

VII. CINQ PHYLA D'ARCHAEA

1. Introduction

En tant que groupe, les *Archaea* (du grec *archaios*, ancien) sont très divers, aussi bien en morphologie qu'en physiologie. A la coloration de Gram, elles sont soit positives, soit négatives, et leur forme peut être sphérique, en bâtonnet, spiralée, lobée ou aplatie, de forme irrégulière ou pléomorphes. Certaines sont des cellules isolées, tandis que d'autres forment des filaments ou des agrégats. Leur diamètre va de 0.1 à plus de 15 μm et certains filaments atteignent 200 μm de long. La multiplication se fait par scissiparité, par bourgeonnement, par fragmentation ou encore par d'autres mécanismes. Les Archéobactéries sont aussi variées physiologiquement. Elles peuvent être aérobies, facultatives ou anaérobies strictes. D'un point de vue nutritionnel, elles vont des chimiolithoautotrophes aux organotrophes. Certaines sont mésophiles ; d'autres sont thermophiles extrêmes et se développent au-dessus de 100°C.

On trouve les archéobactéries dans les habitats aquatiques et terrestres extrêmes. Elles sont aussi fréquentes dans les environnements anaérobies hypersalins ou de température élevée.

2. Caractéristiques cellulaires

2.1. Parois cellulaires

Bien qu'elles puissent être Gram-positives ou Gram-négatives, selon l'épaisseur et la masse de la paroi cellulaire (structure et chimie différents). La structure de la paroi est très variée : beaucoup d'archéobactéries ont une paroi avec une couche unique épaisse, homogène, comme les bactéries Gram-positives (Fig. 01a).

Les archéobactéries Gram-négatives sont dépourvues de la membrane externe et du peptidoglycane complexe des bactéries Gram-négatives. En lieu et place, elles possèdent généralement une couche superficielle de sous-unités protéiques ou lipoprotéiques (Fig. 01b).

La chimie des parois archéobactériennes est aussi très différente de celle des bactéries. Aucune n'a le peptidoglycane caractéristique de ces dernières, avec de l'acide muramique et des acides aminés D. Il n'est donc pas étonnant que toutes les archéobactéries résistent à l'attaque du lysozyme et des antibiotiques à noyau β -lactame, telle que la pénicilline. Les archéobactéries

Gram-positives peuvent avoir dans leur paroi une variété de polymères complexes. *Methanobacterium* et certains autres méthanogènes ont des parois à **pseudomuréine**, un polymère ressemblant au peptidoglycane, mais qui a des acides aminés L dans ces ponts, de l'acide N-acétyltalosaminuronique au lieu d'acide N-acétylmuramique, et des liens glycosidiques $\beta(1\rightarrow3)$ au lieu de liens glycosidiques $\beta(1\rightarrow4)$ (Fig. 02). *Methanosarcina* et *Halococcus* sont dépourvus de pseudomuréines et contiennent des polysaccharides complexes similaires aux chondroïtines sulfates des tissus conjonctifs animaux. On trouve encore d'autres hétéropolysaccharides dans les parois Gram-positives.

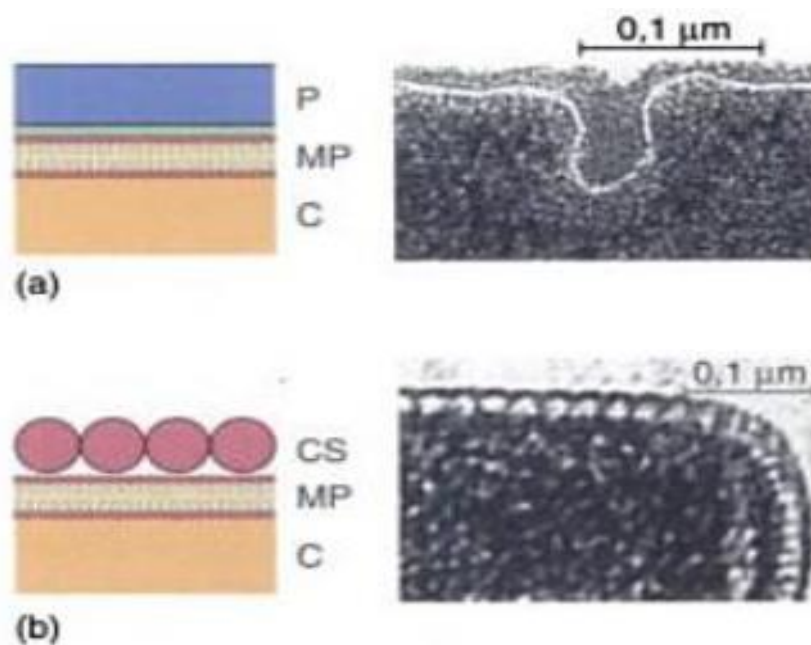


Figure 01: Enveloppes cellulaires des archéobactéries

(Représentation schématiques et images au microscope électronique de (a) *Methanobacterium formicicum*, un organisme Gram-positif typique et (b) *Thermoproteus tenax*, une archéobactéries Gram-négative, P : paroi cellulaire ; CS : couche superficielle ; MP : membrane plasmique ; C : cytoplasme).

Les archéobactéries Gram-négatives ont une couche protéique ou glycoprotéique externe à la membrane plasmique. Cette couche peut atteindre 20 à 40 nm d'épaisseur. Parfois, il y a deux couches, une gaine entourant une couche dense aux électrons. Le contenu chimique de ces parois varie aussi considérablement. Certains méthanogènes (*Methanobolus*), *Halobacterium* et plusieurs thermophiles extrêmes (*Sulfolobus*, *Thermoproteus* et *Pyrodictium*) possèdent des glycoprotéines dans leur paroi. Au contraire, les parois sont protéiques chez d'autres méthanogènes

(*Methanococcus*, *Methanomicrobium* et *Methanogenium*) et des thermophiles extrêmes comme *Desulfurococcus*.

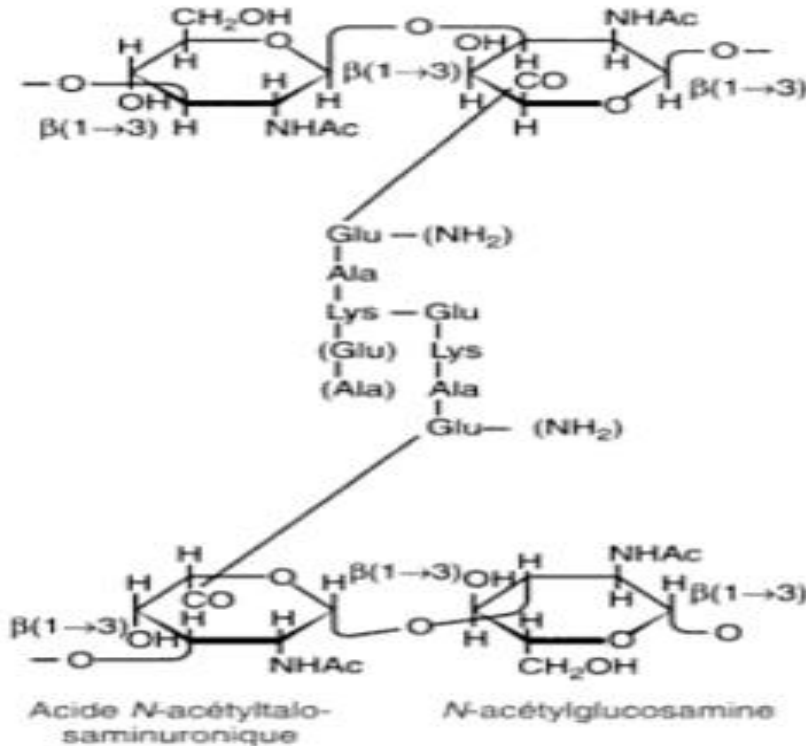


Figure 02: Structure de la pseudomuréine
 (les composants entre parenthèses ne sont pas toujours présents, Ac : groupe acétyle).

2.2. Lipides et membranes

Ils diffèrent aussi bien de ceux des bactéries que de ceux des eucaryotes, car ils possèdent des chaînes hydrocarbonées ramifiées fixées au glycérol par des liaisons ester (Fig. 03). Deux groupes glycérol sont parfois liés pour former un tétraéther extrêmement long. Généralement, les chaînes latérales diéther sont longues de 20 carbones et celles des chaînes tétraéther de 40 carbones. Les cellules peuvent ajuster la longueur totale de leurs tétraéthers en cyclisant les chaînes pour former anneaux pentacycliques (Fig. 03). Les chaînes biphytanyle peuvent contenir de 1 à 4 de ces anneaux pentacycliques. On trouve aussi des lipides polaires dans les membranes d'archéobactéries : phospholipides, sulfolipides et glycolipides. De 7 à 30% des lipides membranaires sont des lipides non polaires, généralement dérivés du squalène (Fig. 04).

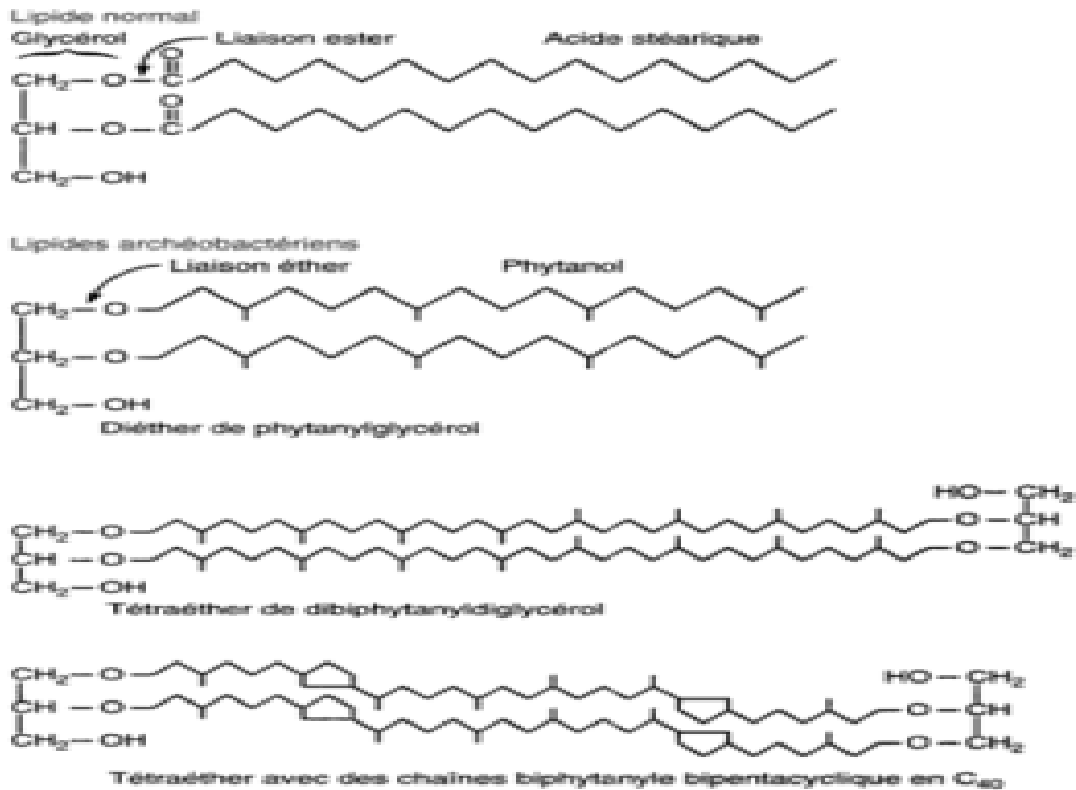


Figure 03: Lipide membranaires des archéobactéries

(Illustration des différences entre lipides archéobactériens et bactériens. Les lipides archéobactériens sont des éthers d'isopranyl glycérol plutôt que des esters d'acides gras du glycérol. Trois exemples de glycérolipides communs chez les archéobactéries sont présentés)

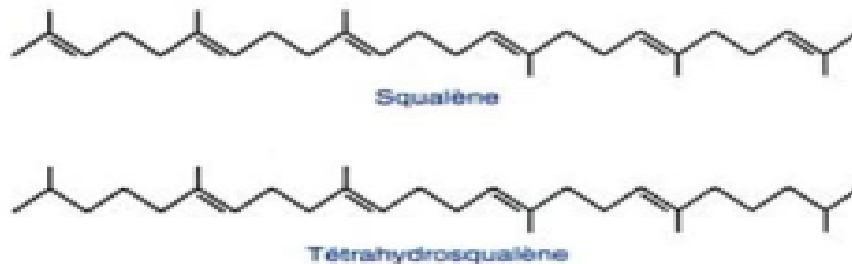


Figure 04: lipides non polaires des archéobactéries

(deux types majeurs de lipides non polaires sont le squalène, isoprénoïde en C₃₀ et un de ses dérivés hydroisoprénoïde, le tétrahydrosqualène).

Ces lipides sont combinés de façons diverses pour donner des membranes de rigidité et d'épaisseur différentes. Par exemple, les diéther en C₂₀ formeront une bicouche membranaire régulière (Fig. 05a). Une monocouche membranaire beaucoup plus rigide sera construite avec les lipides tétraéthers en C₄₀ (Fig. 05b). Bien sûr, les membranes d'archéobactéries peuvent contenir

un mélange de diéthers, de tétraéthers et d'autres lipides. Comme prévu par leur grand besoin de stabilité, les membranes des thermophiles extrêmes comme *Thermoplasma* et *Sulfolobus* sont des monocouches presque entièrement faites de tétraéthers.

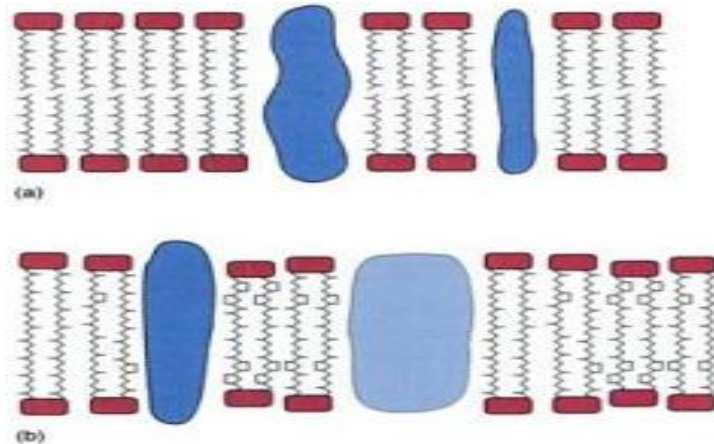


Figure 05: Exemples de membrane archéobactériennes
(a) une membrane constituée de protéines intégrées et d'une bicouche de diéther en C₂₀. (b) Monocouche rigide faite de protéines intégrées et de tétraéthers en C₄₀.

2.3. Génétique et la biologie moléculaire

La génétique des archéobactéries présente certains caractères similaires à ceux des bactéries. Les chromosomes archéobactériens qui ont été étudiés sont des ADN uniques, circulaires fermés. Cependant, certaines archéobactéries ont des génomes significativement plus petits que celui d'une bactérie normale. La taille de l'ADN de *E. coli* est d'environ $2.5 \cdot 10^9$ daltons tandis que celle de l'ADN de *Thermoplasma acidophilum* est d'environ $0.8 \cdot 10^9$ daltons et celle de l'ADN *Methanobacterium thermoautotrophicum* est de $1.1 \cdot 10^9$ daltons. L'ADN présente aussi une grande variation dans le contenu en GC, depuis environ 21 jusqu'à 68 moles %, ce qui est encore un autre signe de la diversité des archéobactéries. Les archéobactéries possèdent quelques plasmides. Récemment, le génome de l'archéobactéries *Methanococcus jannaschii* a été complètement séquencé et comparé aux génomes d'autres organismes. Environ 56% de ses 1.738 gènes ne ressemblent pas à ceux des bactéries et des eucaryotes. Si ce degré de différence est caractéristique du domaine des Archaea, ces organismes se distinguent autant par leur génotype que d'autres aspects.

Des bactéries comme des eucaryotes, les archéobactéries ont un ARN_t dont le bras T ψ C est dépourvu de thymine et contient de la **pseudouridine** ou de la **1-méthylpseudouridine**. L'ARN_t

initiateur chez les archéobactéries porte la méthionine comme l'ARN_t initiateur eucaryote. Les archéobactéries ont des ribosomes 70S comme les bactéries, cependant on voit au microscope électronique que leur forme est très variable et peut différer de celle des ribosomes bactériens ou eucaryotes. Ils ressemblent aux ribosomes eucaryotes par leur sensibilité à l'anisomycine. De plus, leur facteur d'élongation 2 réagit avec la toxine diphtérique comme l'EF-2 eucaryote. Certaines archéobactéries, comme beaucoup de méthanogènes du phylum des *Euryarchaeota*, diffèrent des autres procaryotes par la présence d'histone qui se lie à l'ADN pour former des structures du type nucléosome. Enfin, les ARN polymérase ADN dépendantes des archéobactéries ressemblent aux enzymes eucaryotes et non à l'ARN polymérase bactérienne. Il s'agit de grand complexe enzymatique insensibles à la rifampicine et la streptolydigne. Ces différences ainsi que d'autres distinguent les archéobactéries des bactéries comme des eucaryotes.

2.4. Métabolisme

Certaines archéobactéries sont organotrophes tandis que d'autres sont autotrophes. Quelques-unes peuvent même réaliser une forme inhabituelle de photosynthèse.

C'est le métabolisme des glucides qui est le mieux compris chez les archéobactéries. Celles-ci ne possèdent pas de 6-phosphofructokinase et ne paraissent pas capables de dégrader le glucose par la voie d'Embden-Meyerhof. Les thermophiles et les halophiles extrêmes catabolisent le glucose suivant une voie d'Entner-Doudoroff modifiée dans laquelle les premiers intermédiaires ne sont pas phosphorylés. Les halophiles ont une voie légèrement modifiée par rapport à celle des thermophiles extrêmes, mais produisent du pyruvate et du NADH ou du NADPH. Les méthanogènes ne catabolisent pas le glucose, la gluconéogenèse suit la voie inverse d'Embden-Meyerhof chez les halophiles et les méthanogènes. Les halophiles et le thermophile extrême *Thermoplasma* ne semblent pas posséder de cycle des acides tricarboxyliques fonctionnel. On n'a pas encore trouvé de cycle des acides tricarboxyliques complet chez un méthanogène. La présence de chaînes de cytochromes fonctionnelles est prouvée chez les halophiles et les thermophiles.

On connaît mal les voies biosynthétiques des archéobactéries. Des données préliminaires suggèrent que les synthèses d'acides aminés, de purines et de pyrimidines suivent des voies similaires à celles trouvées chez d'autres organismes. Certains méthanogènes fixent l'azote atmosphérique. Non seulement beaucoup d'archéobactéries utilisent une voie d'Embden-Meyerhof

inversée pour synthétiser le glucose, mais au moins certains méthanogènes et thermophiles extrêmes utilisent le glycogène comme matériau de réserve principal.

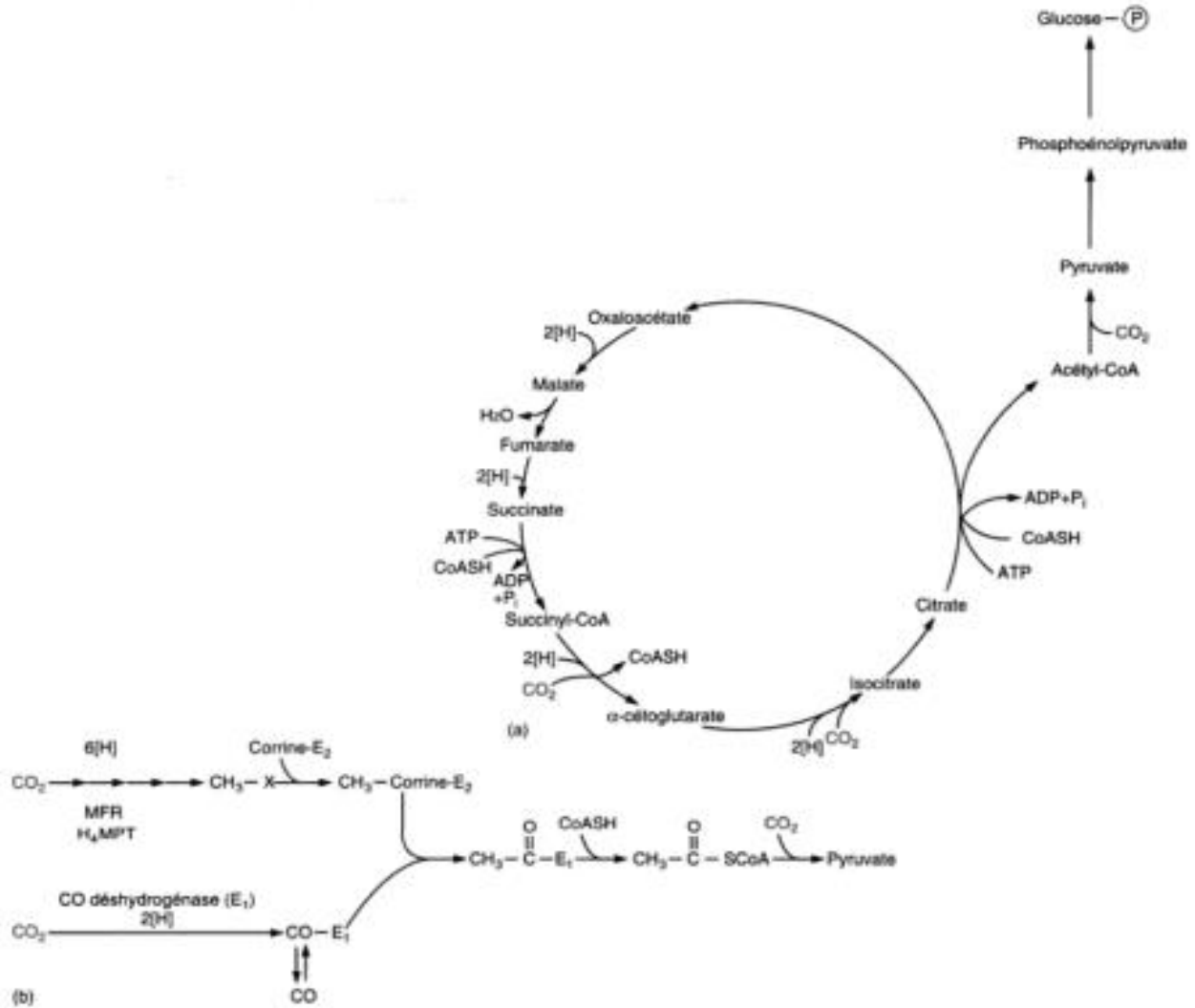


Figure 06: Mécanisme de fixation autotrophe du CO₂.

(a) le cycle réducteur des acides tricarboxyliques. Le cycle est inversé, l'ATP et les équivalents [H] réducteurs formant l'acétyl-CoA à partir de CO₂. L'acétyl-CoA peut être carboxylé pour donner du pyruvate, celui-ci est alors converti en glucose et autres produits. Cette séquence fonctionne chez *Thermoproteus neutrophilus*. (b) synthèse d'acétyl-CoA et de pyruvate à partir du CO₂ chez *Methanobacterium thermoautotrophicum*. Un carbone provient de la réduction du CO déshydrogénase (E1). Les deux carbones sont souvent combinés pour former un groupe acétyle. La corrine-E2 représente l'enzyme contenant la cobamide impliquée dans les transferts de méthyle.

L'autotrophie est très répandue parmi les méthanogènes et les thermophiles extrêmes; le CO₂ peut être fixé de plus d'une manière. *Thermoproteus* et peut-être *Sulfolobus* incorporent le CO₂ suivant le cycle réducteur des acides tricarboxyliques (Fig. 06a). Cette voie existe aussi chez les

bactéries vertes sulfureuses. Les archéobactéries méthanogènes et probablement la plupart des thermophiles extrêmes incorporent le CO₂ par la voie réductrice de l'acétyl-CoA (Fig. 06b). Une voie similaire existe aussi chez les bactéries acétogènes et les bactéries autotrophes réductrices de sulfates.

3. Taxinomie

La première édition du *Bergey* divise les archéobactéries en cinq groupes principaux, basés sur des différences physiologiques et morphologiques. Le tableau 01 résume les caractéristiques de ces cinq groupes et donne des représentants de chacun d'eux.

Tableau 01: Caractéristiques des groupes principaux d'archéobactéries

| Groupe | Caractéristiques généraux | Genres représentatifs |
|---|---|---|
| Archéobactéries méthanogènes | Anaérobies stricts. Le métabolite final majeur est le méthane. S ^o peut être réduit en H ₂ S sans production d'énergie. Les cellules possèdent la coenzyme M, les facteurs 420 et 430 et la méthanoptérine. | <i>Methanobacterium</i> <i>Methanococcus</i> <i>Methanomicrobium</i> <i>Methanosarcina</i> |
| Archéobactéries réductrices de sulfates | Cellules coccoides irrégulières, Gram-négatives. Formation d'H ₂ S à partir de thiosulfate et de sulfate. Croissance autotrophe sur thiosulfate (S ₂ O ₃ ²⁻) et H ₂ . Peuvent se développer de manière hétérotrophe. Il y a production de traces de méthane. Bactéries thermophiles extrêmes et strictement anaérobies. Elles possèdent le facteur 420 et la méthanoptérine mais pas la coenzyme M ni le facteur 430. | <i>Archaeoglobus</i> |
| Archéobactéries halophiles extrêmes | Bâtonnets coccoides ou de forme irrégulière. Cellules Gram-négatives ou Gram-positives, essentiellement aérobies, chimioorganotrophes. Demandent des concentrations élevées en chlorure nuances de développer (>=1.5M). Les colonies présentent diverses nuances de rouge. Neutrophiles ou alcalophiles. Mésophiles ou légèrement thermophiles. Certaines espèces contiennent la bactériorhodopsine et utilisent la lumière pour synthétiser l'ATP. | <i>Halobacterium</i> <i>Halococcus</i> <i>Natronobacterium</i> |
| Archéobactéries sans paroi | Cellules pléomorphes sans paroi cellulaire. Thermoacidophiles et chimioorganotrophes. Aérobies facultatifs. La membrane plasmique contient une glycoprotéine riche en mannose et un lipoglycane. | <i>Thermoplasma</i> |
| Thermophiles extrêmes métabolisant S ^o | Bacilles Gram-négatifs, filaments ou coques. Thermophiles obligatoires (développement optimum à des températures comprises entre 70 et 105°C). Habituellement anaérobies stricts mais peuvent être aérobies ou aérobies facultatifs. Acidophiles ou neutrophiles, autotrophes ou hétérotrophes, la plupart métabolisent le soufre. Réduisent S ^o en H ₂ S en anaérobiose ; oxydent H ₂ S ou S ^o en H ₂ SO ₄ en aérobiose. | <i>Desulfurococcus</i> <i>Pyrodictium</i> <i>Pyrococcus</i> <i>Sulfolobus</i> <i>Thermococcus</i> <i>Thermoproteus</i> |

Sur la base de données sur les ARNr, la seconde édition du *Bergey* répartit les archéobactéries dans les phylums *Euryarchaeota* (du grec *eurus*, et *Achaïos*, ancien ou primitif) et *Crenarchaeota* (du grec *crene*, source ou fontaine, et *Achaïos*). Les euryarchéotes ont reçu ce nom parce qu'ils

occupent de nombreuses niches écologiques différentes et qu'ils offrent toutes une variété de patterns métaboliques. Le phylum des *Euryarchaeota* est très divers avec ses sept classes (*Methanobacteria*, *Methanococci*, *Halobacteria*, *Thermoplasmata*, *Thermococci*, *Archaeoglobi* et *Methanopyri*), ses neuf ordres et ses 15 familles. Les méthanogènes, les halophiles extrêmes, les réducteurs de sulfates, et les nombreux thermophiles extrêmes, au métabolisme dépendant du soufre, sont placés dans les *Euryarchaeota*. Les méthanogène constituent le groupe métabolique dominant.

On pense que les *Crenarchaeota* (Fig. 07) ressemblent à l'ancêtre des archéobactéries et à peu près toutes les espèces bien caractérisées sont thermophiles ou hyperthermophiles. Le phylum des *Crenarchaeota* ne comprend qu'une classe, les *Thermoprotei*, et trois ordres. L'ordre des *Thermoprotéales* contient des bâtonnets hyperthermophiles, Gram-négatifs, anaérobies ou facultatifs. Ils croissent souvent en chimiolithoautotrophie en réduisant le soufre en sulfure d'hydrogène. Les membres de l'ordre des *Sulfolobales* sont des thermoacidophiles en forme de coque. L'ordre des *Desulfurococcales* renferment des hyperthermophiles Gram-négatifs, coccoides ou en forme de disque. Ils croissent soit en chimiolithotrophie par oxydation de l'hydrogène, soit en organotrophie par fermentation ou respiration, le soufre servant alors d'accepteur d'électrons. La taxinomie des deux phylums va sans aucun doute subir encore des révisions, à mesure de la découverte d'autres organismes. Ceci est particulièrement vrai pour les crénarchéotes, parce qu'on a découvert des formes mésophiles dans les océans ; ces crénarchéotes pourraient constituer une fraction significative du picoplancton océanique.

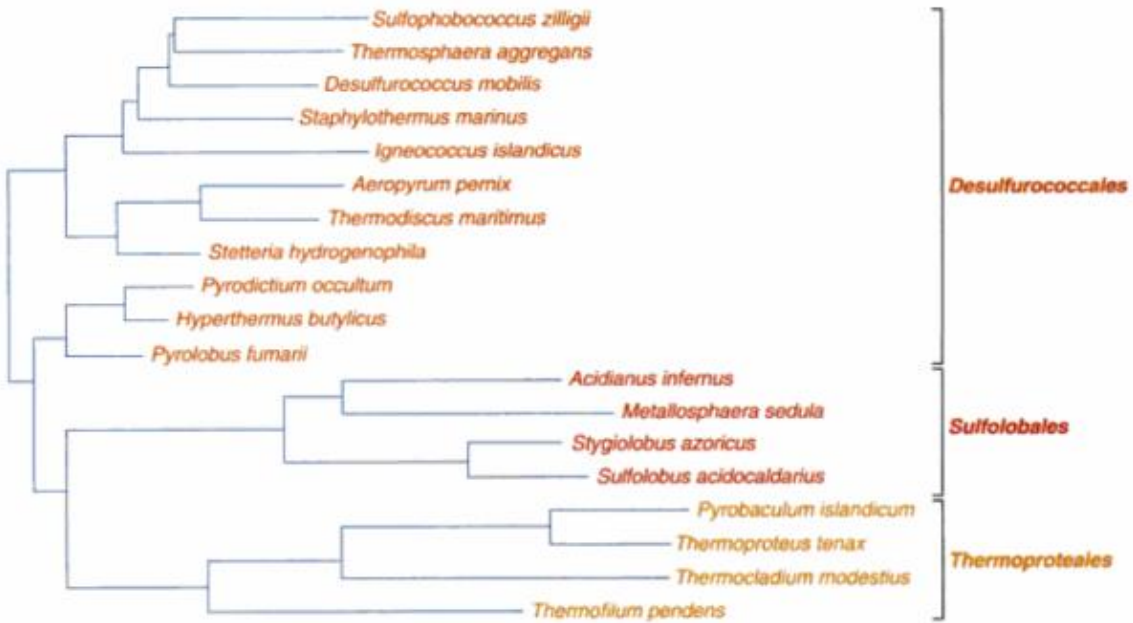


Figure 07: Phylum des *Crenarchaeota*
(un arbre phylogénétique pour les espèces de type créarchéote, construit à partir des données de l'ARNr16S. les trois ordres sont indiqués.