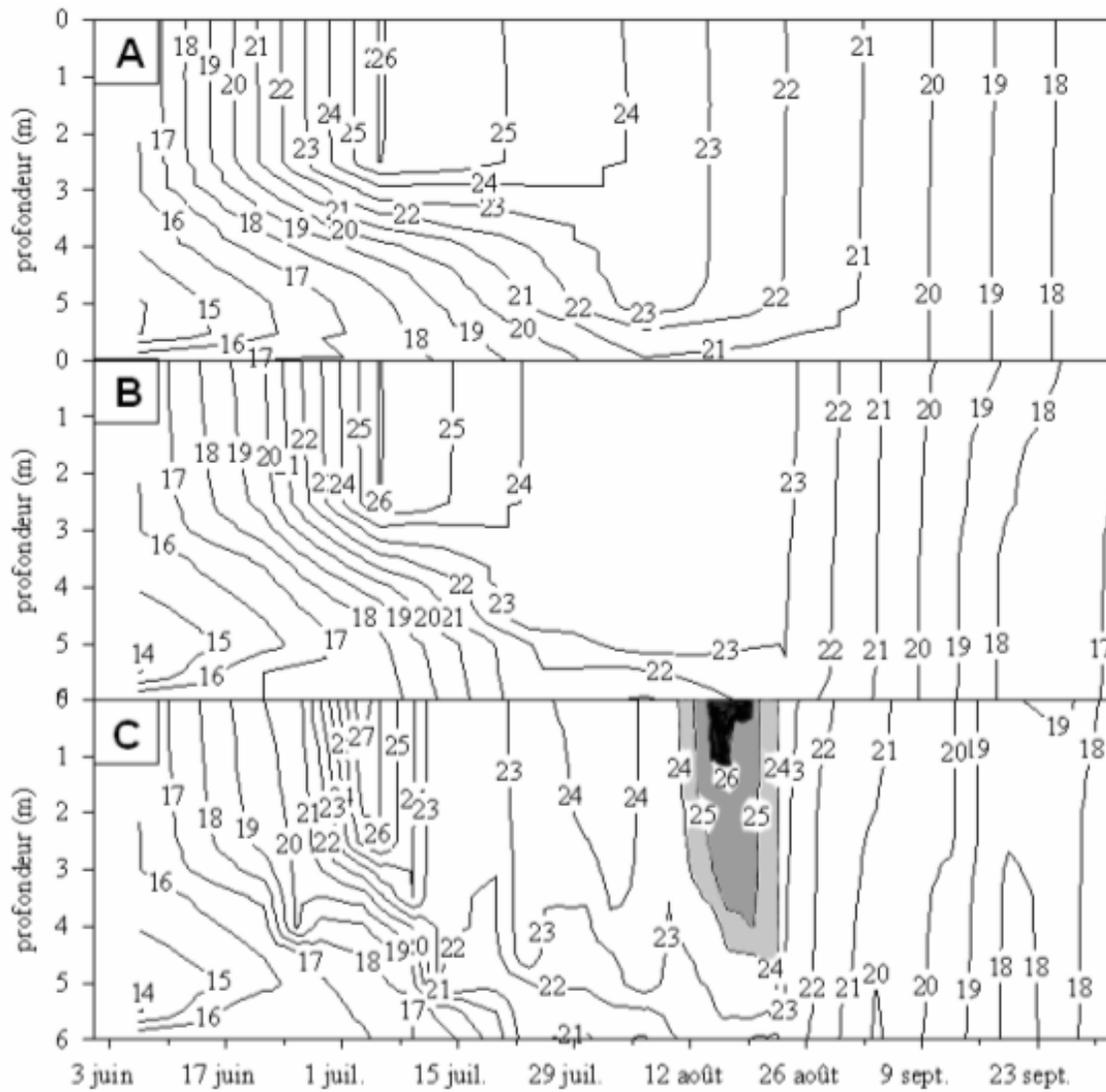


Figure 13. Profil de température en 2002 au lac Saint-Augustin avec des données obtenues entre 10 h et 12 h. A : une fois par mois; B : deux fois par mois; C : avec toutes les données. Les données utilisées en A et B ont été obtenues par un sous-échantillonnage du jeu de données en C. Figure tirée de Bouchard Valentine (2004).

RÉFÉRENCES CITÉES

ADACHI, M., Y. SAKO et Y. ISHIDA, 1993. "The identification of conspecific dinoflagellates *Alexandrium tamarense* from Japan and Thailand by monoclonal antibodies", *Nippon Suisan Gakkaishi*, vol. 59, p. 327-332.

ADAMS, D.G. et DUGGAN, P.S., 1999. "Heterocyst and akinete differentiation in Cyanobacteria", *New Phytologist*, vol. 144, p. 3-33.

ADRIAN, R. *et al.*, 1999. "Effects of ice duration on plankton succession during spring in a shallow polymictic lake", *Freshwater Biology*, vol. 41, p. 621-632.

AFSSA, 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*, France, 232 p. [www.afsset.fr].

AGBETI, M.D. et J.P. SMOL, 1995. "Winter limnology: a comparison of physical, chemical and biological characteristics in two temperate lakes during ice cover", *Hydrobiologia*, vol. 304, p. 221-234.

AIT YAHIA, A., 2005. *Impacts de la dénitrification et de la fixation biologique de l'azote par les cyanobactéries sur la chaîne trophique aquatique de la Baie Missisquoi (Lac Champlain)*, Université du Québec à Montréal, Mémoire de Maîtrise.

AMÉ, M. V. *et al.*, 2003. "Occurrence of toxic cyanobacterial blooms in San Roque Dam (Córdoba – Argentina): A field and chemometric study", *Environmental Toxicology*, vol. 18, p. 192-201.

AN, J. et W.W. CARMICHAEL, 1994. "Use of a colorimetric protein phosphatase inhibition assay and enzyme linked immunosorbent assay for the study of microcystins and nodularins", *Toxicon*, vol. 32, p. 1495-1507.

ANDERSEN, P. et J. THRONSEN, 2003. Estimating cell numbers, p. 99-129, dans G.M. HALLEGRAEFF, D.M. ANDERSON et A.D. CEMBELLA (éd.), *Manual on Harmful Marine Microalgae*. Paris, UNESCO.

ANDERSON, D.M. *et al.*, 1993. "An immunofluorescent survey of the brown tide chrysophyte *Aureococcus anophagefferens* along the northeast coast of the United States", *J. Plankton Res.*, vol. 15, p. 563-580.

ANDERSON, D.M., *et al.*, 2001. *Monitoring and Management Strategies for Harmful Algal Blooms in Coastal Waters*, Singapore, Paris, Asia Pacific Economic Program and Intergovernmental Oceanographic Commission Technical Series, No. 59, APEC #201-MR-01.1.

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.

BAKER, P.D. et D. BELLIFEMINE, 2000. "Environmental influences on akinete germination of *Anabaena circinalis* and implications for management of cyanobacterial blooms", *Hydrobiologia*, vol. 427, p. 65-73.

BARBIERO, R.P. et J. KANN, 1994. "The importance of benthic recruitment to the population development of *Aphanizomenon flos-aquae* and internal loading in a shallow lake", *Journal of Plankton Research*, vol. 16, p. 581-1588.

BARROIN, G., 2003. "Phosphore, azote et prolifération des végétaux aquatiques", *Courrier Env.*, INRA, vol. 48, p. 13-26.

BARTRAM, I. *et al.*, 1999a. "Introduction", p. 1-14, 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.

BARTRAM, I. *et al.*, 1999b. "Situation assessment, planing and management", p. 179-210, 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.

BASS-BECKING, L.G.M., 1934. *Geomicrobiologie of Inleiding Tot de Milieukunde*, The Hague, The Netherlands, Van Stockkum & Zoon, 263 p.

BÉRARD, A. et C. BENNINGHOFF, 2001. "Pollution-induced community tolerance (PICT) and seasonal variations in the sensitivity of phytoplankton to atrazine in nanocosms", *Chemosphere*, vol. 45, p. 427-437.

BEUTLER, M. *et al.*, 2002. "A fluorometric method for the differentiation of algal populations in vivo and in situ", *Photosynthesis Research*, vol. 72, p 39–53.

BLAIS, S., 2002. "La problématique des cyanobactéries (algues bleu-vert) à la baie Missisquoi en 2001", *Agrosol*, vol. 13, p. 103-110.

BLAIS, S., 2006. Guide d'identification des fleurs d'eau de cyanobactéries. Comment les distinguer des végétaux observés dans nos lacs et nos rivières, Direction du suivi de l'état de l'environnement, ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, ISBN-13 : 978-2-550-47599-6 (version imprimée), ISBN-10 : 2-550-47599-2 (version imprimée), 52 p. (incluant 3 ann.).

BLOMQUISTI, P., A. PETTERSSON et P. HYENSTRAND, 1994. "Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems", *Archiv fur Hydrobiologie*, vol. 132, n° 2, p. 141-164.

BOISSONNEAULT, Y., I. LAURION et W.F. VINCENT, 2007. "Les fleurs d'eau de cyanobactéries, analyse des données du MDDEP sur sept lacs québécois", Québec, INRS-ETE, rapport no 918, 64 p.

BOSTRÖM, B., A.K. PETTERSSON et I. AHLGREN, 1989. "Seasonal dynamics of a cyanobacteria-dominated microbial community in surface sediments of a shallow eutrophic lake", *Aquatic Sciences*, vol. 51, p. 153-178.

BOUCHARD VALENTINE, M., 2004. *Floraisons de cyanobactéries au lac Saint-Augustin : dynamique à court terme et stratification*, Université Laval, Département de biologie, Mémoire de maîtrise.

BRIAND, J.-F. *et al.*, 2005. "Variations in the Microcystin Production of *Planktothrix rubescens* (Cyanobacteria) Assessed from a four-Year Survey of Lac du Bourget (France) and from Laboratory Experiments", *Microbial Ecology*, vol. 50, p. 418-428.

- BROOKES, J.D. et G.G. GANF, 2001. "Variations in the buoyancy response of *Microcystis aeruginosa* to nitrogen, phosphorus and light", *Journal of Plankton Research*, vol. 23, p. 1399-1411.
- BRUNBERG, A.-K. et P. BLOMQVIST, 2002. "Benthic overwintering of *Microcystis* colonies under different environmental conditions", *Journal of plankton research*, vol. 24, p. 1247-1252.
- BUNTING, L. et al., 2007. "Degradation of water quality in Lough Neagh, Northern Ireland, by diffuse nitrogen flux from a phosphorus-rich catchment". *Limnology & Oceanography*, vol. 52, p. 354-369.
- CACERES, O. et C.S. REYNOLDS, 1984. "Some effects of artificially enhanced anoxia on the growth of *Microcystis aeruginosa* Kutz. emend. Elenkin with special reference to the initiation of annual growth in lakes", *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 99, p. 79-97.
- CAMPBELL, D. et al., 1998. "Chlorophyll fluorescence analysis of cyanobacterial photosynthesis and acclimatation", *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, vol. 62, n° 3, p 667-683.
- CAQUET, T. et al., 2005. "Effects of fomesafen, alone and in combination with an adjuvant, on plankton communities in freshwater outdoor pond mesocosms", *Environmental Toxicology and Chemistry*, vol. 24, p. 1116-1124.
- CARMICHAEL, W.W., 1986. "Algal toxins", *Advances in botanical research*, vol. 12, p. 47-101.
- CARMICHAEL, W.W., 1992. "Cyanobacteria secondary metabolites-the cyanotoxins", *Journal of Applied Bacteriology*, vol. 74, p. 445-459.
- CARMICHAEL, W.W., 2001. "Human fatalities from cyanobacteria: Chemical and biological evidence for cyanotoxins", *Environ. Health Perspect.*, vol. 109, p. 663-668.
- CARMICHAEL, W.W. 2007. "Health effects of toxin-producing cyanobacteria: The CyaboHABs", *Human and Ecological Risk Assessment*, vol. 7, p. 1393-1407
- CARPENTER, S.R., D. LUDWIG et W.A. BROCK, 1999. "Management of eutrophication for lakes subject to potentially irreversible change", *Ecol. Appl.*, vol. 9, p. 751-771.
- CASTIGLIONI, B. et al., 2004. "Development of a Universal Microarray Based on the Ligation Detection Reaction and 16S rRNA Gene Polymorphism To Target Diversity of Cyanobacteria", *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 70, n° 12, p. 7161-7172.
- CHAN, F., M.L. PACE, R.W. HOWARTH, and R.M. MARINO, 2004. "Bloom formation in heterocystic nitrogen-fixing bacteria: The dependence on colony size and zooplankton grazing", *Limnology and Oceanography*, vol 49, p. 2171-2178.
- CHEN, Y., B. QIN, K. TEUBNER et M. DOKULIL, 2003. "Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: *Microcystis*-domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China", *Journal of Plankton Research*, vol. 25, p. 445-453.
- CHO, E.S. et al., 1998. "Application of FITC-conjugated lectin probes for the recognition and differentiation of some Korean coastal red tide microalgae", *J. Fish. Sci. Tech.*, vol. 1, p. 250-254.
- CHORUS, I. et al., 2001. "Health risks caused by freshwater cyanobacteria in recreational waters", *Journal of Toxicology and Environmental Health*, vol. 3, p. 323-347.

CHORUS, I. et L. MUR, 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.

CHUA L.H.C. *et al.*, 2007. "Use of fluorescein as a ground water tracer in brackish water aquifers". *Ground water*, vol. 45, p. 85-88.

CODD, G.A., 1995. "Cyanobacterial toxins: occurrence, properties and biological significance", *Water Science and Technology*, vol. 32, p. 149-156.

CODD, G.A., I. CHORUS et M. BURCH, 1999. Design of monitoring programmes, p 313-328, 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.

CODD, G.A., 2000. "Cyanobacterial toxins, the perception of water quality, and the prioritisation of eutrophication control", *Ecological Engineering*, vol. 16, n° 1, p. 51-60.

CODD, G.A. *et al.*, 2005. *CYANONET, a global network for cyanobacterial bloom and toxin risk management: Initial situation assessment and recommendations*, IHP-VI, Technical Documents in Hydrology, n° 76, UNESCO, Paris, 141 p. [www.ina.gov.ar/cyanonet/cyanonet.pdf]

COHEN, Y., B.B. JORGENSEN, N.P. REVBECH et R. POPLAWSKI, 1986. "Adaptation to hydrogen sulfide of oxygenic and anoxygenic photosynthesis among cyanobacteria", *Appl. Environ. Microb.*, vol. 51, p. 398-407.

COLIJN, F. 2006. *Report on Non-Standard Sensor Trials*, dans FerryBox, From On-line Oceanographic Observations to Environmental Information. Fifth Framework Programme of the European Commission 1998-2002. Energy, Environment and Sustainable Development Programme [www.hydromod.de/ferrybox/Public_results/FerryBox_Reports__R-2-0/FerryBox_D-2-4__Non-standard_sensor_trials__R_2-0.pdf].

COSTAS, E. et V.L. RODAS, 1994. "Identification of marine dinoflagellates using fluorescent lectins", *Journal of Phycology*, vol. 30, p. 987-990.

COTTINGHAM, K.L., J.A. RUSAK et P.R. LEAVITT, 2000. "Increased ecosystem variability and reduced predictability following fertilisation: evidence from paleolimnology". *Ecology Letters*, vol. 3, p. 340-348.

COWLES, T.J., R.A. DESIDERIO et S. NEUER, 1993. "In situ characterization of phytoplankton from vertical profiles of fluorescence emission spectra", *Marine Biology*, vol. 115, p. 217-222.

COX, P.A. *et al.*, 2005. "Diverse taxa of cyanobacteria produce β -N-methylamino-L-alanine, a neurotoxic amino acid", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 102, p. 5074-5078.

CRONBERG, G. et H. ANNADOTTER, 2006. *Manual on aquatic cyanobacteria. A photo guide and a synopsis of their toxicology*, International Society for the Study of Harmful Algae and the United Nations Educational, Scientific and Cultural Organisation, 106 p.

DE FIGUEIREDO, D. R. *et al.* 2006. "The effect of environmental parameters and cyanobacterial blooms on phytoplankton dynamics of a Portuguese temperate lake", *Hydrobiologia*, vol. 568, p. 145-157.

DE NOYELLES, F. JR et W. D. KETTLE, 1983. *Site Studies of Determine the Extent and Potential Impact of Herbicide Contamination in Kansas Waters*, Springfield, Water Resources Research Institute Contribution, National Technical Information Service, n° 239, 37 p.

DEBLOIS, C.P., 2005. *Mesures d'accumulation et d'élimination des microcystines ingérées par un planctonivore commun en pisciculture, le Tilapia du Nil (Oreochromis niloticus)*, Université du Québec à Montréal, Mémoire de Maîtrise.

DEBLOIS, C.P. et P. JUNEAU, 2007. "Effect of light on microcystin production and photosynthetic activity in two strains of the blue-green algae *Microcystis aeruginosa*", Poster présenté lors de la 60^e Conférence Canadienne de la Recherche sur les Pêches et rencontre annuelle de la Société Canadienne de Limnologie, Montréal, 4-6 janvier 2007, Société Canadienne de Limnologie.

DESCY, J.P. et al., 2005. "Phytoplankton pigments and community composition in Lake Tanganyika", *Freshwater Biology*, vol. 50, p. 668–684.

DIETRICH, D.R. et S.J. HOEGER, 2005. "Guidance values for microcystin in water and cyanobacterial supplement products (blue-green algae supplements): a reasonable or misguided approach?" *Toxicology and Applied Pharmacology*, vol. 203, p. 273-289.

DILLON, P.J., L.A. MOLOT et M. FUTTER, 1997. "The effect of El Niño-related drought on the recovery of acidified lakes", *Environmental Monitoring and Assessment*, vol. 46, n° 1-2, p. 105-112.

DOKULIL, M.T. et K. TEUBNE, 2000. "Cyanobacterial dominance in lakes", *Hydrobiologia*, vol. 438, p. 1-12.

DOWNING, J.A., S.B. WATSON et E. McCAULEY, 2001. "Predicting cyanobacteria dominance in lakes", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 58, p. 1905-1908.

DOWNING, T.G., C.S. SEMBER, M.M. GERRINGER et W. LEUKES, 2005. "Medium N : P ratios and specific growth rate comodule microcystin and protein content in *Microcystis aeruginosa* PCC7806 and *M-Aeruginosa* UV027", *Microbial Ecology*, vol. 49, n° 3, p. 468-473.

DUY, T.N., P.K. LAM, G.R. SHAW et D.W. CONNELL, 2000. "Toxicology and risk assessment of freshwater cyanobacterial (blue-green algal) toxins in water", *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, vol. 163, p. 113-185.

ERNST, B., L. DIETZ, S.J., HOEGER, D.R. DIETRICH, 2005. "Recovery of MC-LR in Fish Liver Tissue", *Environmental Toxicology*, vol. 20, n° 4, p. 449-458.

EYNARD, F., M. KONSTANZE et J.-L. WALTHER, 2000. "Risk of cyanobacterial toxins in Riga Waters (Latvia)", *Water Research*, vol. 34, p. 2979-2988.

FALCONER, I.R., 2001. "Toxic cyanobacterial bloom problems in Australian waters: risks and impacts on human health", *Phycologia*, vol. 40, p. 228-233.

FASTNER, J. et al., 1999. "Characterization and diversity of microcystins in natural blooms and strains of the genera *Microcystis* and *Planktothrix* from German freshwaters", *Archiv fur Hydrobiologie*, vol. 145, p. 147-163.

FAWELL, J.K., R.E. MITCHEL, R.E. HILL et D.J. EVERETT, 1999. "The toxicity of cyanobacterial toxins in the mouse: II Anatoxine-a. *Human & Experimental Toxicology*, vol. 18, p. 168-173.

FERRARIS, J. et M. ROUSSEAU, 1983. "Variabilité spatio-temporelle des algues benthiques épilithiques et épiphytiques entre le 17 avril et le 29 juin 1982". Québec, ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Service Archipel, Montréal, Document de travail. 57 p.

FINLAY, B. J. et G.F. ESTEBAN, 2004. Ubiquitous dispersal of free-living micro-organisms, p. 216-224, dans A.T. Bull (éd.), *Microbial Diversity and Bioprospecting*, Washington, DC, ASM Press.

FORSELL, L., 1998. "Migration from the littoral zone as an inoculum for phytoplankton", *Archiv fur Hydrobiologie, Special Issues: Advances in Limnology*, vol. 51, p. 21-27.

FRANKS, P.J.S. et B.A. KEAFER, 2003. Sampling techniques and strategies for coastal phytoplankton blooms, p. 51-76, dans G.M. HALLEGRAEFF, D.M. ANDERSON, A.D. CEMBELLA (éd.), *Manual on Harmful Marine Microalgae*, Paris, UNESCO.

GANF, G.G. et R.L. OLIVER, 1982. "Vertical separation of light and available nutrients as a factor causing replacement of green algae by blue-green algae in the plankton of a stratified lake", *Journal of Ecology*, vol. 70, p. 829-844.

GARVER, S.A., D.A. SIEGEL et B.G. MITCHELL, 1994. "Variability in near-surface particulate absorption spectra: What can a satellite ocean color imager see?", *Limnology and Oceanography*, vol. 39, p. 1349-1367.

GHADOUANI, A., B. PINEL-ALLOUL et E.E. PREPAS, 2006. "Could increased cyanobacterial biomass following forest harvesting cause a reduction in zooplankton body size structure?", *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, vol. 63, p. 2308-2317.

GIANI, A., D.F. BIRD, Y.T. PRAIRIE et J.F. LAWRENCE, 2005. "Empirical study of cyanobacterial toxicity along a trophic gradient of lakes", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 62, p. 2100-2109.

GIROUX, I., C. ROBERT et N. DASSYLVA, 2006. "Présence de pesticides dans l'eau au Québec : bilan dans des cours d'eau de zones en culture de maïs et de soya en 2002, 2003 et 2004, et dans les réseaux de distribution d'eau potable", *MDDEP, Direction du suivi de l'état de l'environnement, Direction des politiques de l'eau et Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec*, ISBN 2-550-46504-0, Envirodoq rENV/2006/013, collection n°QE/00173, 57 p.

GOBLER, C.J. *et al.*, 2007. "Interactive influences of nutrient loading, zooplankton grazing, and microcystin synthetase gene expression on cyanobacterial bloom dynamics in a eutrophic New York lake", *Harmfull Algae*, vol. 6, p. 119-133.

GRAYMORE, M., F. STAGNITTI et G. ALLINSON, 2001. "Impact of atrazine in aquatic ecosystems", *Environment International*, vol. 26, p. 483-485.

GREGOR, J. et B. MARSALEK. 2005. "A simple in vivo fluorescence method for the selective detection and quantification of freshwater cyanobacteria and eukaryotic algae", *Acta Hydrochim. Hydrobiol.*, vol. 33, n° 2, p. 142-148.

GREGOR, J., B. MARSALEK, H. SIPKOVA, 2007. "Detection and estimation of potentially toxic cyanobacteria in raw water at the drinking water treatment plant by in vivo fluorescence method", *Water Research*, vol. 41, p. 228-234.

GRESS, C.D., R.G. TREBLE, C.J. MATZ et H.G. WEGER, 2004. "Biological availability of iron to the freshwater cyanobacterium *Anabaena flos-aquae*", *Journal of Phycology*, vol. 40, n° 5, p. 879-886.

GROSSMAN, A.R., D. BHAYA et Q. HE, 2001. "Tracking the Light Environment by Cyanobacteria and the Dynamic Nature of Light Harvesting", *The journal of biological chemistry*, vol. 276, p. 11449-11452.

Groupe scientifique sur l'eau, Institut national de santé publique du Québec, 2004. *Cyanobactéries et cyanotoxines (eau potable et eaux récréatives)*, 19 p. [www.inspq.qc.ca/pdf/publications/198-CartableEau/Cyanobacteries.pdf].

Groupe scientifique sur l'eau, Institut national de santé publique du Québec, 2005. *Propositions de critères d'intervention et de seuils d'alerte pour les cyanobactéries*, 4 p. [www.inspq.qc.ca/pdf/publications/348-CriteresInterventionCyanobacteries.pdf].

GUNN, G.J., A.G. RAFFERTY et G.C. RAFFERTY, 1992. "Fatal canine neurotoxicosis attributed to blue-green algae (Cyanobacteria)", *Vet. Rec.*, vol. 130, p. 301-302.

HAIDER, S. *et al.*, 2003. "Cyanobacterial toxins: a growing environmental concern", *Chemosphere*, vol. 52, p. 1-21.

HAMILTON, P.B., L.M. LEY, S. DEAN et F.R. PICK, 2005. "The occurrence of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* in Constance Lake: an exotic cyanoprokaryote new to Canada", *Phycologia*, vol. 44, p. 17-25.

HANEY, J.F., 1987. "Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions", *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, vol. 21, p. 467-475.

HANSSON, L.-A., 1993. "Factors initiating algal life-form shift from sediments to water", *Oecologia*, vol. 94, p. 286-294.

HANSSON, L.-A. *et al.*, 1994. "Patterns in algal recruitment from sediment to water in a dimictic, eutrophic lake", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, vol. 51, p. 2825-2833.

HANSSON, L.-A., 1995. "Diurnal recruitment patterns in algae: effects of light cycles and stratified conditions", *Journal of Phycology*, vol. 31, p. 540-546.

HARADA, K.-I., K. TSUJI, M.F. WATANABE, F. KONDO, 1996. "Stability of Microcystins from Cyanobacteria – III. Effect of pH and Temperature", *Phycologia*, vol. 35, p. 83-88.

HAWKINS, P.R. *et al.*, 2005. "A review of analytical methods for assessing the public health risk from microcystin in the aquatic environment", *Journal of Water Supply: Research and Technology*, vol. 54.8, p. 509-518.

HEAD, R.M., R.I. JONES et A.E. BAILEY-WATTS, 1999. "Vertical movements by planktonic cyanobacteria and the translocation of phosphorus: Implications for lake restoration", *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, vol. 9, p. 111-120.

HOGUE, F.E. et R.N. SWIFT, 1981. "Airborne simultaneous spectroscopic detection of laser-induced water Raman backscatter and fluorescence from chlorophyll *a* and other naturally occurring pigments", *Applied Optics*, vol. 20, n° 18, p. 3197-3205.

HOGUE, F.E. *et al.*, 1998. "Spatial variability of oceanic phycoerythrin spectral types derived from airborne laser-induced fluorescence emissions", *Applied Optics*, vol. 37, n° 21, p. 4447-4449.

HOLM, N.P. et J. SHAPIRO, 1984. "An examination of the lipid reserves and the nutritional status of *Daphnia pulex* fed *Aphanizomenon flos-aquae*", *Limnology and Oceanography*, vol. 29, p. 1137-1140.

HOLST, T., N.O. JORGENSEN, C. JORGENSEN et A. JOHANSEN, 2003. "Degradation of microcystin in sediments at oxic and anoxic, denitrifying conditions", *Water Res.*, vol. 37, p. 4748-4760.

HORI, K., T. OGATA, H. KAMIYA, M. MIMURO, 1996. "Lectin-like compounds and lectin receptors in marine microalgae: haemagglutination and reactivity with purified lectins", *Journal of Phycology*, vol. 32, p. 783-790.

HORI, K. *et al.*, 2002. "Behavior of filamentous cyanobacterium *Anabaena* spp. in water column and its cellular characteristics", *Biochem. Engineer. J.*, vol. 3572, p. 1-9.

HOWARD-WILLIAMS, C. et D. KELLY, 2003. "Local perspectives in lake restoration and rehabilitation", p. 153 -175. Dans KUMAGAI M. et W. F. VINCENT [eds.], *Freshwater Management - Global versus Local Perspectives*. Springer-Verlag.

HYENSTRAND, P., P. BLOMQVIST et A. PETTERSON, 1998. "Factors determining cyanobacterial success in aquatic systems - a literature review", *Archiv für Hydrobiologie Special Issues in Advanced Limnology*, vol. 51, p. 41-62.

HYENSTRAND, P., E. RYDIN et M. GUNNERHED, 2000. "Response of pelagic cyanobacteria to iron additions - enclosure experiments from Lake Erken". *Journal of Plankton Research*, vol. 22, p. 1113-1126.

HYENSTRAND, P. *et al.*, 2003. "Laboratory studies of dissolved radiolabelled microcystin-LR in lake water", *Water Research*, vol. 37, p. 3299-3306.

IBELINGS, B.W. et L.R. MUR, 1992. "Microprofiles of photosynthesis and oxygen concentration in *Microcystis* sp. scums", *FEMS Microbiol. Ecol.*, vol. 86, p. 195-203.

ICES, 2006. "Report of the ICES-IOC Working Group on Harmful Algal Bloom Dynamics (WG HABD)", Gdynia, Poland, ICES CM 2006/OCC:04, 47 p., [www.ices.dk/reports/OCC/2006/WGHABD06.pdf].

IHLE, T., S. JÄHNICHEN et J. BENNDORF, 2005. "Wax and wane of *Microcystis* (Cyanophyceae) and microcystins in lake sediments: a case study in Quitzdorf reservoir (Germany)", *Journal of Phycology*, vol. 41, p. 479-488.

IMBERGER, J., 1985. "The Diurnal Mixed Layer", *Limnology and Oceanography*, vol. 30, p. 737-770.

IPCC, 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Summary for Policy Makers*. Geneva, Switzerland, Intergovernmental Panel on Climate Change, WMO, 18 p. [www.ipcc.ch/SPM2feb07.pdf]

ISHIKAWA, K. *et al.*, 2002. "Transport and accumulation of bloom-forming cyanobacteria in a large, mid-latitude lake: The gyre-Microcystis hypothesis", *Limnology*, vol. 3, p. 87-96.

JACOBY, J.M. *et al.*, 1994. "Wintertime blue-green-algal toxicity in a mesotrophic lake", *Journal of Freshwater Ecology*, vol. 9, p. 241-251.

JACOBY, J.M. *et al.*, 2000. "Environmental factors associated with a toxic bloom of *Microcystis aeruginosa*" *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, p. 231-240.

JACQUET, S. *et al.*, 2005. "The proliferation of the toxic cyanobacterium *Planktothrix rubescens* following restoration of the largest natural French lake (Lac du Bourget)", *Harmful Algae*, vol. 4, p. 651-672.

JÄHNICHEN, S., T. PETZOLDT et J. BENNDORF, 2001. "Evidence for control of microcystin dynamics in Bautzen Reservoir (Germany) by cyanobacterial population growth rates and dissolved inorganic carbon", *Arch. Hydrobiol.*, vol. 150, p.177-196.

JANG, M.-H. *et al.*, 2003. "Toxin production of cyanobacteria is increased by exposure to zooplankton", *Freshwater Biology*, vol. 48, p. 1540-1550.

JANN-PARA, G., I. SCHWOB et M. FEUILLADE, 2004. "Occurrence of toxic *Planktothrix rubescens* blooms in lake Nantua, France", *Toxicon*, vol. 43, p. 279-285.

JEFFREY, S.W., 1997. Application of pigment methods to oceanography, p. 127- 166, dans JEFFREY, S.W., R.F.C. MANTOURA et S.W. WRIGHT (éd.), *Phytoplankton pigments in Oceanography : guidelines to modern methods*, Paris, UNESCO.

JEFFREY, S.W. et R.F.C. MANTOURA, 1997. Development of pigment methods for oceanography: SCOR-supported Working Groups and objectives, p. 19-36, dans S.W. JEFFREY, R.F.C. MANTOURA et S.W. WRIGHT (éd.), *Phytoplankton pigments in Oceanography : guidelines to modern methods*, Paris, UNESCO.

JEFFREY, S.W. et M. VEST, 1997. Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures, p. 37-84, dans S.W. JEFFREY, R.F.C. MANTOURA et S.W. WRIGHT (éd.), *Phytoplankton pigments in Oceanography : guidelines to modern methods*, Paris, UNESCO.

JOCHIMSEN, E.M. *et al.*, 1998. "Liver failure and death after exposure to microcystins at a hemodialysis center in Brazil", *N. Engl. J. Med.*, vol. 338, p. 873-878.

JOHNSTON, B.R. et J.M. JACOBY, 2003. "Cyanobacterial toxicity and migration in a mesotrophic lake in western Washington, USA", *Hydrobiologia*, vol. 495, p. 79-91.

JONES, G.J., D. BOURNE, R. BLAKELEY et H. DOCILE, 1994. "Degradation of the cyanobacterial hepatotoxin microcystin LR by aquatic bacteria", *Nat. Toxins*, vol. 2, p. 228-235.

JONES G.J., I.R. FALCONER et R.M. WILKENS, 1995. "Persistence of cyclic peptide toxins in dried *Microcystis aeruginosa* crusts from Lake Mokoan, Australia". *Environ. Tox. Water Quality*, vol. 10, p. 19-24.

KAEBERNICK, M., *et al.*, 2000. "Light and the transcriptional response of the microcystin biosynthesis gene cluster", *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 66, p. 3387-3392.

- KALFF, J., 2002. *Limnology; inland water ecosystems*, Upper Saddle River, Prentice-Hall. 592 p.
- KAMEYAMA, K., N. SUGIURA, H. ISODA et T. MAEKAWA, 2002. "Effect of nitrate and phosphate concentration on production of microcystins by *Microcystis viridis* NIES-102", *Aquat. Eco. Health Manage.*, vol. 5, p. 443-449.
- KAMEYAMA, K., N. SUGIURA, Y. INAMORI et T. MAEKAWA, 2004. "Characteristics of Microcystin Production in the Cell Cycle of *Microcystis viridis*", *Environmental Toxicology*, vol. 19, n° 1, p. 20-25.
- KANKAANPÄÄ, H.T., K.M. VUORENSOLE, V.O. SIPIA, J.A.O. MERILUOTO, 2002. "Chromatographic and spectral behaviour and detection of hepatotoxic nodularin in fish, clam, mussels and mouse tissues using HPLC analysis", *Chromatographia*, vol. 55, p. 157-162.
- KANKAANPÄÄ, H.T. et al., 2005. "Cyanobacteria and prawn farming in northern New South Wales, Australia - a case study on cyanobacteria diversity and hepatotoxin bioaccumulation", *Toxicology and Applied Pharmacology*, vol. 203, p. 243-256.
- KARLSSON-ELFGREN, I., E. RYDIN et P. HYENSTRAND, 2003. "Recruitment and pelagic growth of *Gloeorichia echinulata* (Cyanophyceae) in lake Erken", *Journal of Phycology*, vol. 39, p. 1050-1056.
- KAYA, K. et M.M. WATANABE, 1990. "Microcystin composition of an axenic clonal strain of *Microcystis viridis* and *Microcystis viridis*-containing waterblooms in Japanese freshwaters", *J. Appl. Phycol.*, vol. 2, p.173-178.
- KIM, B.H. et al., 2005. "Relationship between akinete germination and vegetative population of *Anabaena flos-aquae* (Nostocales, Cyanobacteria) in Seokchon reservoir (Seoul, Korea)" *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 163, p. 49-64.
- KING, J. R., B. J. SHUTER et A. P. ZIMMERMAN, 1999. "Signals of climate trends and extreme events in the thermal stratification pattern of multibasin Lake Opeongo, Ontario", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 56, p. 847-852.
- KIVIRANTA, J. et al., 1991. "Production and biodegradation of cyanobacterial toxins - a laboratory study", *Archiv Für Hydrobiologie*, vol. 121, p. 281-294.
- KLEMER, A. R. et al., 1996. "Cyanobacterial buoyancy regulation: the paradoxical roles of carbon", *Journal of Phycology*, vol. 32, p. 47-53.
- KOTAK, B.G. et al., 1996. "Microcystin-LR concentration in aquatic food web compartments from lakes of varying trophic status" *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 53, p. 1974-1985.
- KOTAK, B.G., A. K.-Y. LAM, E. E. PREPAS et S. E. HRUDEY, 2000. "Role of chemical and physical variables in regulating microcystin-LR concentration in phytoplankton of eutrophic lakes", *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, vol. 57, p. 1584-1593.
- KUMAGAI, M. et al., 2000. "Effect of cyanobacterial blooms on thermal stratification", *Limnology*, vol. 1, p. 191-195.

- KURMAYER, R. *et al.*, 2004. "Abundance of active and inactive microcystin genotypes in populations of the toxic cyanobacterium *Planktothrix* spp.", *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 6, p. 831-841.
- LAHTI, K, *et al.*, 1997. "Persistence of Cyanobacterial hepatotoxin, microcystin - LR in particulate material and dissolved in lake water", *Water Research*, vol. 31, p. 1005-1012.
- LAMPERT, W., 1995. "Egg bank investment", *Nature*, vol. 377, p. 479.
- LATOUR, D., H. GIRAUDET et J.-L. BERTHON, 2004. "Frequency of dividing cells and viability of *Microcystis aeruginosa* in sediment of a eutrophic reservoir", *Aquatic Microbial Ecology*, vol. 36, p. 117-122.
- LAVOIE, I., W. F. VINCENT, R. PIENITZ, et J. PAINCHAUD, 2003. "Dynamique temporelle des algues périphytiques dans une rivière influencée par les activités agricoles". *Revue des Sciences de l'Eau*, vol. 16, p. 55-77.
- LAVOIE, I., I., LAURION, et W.F. VINCENT, 2007. "Les fleurs d'eau de cyanobactéries, document d'information vulgarisée". INRS rapport n° 917, iii, 27 p.
- LAWTON, L.A., C. EDWARDS et G.A. CODD, 1994. "Extraction and high-performance liquid-chromatographic method for the determination of microcystines in raw and treated waters", *Analyst.*, vol. 199, n° 7, p. 1525-1530.
- LEAVITT, P., 2007. "Degradation and destabilization of lake ecosystems by anthropogenic nitrogen: a new paradigm for futur lake eutrophication", *60^e Conférence Canadienne de la Recherche sur les Pêches et rencontre annuelle de la Société Canadienne de Limnologie*, Montréal, 4-6 janvier 2007, Société Canadienne de Limnologie.
- LÉGARÉ, S., 1998. *Dynamique de l'oxygène en lac et en rivière dans le bassin versant de la rivière Saint-Charles*, Mémoire de maîtrise, Québec, Université Laval, 146 p.
- LEGENDRE, L., 1990. "The significance of microalgal blooms for fisheries and for the export of particulate organic carbon in oceans", *Journal of Plankton Research*, vol. 12, p. 681-699.
- LEGNANI, E. *et al.*, 2005. "*Planktothrix rubescens*'s seasonal dynamics and vertical distribution in Lake Pusiano (North Italy)", *Journal of Limnology*, vol. 64, p. 61-73.
- LI, G., L. MOLOT, D. FINDLAY et S. WATSON, 2007. "Iron regulation of bloom forming cyanobacteria abundance", Poster présenté lors de la *60^e Conférence Canadienne de la Recherche sur les Pêches et rencontre annuelle de la Société Canadienne de Limnologie*, Montréal, 4-6 janvier 2007, Société Canadienne de Limnologie.
- LI, R., M. WATANABE et M. WATANABE, 1997. "Akinete formation in planktonic *Anabaena* spp. (Cyanobacteria) by treatment with low temperature", *Journal of Phycology*, vol. 33, p. 576-584.
- LINDENSCHMIDT, K. E. et I. CHORUS, 1997. "The effect of aeration on stratification and phytoplankton populations in Lake Tegel, Berlin", *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 139, p. 317-346.
- LIRAS, V. *et al.*, 1998. "Can ingested cyanobacteria be harmful to the signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*)?", *Freshwater Biology*, vol. 39, n° 2, p. 233-242.

- LONG, B.M., G.J. JONES, et P.T. ORR, 2001. "Cellular microcystin content in N-limited *Microcystis aeruginosa* can be predicted from growth rate", *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 67, p. 278-283.
- LÜRLING, M. et I. ROESSINK, 2006. "On the way to cyanobacterial blooms: Impact of the herbicide metribuzin on the competition between a green alga (*Scenedesmus*) and a cyanobacterium (*Microcystis*)", *Chemosphere*, vol. 65, p. 618-626.
- 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*, vol. 26, n° 7, p. 727-736.
- MA, J., 2005. "Differential sensitivity of three cyanobacterial and five green algal species to organotin and pyrethroids pesticides", *Science of the Total Environment*, vol. 341, p. 109-117.
- MABERLY, S. C., 1996. "Diel, episodic and seasonal changes in pH and concentrations of inorganic carbon in a productive lake". *Freshwater Biology*, vol. 35, p. 579-598.
- MACARTHUR, R. et E. O. WILSON, 1967. *The Theory of Island Biogeography*, Princeton, Princeton University Press, 203 p.
- MACKEY, M. D. *et al.*, 1996. "CHEMTAX - A program for estimating class abundances from chemical markers: Application to HPLC measurements of phytoplankton", *Marine Ecology Progress Series*, vol. 144, p 265-283.
- MAGNUSON, J. J. *et al.*, 1997. "Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and Precambrian shield region", *Hydrological Processes*, vol. 11, p. 825-871.
- MAGNUSON, J. J. *et al.*, 2000. "Historical trends in lake and river ice cover in the Northern Hemisphere", *Science*, vol. 289, p. 1743-1746.
- MARSALEK, B. et L. BLAHA, 2004. "Comparison of 17 biotests for detection of cyanobacterial toxicity", *Environ Toxicol.*, vol. 19, n° 4, p. 310-317.
- MESSINEO, V. *et al.*, 2006. "Microcystin diversity in a *Planktothrix rubescens* population from Lake Albano (Central Italy)", *Toxicon*, vol. 48, p. 160-174.
- METZ, K. *et al.*, 1997. "Identification of a microcystin in benthic cyanobacteria linked to cattle deaths on alpine pastures in Switzerland", *European Journal of Phycology*, vol. 32, p. 111-117.
- MIKALSEN, B. *et al.*, 2003. "Natural variation in the microcystin synthetase operon *mcyABC* and impact on microcystin production in *Microcystis* strains", *Journal of Bacteriology*, vol. 185, p. 2774-2785.
- MISCHKE, U., 2003. "Cyanobacteria associations in shallow polytrophic lakes: influence of environmental factors", *Acta Oecologica*, vol. 24, p. 11-23.
- MOUNTFORT, D. O. *et al.*, 1999. "Evaluation of the fluorometric protein phosphatase inhibition assay in the determination of okadaic acid in mussels", *Toxicon*, vol. 27, p. 909-922.
- MUR, L. R., O. M. SKULBERG et H. UTKILEN, 1999. Cyanobacteria in the environment, 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.

- NAKANO, K., T. J. LEE et M. MATSUMURA, 2001. "In situ algal bloom control by the integration of ultrasonic radiation and jet circulation to flushing", *Environ. Sci. Technol.*, vol. 35, p. 4941-4946.
- NESS, K., 2002. «Cyanobactéries : proposition d'élaboration d'un critère de qualité pour la protection de la baignade au Québec», Essai, Université de Sherbrooke.
- NICHOLLS, K. H. *et al.*, 1986. Some effects of phosphorus loading reduction on phytoplankton in the Bay of Quinte, Lake Ontario, p. 145-158, dans C.K. MINNS, D.A. HURLEY et K.H. NICHOLLS (éd.), *Project Quinte: Point-source phosphorus control and ecosystem response in the Bay of Quinte, Lake Ontario, Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences*, vol. 86.
- NÜRNBERG, G. K., 1984. "The prediction of internal phosphorus load in lakes with anoxic hypolimnia", *Limnology and Oceanography*, vol. 29, n° 1, p. 111-124.
- OBERHOLSTER, P.J., A.-M. BOTHA et T.E. CLOETE, 2006. "Use of molecular markers as indicators for winter zooplankton grazing on toxic benthic cyanobacteria colonies in an urban Colorado lake", *Harmful Algae*, vol. 5, p. 705-716.
- OH, H.M. *et al.*, 2000. "Microcystin production by *Microcystis aeruginosa* in a phosphorus-limited chemostat", *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 66, p. 176-179.
- OLIVER, R.L. et G.G. GANF, 2000. Freshwater blooms, p. 149-194, dans B.A. WHITTON et M. POTTS (éd.), *The Ecology of Cyanobacteria. Their diversity in time and space*, Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.
- ORMEROD, M.G., 1994. *Flow cytometry*, Oxford, BIOS Scientific Publishers, New York, Springer, 109 p.
- ORR, P.T., G.J. JONES, 1998. "Relationship between microcystin production and cell division rates in nitrogen-limited *Microcystis aeruginosa* cultures", *Limnology and Oceanography*, vol. 43, p. 1604-1614.
- OUELLETTE, A.J.A. et S.W. WILHELM, 2003. "Toxic Cyanobacteria: the evolving molecular toolbox", *Front. Ecol. Environ.*, vol. 1, p. 359-366.
- PATOINE, A., M.D. GRAHAM et P.R. LEAVITT, 2006. "Spatial variation of nitrogen fixation in lakes of the northern Great Plains". *Limnology and Oceanography*, vol. 51, p. 1665-1677.
- PATOINE, A. et P.R. LEAVITT, 2006. "Century-long synchrony of fossil algae in a chain of Canadian prairie lakes". *Ecology*, vol. 87, p. 1710-1721.
- PEARL, H.W. et D.F. MILLIE, 1996. "Physiological ecology of toxic aquatic cyanobacteria", *Phycologia*, vol. 35, p. 160-167.
- PEARL, H.W., 1996. "A comparison of cyanobacterial bloom dynamics in freshwater, estuarine and marine environments", *Phycologia*, vol. 35, p. 25-35.
- PEPERZAK, L. *et al.*, 1998. Monitoring toxic phytoplankton: comparison of immunofluorescent assays with conventional light microscopical techniques, p. 260-262., dans B. REGUERA, J. BLANC, M.L. FERNANDEZ, T. WYATT (éd.), *Harmful Algae*, Vigo, Spain, Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO.

PERSCHBACHER, P. W. et G. M. LUDWIG, 2004. "Effects of diuron and other aerially applied cotton herbicides and defoliants on the plankton communities of aquaculture ponds", *Aquaculture*, vol. 233, p. 197-203.

PHILLIPS, K. A. et M. W. FAWLEY, 2002. "Winter phytoplankton community structure in three shallow temperate lakes during ice cover", *Hydrobiologia*, vol. 470, p. 97-113.

PICK, F. R. et D. R. S. LEAN, 1987. "The role of macronutrients (C, N, P) in controlling cyanobacterial dominance in temperate lakes", *N. Zeal. J. mar. Freshwat. Res.*, vol. 21, p. 425-434.

PIENITZ, R., K. LABERGE et W. F. VINCENT, 2006. "Three hundred years of human-induced change in an urban lake: Paleolimnological analysis of Lac Saint-Augustin, Québec City, Canada", *Canadian Journal of Botany*, vol. 84, p. 303-320.

PIENITZ, R. et W. F. VINCENT, 2003. Generic approaches towards water quality monitoring based on paleolimnology, p. 61-82, dans M. Kumagai et W. F. Vincent (éd.), *Freshwater Management- Global versus Local Perspectives*, Tokyo/Berlin, Springer-Verlag.

PINCKNEY, J. L., E. B. ÖRNOLFSDDOTTIR et S. E. LUMSDEN, 2002. "Estuarine phytoplankton group-specific responses to sublethal concentrations of the agricultural herbicide, atrazine", *Marine Pollution Bulletin*, vol. 44, p. 1109-1116.

PINEL-ALLOUL, B., N. BOURBONNAIS et P. DUTILLEUL, 1996. "Among-lake and within-lake variations of autotrophic pico- and nanoplankton biomass in six Quebec lakes". *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, vol. 53, p. 2433-2445.

PIRI, M. et V. OERDOG, 1999. "Herbicide and insecticide effects on green algae and Cyanobacteria strain", *Iranian journal of fisheries science*, vol. 1, p. 47-58.

POULIN, M., P.B. HAMILTON et M. PROUXL, 1995. "Catalogue des algues d'eau douce du Québec, Canada". *Canadian Field-Naturalist*, vol. 109, p. 27-110.

QUILLIAM, M.A., 1998. "Liquid chromatography-mass spectrometry: A universal method for analysis of toxins?", p. 509-514, dans B. REGUERA, J. BLANC, M.L. FERNANDEZ, T. WYATT (éd.), *Harmful Algae*, Vigo, Spain, Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO.

RABOUILLE, S. et M.-J. SALENÇON, 2005. "Functional analysis of *Microcystis* vertical migration: A dynamic model as a prospecting tool. II. Influence of mixing, thermal stratification and colony diameter on biomass production", *Aquatic Microbial Ecology*, vol. 39, p. 281-292.

RABOUILLE, S. *et al.*, 2006. "Modeling the dynamic regulation of Nitrogen fixation in the Cyanobacterium *Trichodesmium* sp.", *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 72, p. 3217-3227.

RANTALA, A. *et al.*, 2006. "Detection of Microcystin-Producing Cyanobacteria in Finnish Lakes with Genus-Specific Microcystin Synthetase Gene E (mcyE) PCR and Associations with Environmental Factors", *Applied and environmental microbiology*, vol. 72, no 9, p. 6101-6110.

RAPALA, J. *et al.*, 1997. "Variation of microcystins, cyanobacterial hepatotoxins, in *Anabaena* spp. as a function of growth stimuli", *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 63, p. 2206-2212.

RASHIDAN, K.K. et D.F. BIRD, 2001. "Role of predatory bacteria in the termination of a cyanobacterial bloom", *Microb. Ecol.*, vol 41, p. 97-105.

READMAN, J.W. *et al.*, 2004. "Flow cytometry and pigment analyses as tools to investigate the toxicity of herbicides to natural phytoplankton communities", *Marine Environmental Research*, vol. 58, p. 353-358.

REYNOLDS, C.S., 1992. "Dynamics, selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structure in lakes", *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 35, p. 13-31.

REYNOLDS, C.S. et A.E. WALSBY. 1975. "Water-blooms". *Biological Review*, vol. 50, p. 437-481.

RHODES, L.L., A.J. HAYWOOD, et D.W. FOUNTAIN, 1995. "FITC-conjugated lectins as a tool for differentiating between toxic and non-toxic marine dinoflagellates", *New Zealand J. Mar. and Freshwater Res.*, vol. 29, p. 359-365.

RICHARDSON, S.D., C.S. WILSON et K.A. RUSCH. 2004. "Use of Rhodamine water tracer in the marshland upwelling system". *Ground Water*, 42 (5): 678-688.

ROBARTS, R.D. et T. ZOHARY, 1987. "Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria". *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, vol. 21, p. 391-399.

ROBERT, C., H. TREMBLAY et C. DEBLOIS, 2005. "Cyanobactéries et cyanotoxines au Québec : suivi à six stations de production d'eau potable (2001-2003)". *Direction générale des politiques, MDDEP*, Envirodoq ENV/2005/0099.

ROELKE, D.L. et Y. BUYUKATES, 2002. "Dynamics of phytoplankton succession coupled to species diversity as a system-level tool for study of *Microcystis* population dynamics in eutrophic lakes", *Limnology and Oceanography*, vol. 47, p. 1109-1118.

ROLLAND, A., D. F. BIRD et A. GIANI, 2005. "Seasonal changes in composition of the cyanobacterial community and the occurrence of hepatotoxic blooms in the eastern townships, Québec, Canada", *Journal of Plankton Research*, vol. 27, p. 683-694.

SALMASO, N., 2002. "Ecological patterns of phytoplankton assemblages in Lake Garda: Seasonal, spatial and historical features", *Journal of limnology*, vol. 61, p. 95-115.

Santé Canada, 2002. *Les toxines cyanobactériennes – Les microcystines-LR*, 24 p. [www.hc-sc.gc.ca/ewh-semt/alt_formats/hecs-sesc/pdf/pubs/water-eau/doc-sup-appui/cyanobacterial_toxins/cyanobacterial_toxins_f.pdf]

SCHELSKE, C. L. 1975. Silica and nitrate depletion as related to rate of eutrophication in Lakes Michigan, Huron and Superior, p. 277–298. *In* A. D. Hasler [ed.], *Coupling of land and water systems*. Springer-Verlag.

SCHELSKE, C.L. et E.F. STOERMER, 1971. "Eutrophication, silica depletion, and predicted changes in algal quality in Lake Michigan", *Science*, vol. 173, p. 423-424.

SCHINDLER, D. W., 1977. "Evolution of phosphorus limitation in lakes", *Science*, vol. 195, p. 260-262.

SCHINDLER, D.W. *et al.*, 1997. "Climate-induced changes in the dissolved organic carbon budgets of boreal lakes", *Biogeochemistry*, vol. 36, p. 9-28.

SCHLUTER, L., K. GARDE et H. KAAS, 2004. "Detection of the toxic cyanobacteria by *Nodularia spumigena* means of a 4keto-myxoxanthophyll-like pigment in the Baltic Sea", *Marine Ecology Progress Series*, vol. 275, p 69-78.

SCHOLIN, C.A. et D.M. ANDERSON, 1998. "Detection and quantification of HAB species using antibody and DNA probes: progress to date and future research objectives", p. 253-257, dans B. REGUERA, J. BLANC, M.L. FERNANDEZ, T. WYATT (éd.), *Harmful Algae*, Vigo, Spain, Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO.

SCHOLIN, C. *et al.*, 2003. Detection of HAB species using lectin, antibody and DNA probes, p 131-163, dans G.M. HALLEGRAEFF, D.M. ANDERSON, A.D. CEMBELLA (éd.), *Manual on Harmful Marine Microalgae*, Paris, UNESCO.

SCHREURS, H., 1992. *Cyanobacterial dominance. Relations to eutrophication and lake morphology*. Thèse Doctorale, Amsterdam, Univ. Amsterdam, 198 p.

SEE, J.H. *et al.*, 2005. "Combining new technologies for determination of phytoplankton community structure in the northern gulf of Mexico", *Journal of Phycology*, vol. 41, p. 305-310.

SEGUIN, F., C. LÉBOULANGER, F. RIMET, J.C. DRUART et A. BÉRARD, 2001. "Effects of atrazine and nicosulfuron on phytoplankton in systems of increasing complexity", *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, vol. 40, p. 198-208.

SHAPIRO, J., 1997. "The role of carbon dioxide in the initiation and maintenance of blue-green dominance in lakes", *Freshwater Biology*, vol. 37, p. 307-323.

SHARPLEY, A.N. *et al.*, 1994. "Managing agricultural phosphorus for protection of surface waters – Issues and options", *Journal of Environmental Quality*, vol. 23, p. 437-451.

SHI, L., W.W. CARMICHAEL et I. MILLER, 1995. "Immuno-gold localization of heptotoxins in cyanobacterial cells", *Arch. Microbiol.*, vol. 163, p. 7-15.

SHIRAI, K.M. *et al.*, 1991. "Toxicity and toxins of natural blooms and isolated strains of *Microcystis* spp. (Cyanobacteria)", *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 57, p. 1241-1245.

SIPIÄ, V.O. *et al.*, 2001. "Detection of nodularin in flounder and cod from the Baltic Sea", *Environ. Toxicol.*, vol. 16, p. 121-126.

SIVONEN, K., 1990. "Effects of light, temperature, nitrate, orthophosphate and bacteria on growth of and hepatotoxin production by *Oscillatoria agardhii* strains", *Appl. environ. Microbiol.*, vol. 56, p. 2658-2666.

SIVONEN, K. et G. JONES, 1999. Cyanobacterial toxins, p. 41-111, dans I. Chorus and J. Bartram (éd.), *Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring, and management*, NewYork , E & FN Spon.

SMAYDA, T.J., 1997. "What is a bloom? A commentary" *Limnology and Oceanography*, vol. 42, p. 1132-1136.

SMITH, V.H., 1986. "Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in lake phytoplankton", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 43, p. 148-153.

SOARES, R.A., V.F. MAGALHAES et S.M.F.O. AZEVEDO, 2004. "Accumulation and depuration of microcystins (cyanobacteria hepatotoxins) in *Tilapia rendalli* (Cichlidae) under laboratory conditions", *Aquatic Toxicology*, vol. 70, n° 1, p. 1-10.

SONG, L. *et al.*, 1998. "Microcystin production of *Microcystis viridis* (cyanobacteria) under different culture conditions", *Phycological Research*, vol. 46, p. 19-23.

SORANNO, P.A., S.R. CARPENTER et R.C. LATHROP, 1997. "Internal phosphorus loading in Lake Mendota: response to external loads and weather". *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, vol. 54, p. 1883-1893.

SOURNIA, A. (éd.), 1978. *Phytoplankton manual*, Paris, Unesco. 337 p.

STAHL-DELBANCO, A. et L.A. HANSSON, 2002. "Effects of bioturbation on recruitment of algal cells from the "seed bank" of lake sediments", *Limnology and Oceanography*, vol. 47, p. 1836-1843.

STAHL-DELBANCO, A., L. A. HANSSON et M. GYLLSTRÖM, 2003. "Recruitment of resting stages may induce blooms of *Microcystis* at low N:P ratios", *Journal of Plankton Research*, vol. 25, p. 1099-1106.

STEWART, I., 2004. *Recreational exposure to freshwater cyanobacteria: epidemiology, dermal toxicity and biological activity of cyanobacterial lipopolysaccharides*, Université de Queensland, Thèse de Doctorat de Philosophie, 418 p.

STEWART, I., P.M. WEBB, P.J. SCHLUTER et G.R. SHAW, 2006. "Recreational and occupational field exposure to freshwater cyanobacteria – a review of anecdotal and case reports, epidemiological studies and the challenges for epidemiologic assessment", *Environmental Health : A Global Access Science Source*, vol. 5, n° 6, p. 1-13.

SUDA, S., M.M. WATANABE, S. OTSUKA, A. MAHAKAHANT, W. YONGMANITICHAI, N. NOPARTNARAPORN, Y. IJU et J.G. DAY, 2002. "Taxonomic revision of water-bloom-forming species of oscillatoriod cyanobacteria", *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, vol. 52, p. 1577–1595.

SUTTLE, C. A., 2000. Cyanophages and their role in the ecology of cyanobacteria, p. 563-589, dans B. A. Whitton et M. Potts (éd.), *The ecology of cyanobacteria : their diversity in time and space*, Boston, Kluwer Academic Publishers.

TANG, E.P.Y. et W.F. VINCENT, 1999. "Strategies of thermal adaptation by high-latitude cyanobacteria", *New Phytologist*, vol. 142, n° 2, p. 315-323.

TAYLOR, D.R., L.W. AARSSSEN et C. LOEHLE, 1990. "On the relationship between r/k selection and environmental carrying-capacity – a new habitat templet for plant life-history strategies", *Oikos*, vol. 58, n° 2, p. 239-250.

TIEN, C.J., D.C. SIGEE et K.N. WHITE, 2005. "Characterization of surface sugars on algal cells with fluorescein isothiocyanate-conjugated lectins", *Protoplasma*, vol. 225, n° 3-4, p. 225-233.

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*, vol. 71, p. 5177-5181.

TOROKNE, A., R. VASDINNYEI et B.M. ASZATALOS, 2007. "A rapid microbiotest for the detection of cyanobacterial toxins", *Environ Toxicol.*, vol. 22, n° 1, p. 64-68.

TRABEAU, M. *et al.*, 2004. "Midsummer decline of a Daphnia population attributed in part to cyanobacterial capsule production", *Journal of Plankton Research*, vol. 26, p. 949-961.

TRIMBEE, A.M. et G.P. HARRIS, 1984. "Phytoplankton population dynamics of a small reservoir: Use of sedimentation traps to quantify the loss of diatoms and recruitment of summer bloom-forming blue-green algae", *Journal of Plankton Research*, vol. 6, p. 897-918.

TRIMBEE, A.M. et E.E. PREPAS, 1988. "The effect of oxygen depletion on the timing and magnitude of blue-green algal blooms", *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnology*, vol. 23, p. 220-226.

TSUJI, K. *et al.*, 2001. "Analysis of microcystins in sediments using MMPB method", *Toxicon*, vol. 39, n° 5, p. 687-692.

TSUJIMURA, S. *et al.*, 2000. "Seasonal variations of *Microcystis* populations in sediments of Lake Biwa, Japan", *Hydrobiologia*, vol. 434, p. 183-192.

TSUJIMURA, S., K. ISHIKAWA et H. TSUKADA, 2001. "Effect of temperature on growth of the cyanobacterium *Aphanizomenon flos-aquae* in Lake Biwa and Lake Yogo", *Phycological Research*, vol. 49, p. 275-280.

TSUJIMURA, S. et T. OKUBO, 2003. "Development of Anabaena blooms in a small reservoir with dense sediment akinete population, with special reference to temperature and irradiance", *Journal of Plankton Research*, vol. 25, p. 1059-1067.

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*, vol. 17, p. 1317-1321.

UTKILEN, H. et N. GJØLME, 1992. "Toxin production by *Microcystis aeruginosa* as a function of light in continuous cultures and its ecological significance", *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 58, p. 1321-1325.

UTKILEN, H. et N. GJØLME, 1995. "Iron-stimulated toxin in *Microcystis aeruginosa*", *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 61, p. 797-800.

VAN APELDOORN, M.E. *et al.* 2007. "Toxins of cyanobacteria" *Mol. Nutr. Food Res.*, vol. 51, p. 7-60.

VAN DOK, W. et B.T. HART, 1996. "Akinete differentiation in *Anabaena circinalis* (Cyanophyta)", *Journal of Phycology*, vol. 32, p. 557-565.

VARKONYI, Z.Z. *et al.*, 2000. "The tolerance of cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* to low-temperature photo-inhibition affected by the induction of polyunsaturated fatty-acid synthesis", *Biochemical Society transactions*, vol. 28, p.892-894.

VERSPAGEN, J.M.H. *et al.*, 2004. "Recruitment of benthic *Microcystis* (Cyanophyceae) to the water column: internal buoyancy changes or resuspension?", *Journal of Phycology*, vol. 40, p. 260-270.

VERSPAGEN, J.M.H. *et al.*, 2005. "Benthic-pelagic coupling in the population dynamics of the harmful cyanobacterium *Microcystis*", *Freshwater Biology*, vol. 50, p. 854-867.

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*, vol. 43, n° 4, p. 443-454.

VINCENT, W.F., 1983. "Fluorescence properties of the plankton: Three algal classes compared". *British Journal of Phycology*, vol. 18, p. 5-21.

VINCENT, W.F., 1989. "Cyanobacterial growth and dominance in two eutrophic lakes: Review and synthesis", *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 32, p. 239-254.

VINCENT, W.F. *et al.* QUESADA, 1993. Cyanobacterial responses to UV radiation: implications for antarctic microbial ecosystems, p. 111-124, dans S. WEILER *et al.* P.A. PENHALE (éd.), *Ultraviolet Radiation in Antarctica: Measurement and Biological Effects*. Washington. American Geophysical Union.

VINER, A. B. *et al.* KEMP, 1983. "The effect of vertical mixing on the phytoplankton of Lake Rotongaio (July 1979-January 1981)", *New Zealand journal of marine and freshwater research*, vol. 17, p. 407-422.

VISSER, P.M. *et al.*, 1996. "Artificial mixing prevents nuisance blooms of the cyanobacterium *Microcystis* in Lake Nieuwe Meer, the Netherlands", *Freshwater Biology*, vol. 36, p. 435-450.

VRIELING, E.G. *et al.*, 1994. "Monoclonal antisera: An immunochemical tool for the specific detection of the ichthyotoxic dinoflagellate *Gyrodinium* (cf.) *aureolum* and morphologically related *Gymnodinium* species", *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. 103, p. 165-174.

VRIELING, E.G. *et al.* ANDERSON, 1996. "Immunofluorescence in phytoplankton research: Applications and potential", *Journal of Phycology*, vol. 32, p 1-16.

WAITE, A.M. *et al.*, 1995. "Sugar-containing compounds on the cell surfaces of marine diatoms measured using concanavalin A and flow cytometry", *Journal of Phycology*, vol. 31, p. 925-933.

WALSBY, A.E. *et al.* MCCALLISTER, 1987. "Buoyancy regulation by *Microcystis* in Lake Okaro", *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, vol. 21, p. 521-524.

WALSBY, A.E. 1994. "Gas vesicles", *Microbiol. Rev.*, vol. 58, p. 94-144.

WATANABE, M.F. *et al.* OISHI, 1985. "Effects of environmental factors on toxicity of cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* under culture conditions", *Appl. envir. Microbiol.*, vol. 49, n° 5, p. 1342-1344.

WATANABE, M.F. *et al.*, 1989. "Heptapeptide toxin production during the batch culture of two *Microcystis* species", *J. Appl. Phycol.*, vol. 1, p. 161-165.

WATSON, S.B., E. McCAULEY *et al.* DOWNING, 1997. "Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status", *Limnology and Oceanography*, vol. 42, p. 487-495.

WATZIN, M.C. *et al.*, 2006. "Application of the WHO alert level framework to cyanobacterial monitoring of lake Champlain, Vermont", *Environ. Toxicol.*, vol. 21, p. 278-288.

WELKER, M. *et al.*, 2003. "Toxic Microcystis in shallow lake Muggelsee (Germany)-dynamics, distribution, diversity", *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 157, p. 227-248.

WELKER, M. et C. STEINBERG, 2000. "Rates of humic substances photosensitized degradation of microcystin-LR in natural waters", *Environmental Science and Technology*, vol. 34, p. 3415-3419.

WETZEL, R.G., 2001. *Limnology : Lake and River Ecosystems*, 3^e édition, San Diego, Academic Press, 1006 p.

WEYHENMEYER, G., 2001. "Warmer winters: Are planktonic algal populations in Sweden's largest lakes affected?", *Ambio*, vol. 30, p. 565-571.

WHEELER, S. *et al.*, 2005. "Mapping cyanobacteria blooms in Lake Champlain at multiple scales: a comparison of three satellites", poster présenté au congrès *Ecological Society of America*, 7-12 août 2005, Montréal.

WHITTON, B.A. et M. POTTS, 2000. Introduction to the Cyanobacteria, p. 1-11, dans WHITTON, B.A. et M. POTTS (éd.), *The ecology of cyanobacteria : their diversity in time and space*, Boston, Kluwer Academic Publishers.

WIEDNER, C. *et al.*, 2002. "Regulation of cyanobacteria and microcystin dynamics in polymictic shallow lakes", *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 155, n^o 3, p. 383-400.

WIEDNER, C. et B. NIXDORF, 1998. "Success of chrysophytes, cryptophytes and dinoflagellates over blue-greens (cyanobacteria) during an extreme winter (1995/96) in eutrophic shallow lakes", *Hydrobiologia*, vol. 369/370, p. 229-235.

WILLÉN, T. et R. MATTSSON, 1997. "Water-blooming and toxin-producing cyanobacteria in Swedish fresh and brackish waters, 1981-1995", *Hydrobiologia*, vol. 353, p. 181-192.

WILLIAMS, D.E. *et al.*, 1997. "Bioaccumulation and clearance of microcystins from salt water, mussels, *Mytilus edulis*, and in vivo evidence for covalently bound microcystins in mussel tissues", *Toxicon*, vol. 35, n^o 11, p. 1617-1625.

WILLIAMSON, C.E. *et al.*, 1999. "Dissolved organic carbon and nutrients as regulators of lake ecosystems: Resurrection of a more integrated paradigm", *Limnology and Oceanography*, vol. 44, p. 795-803.

WURTSBAUGH, W. *et al.*, 1984. "Nutrient limitation of algal growth and nitrogen fixation in a tropical alpine lake, Lake Titicaca (Peru-Bolivia)", *Freshwater Biology*, vol. 15, p. 185-195.

YENTSCH, C.S. et D.A. PHINEY, 1985. "Spectral fluorescence: an ataxonomic tool for studying the structure of phytoplankton populations", *J. Plankt. Res.*, vol. 7, p. 617-632.

YOKOYAMA, A. et H.D. PARK, 2003. "Depuration kinetics and persistence of the cyanobacterial toxin microcystin-LR in the freshwater bivalve *Unio douglasiae*", *Environmental Toxicology*, vol. 18, no 1, p. 61-67.

YOO, R.S. *et al.*, 1995. *Cyanobacterial (blue-green algal) toxins: a resource guide*, United States, American Water Works Association.

YU, S.-Z., 1995. "Primary prevention of hepatocellular carcinoma", *J. Gastroenterol Hepatol.*, vol. 10, p. 674-682.

ZHANG, Y. et E.E. PREPAS, 1996. "Short-term effects of Ca(OH)₂ additions on phytoplankton biomass: A comparison of laboratory and in situ experiments", *Water Research*, vol. 30, p. 1285-1294.

ZHOU, L., H. YU et K. CHEN, 2002. "Relationship between microcystin in drinking water and colorectal cancer", *Biomed. Environ. Sci.*, vol. 15, n° 2, p. 166-171.

ZIMBA, P.V. *et al.*, 2001. "Confirmation of catfish, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque), mortality from *Microcystis* toxins", *Journal of Fish Diseases*, vol. 24, p. 41-47.

MÉDIAGRAPHIE

(1) Turner Designs

www.turnerdesigns.com

(2) Chelsea Technologies Group

www.chelsea.co.uk/

(3) WetLabs

www.wetlabs.com/

(4) CytoBuoy

www.cytobuoy.com

(5) Fluid Imaging technologies

www.fluidimaging.com/about-flowcam.aspx

(6) Hydrolab (HACH)

www.hydrolab.com

(7) YSI

www.ysi.com

(8) BBE-Moldaenke

www.bbe-moldaenke.de/

(9) MODIS, NASA

modis.gsfc.nasa.gov/data/dataproduct/index.php

(10) MERIS, ESA

envisat.esa.int/instruments/meris/

(11) LANDinfo

landinfo.com/qb.htm

(12) SPOT Image Corporation

www.spot.com/html/SICORP/_401_402_.php

(13) SeaWiFS, NASA

oceancolor.gsfc.nasa.gov/SeaWiFS/SEASTAR/SPACECRAFT.html

(14) Airborne Hyperspectral Remote Sensing Systems & Solutions

- www.itres.com/cgi-bin/products.cgi
- (15) Strategic Diagnostics Inc.
www.sdix.com/ProductSpecs.asp?nProductID=41
- (16) AOAC
www.aoac.org/marine_toxins/task_force.htm
- (17) Envirologix
www.envirologix.com/artman/publish/cat_index_32.shtml
- (18) Biosense Laboratories
www.biosense.com/comweb.asp?articleno=42&segment=3&session=
- (19) Abraxis
http://www.abraxiskits.com/product_algal.htm
- (20) EnviroGard microcystins plate kit, Strategic Diagnostics Inc.
www.sdix.com/ProductSpecs.asp?nProductID=32
- (21) Projet MID-CHIP
www.edinburgh.ceh.ac.uk/biota/midichip_page.htm
- (22) CRSNG, Projets Stratégiques
www.nserc.gc.ca/programs/result/2006/st/sustainable_e.htm

ANNEXE 1 Autres fournisseurs

Airborne Hyperspectral Remote Sensing Systems & Solutions

www.itres.com/cgi-bin/products.cgi

Biospherical Instruments Inc.

www.biospherical.com/

Broole Ocean Laser Optical Plankton Counter

www.brooke-ocean.com/document/LOPC_Brochure_04-11.pdf

R-Biopharm AG : Residues - FAST Saxitoxin (PSP)

www.r-biopharm.com/foodandfeed/ridascreenfast_saxitoxin_psp.php

Saigene

www.searchportal.information.com

Sea-Bird Electronics

www.seabird.com/pdf_documents/ApplicationNotes/appnote74Feb2005.pdf

ANNEXE 2 Groupes de recherche

Atlantic Meridional Transect UK.ORG : utilisent Turner Cyclops 7

www.amt-uk.org/

Advisory Committee on Water Information

acwi.gov/

AOAC Marine & Freshwater Toxins

www.aoac.org/marine_toxins/task_force.htm

ASCMAAP Analysis of Single Cells in the Marine Phytoplankton

www.sb-roscoff.fr/Phyto/PICODIV/Workshop_2002/Bremerhaven_april_2002.html

Association canadienne sur la qualité de l'eau (ACQE)

www.cawq.ca/fr/index.shtml

Biofouling Reduction Infrastructure for Measuring, Observing and Monitoring (BRIMOM)

www.brimom.org/

Centre d'expertise en analyse environnementale du Québec

www.ceaeq.gouv.qc.ca/index.htm

CIDCO Centre interdisciplinaire de Développement en Cartographie des Océans

www.cidco.ca/fr/documentation/teledetection_habitat_cotier.pdf

CICEET Cooperative Institute for Coastal and Estuarine Environmental Technology: Advanced Laser Fluorescence

ciceet.unh.edu/progressreports/2005/3_2005/chekalyuk2003/

Commission Européenne : Standards, Measurements and Testing (SMT)

cordis.europa.eu/smt/home.html

CSCOR: ECOHAB

www.cop.noaa.gov/stressors/extremeevents/hab/current/fact-ecohab.html

CyanoNet

www.cyanonet.org/

EPA: Environmental Test Methods and Guidelines

www.epa.gov/Standards.html

GRIL: Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie

www.unites.uqam.ca/gril/

HABES - Harmful Algal Blooms Expert System

www.habes.net

ICES International Council for the Exploration of the Sea

www.ices.dk/indexfla.asp

IOC-UNESCO: HARMFUL ALGAL BLOOM PROGRAMME

ioc.unesco.org/hab/HAEDAT.htm

MERHAB-Lower Great Lake

www.esf.edu/merhab/index.asp

Monterey Bay Aquarium Research Institute

www.mbari.org

NIVA Norwegian institute of water research

www.niva.no/symfoni/infoportal/portenglish.nsf

Projet MIDI-CHIP

www.cip.ulg.ac.be/midichip

Santé Canada: microcystine-LR

www.hc-sc.gc.ca/ewh-semt/pubs/water-eau/doc_sup-appui/cyanobacterial_toxins/guideline-recommandation_f.html

University of Helsinki - The cyanobacteria group

www.biocenter.helsinki.fi/groups/sivonen/personnel.htm