

VII. CINQ PHYLA D'ARCHAEA

3. Taxinomie

3.1. Phylum des *Crenarchaeota*

Comme mentionné précédemment, la plupart des crénarchéotes qui ont été isolés sont extrêmement thermophiles, et beaucoup sont acidophiles et dépendant du soufre. Le soufre peut être utilisé soit comme un accepteur d'électrons dans une respiration anaérobie, soit comme une source d'électrons par des lithotrophes. Ils sont presque tous des anaérobies stricts. Ils se développent dans l'eau chauffée géothermiquement ou dans des sols contenant du soufre élémentaire. Ces habitats sont parfois appelés solfatares. Ces archéobactéries peuvent être très thermophiles et sont souvent classées comme hyperthermophiles. L'exemple extrême est *Pyrodictium*, une archéobactérie isolée de fonds marins chauffés géothermiquement. La température minimale de croissance de *Pyrodictium* est de 82°C, l'optimale de 105°C et la maximale de 110°C. On trouve dans ce groupe des organotrophes comme des lithotrophes. Pour les lithotrophes, les sources d'électrons les plus communes sont le soufre et H₂. A présent, le phylum contient 69 genres ; deux des mieux étudiés sont *Thermoproteus* et *Sulfolobus*.

Les membres du genre *Sulfolobus* sont des archéobactéries sphériques irrégulièrement lobées, Gram-négatives, aérobies, dont l'optimum de température se situe aux environs de 70 à 80°C et l'optimum de pH entre 2 et 3 (Fig. 08a,b). Pour cette raison, on les classe comme thermoacidophiles, puisque c'est à pH acide et à température élevée qu'ils se développent le mieux. Leur paroi contient des lipoprotéines et des glucides mais dépourvue de peptidoglycane. Ils croissent comme des lithotrophes sur des granules de soufre dans des sources et des sols acides et chauds, ils oxydent le soufre en acide sulfurique. L'oxygène est l'accepteur normal d'électrons mais le fer ferrique peut être utilisé. Des sucres et des acides aminés comme le glutamate servent aussi de source de carbone et d'énergie.

Thermoproteus est un bâtonnet long et fin qui peut être courbé ou ramifié (Fig. 08c). Sa paroi cellulaire est faite de glycoprotéines. *Thermoproteus* est un anaérobie strict et se développe à des températures de 70 à 96°C et à des valeurs de pH entre 2.5 et 6.5. On le trouve dans des sources

chaudes et d'autres milieux aquatiques chauds riches en sulfures. Il peut se développer en organotrophie et oxyder le glucose, les acides aminés, les alcools et les acides organiques avec le soufre élémentaire comme accepteur d'électrons. En fait, *Thermoproteus* utilise une respiration anaérobie. Il se développe aussi comme chimiolithotrophe en utilisant H_2 et S^0 . Le monoxyde de carbone ou le CO_2 servent de source unique de carbone.

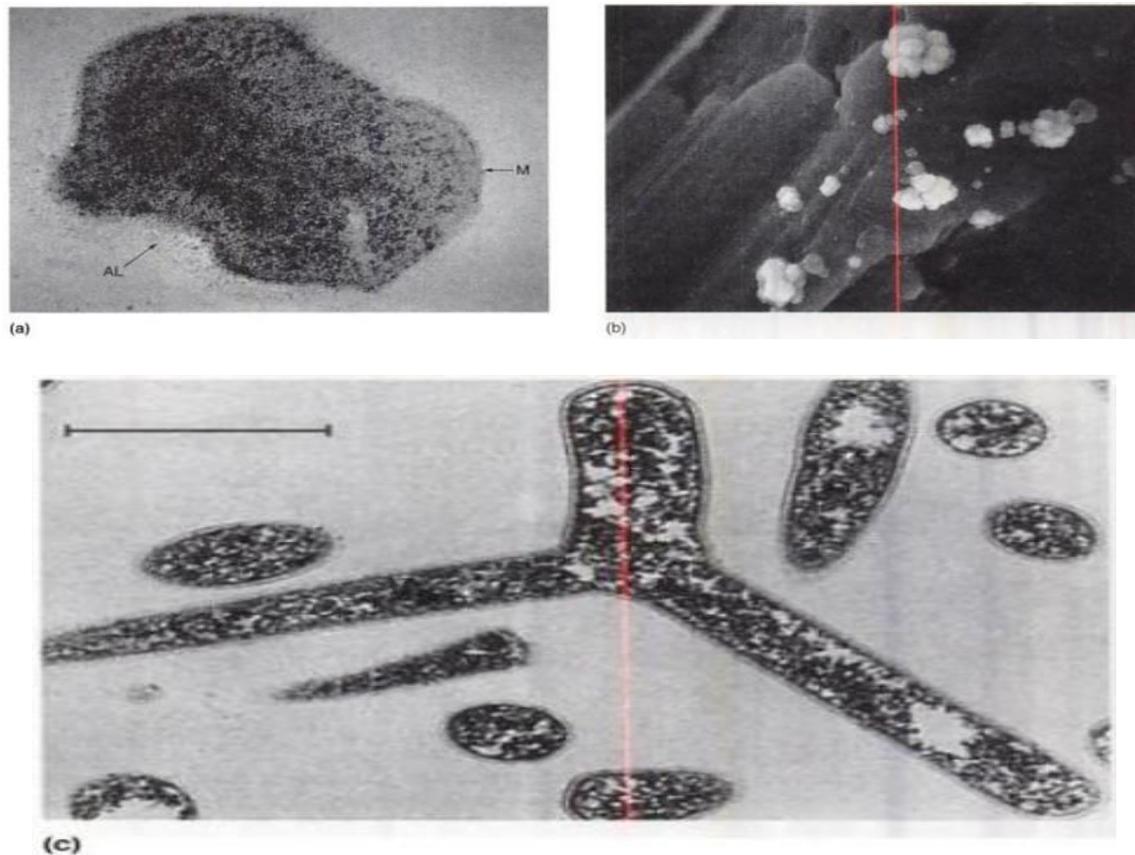


Figure 08: *Sulfolobus* et *Thermoproteus*.

(a) coupe mince de *Sulfolobus brierleyi*. La bactérie, d'environ $1\mu m$ de diamètre est entourée d'une couche amorphe (AL) au lieu d'une paroi bien définie ; la membrane plasmique (M) est clairement visible.

(b) image au microscope électronique à balayage d'une colonie de *Sulfolobus* se développant sur un minerai, la molybdénite (MOS_2) à $60^{\circ}C$. a pH 1.5 à 3, la bactérie oxyde le composé sulfuré du minerai en sulfate et solubilise le molybdène. (c) image au microscope électronique de *Thermoproteus tenax*. La barre = $1\mu m$.

3.2. Phylum des *Euryarchaeota*

Comme mentionné précédemment, les *Euryarchaeota* constituent un phylum très diversifié, comprenant de nombreuses classe, ordres et familles. Par souci de clarté, les cinq groupes

principaux que comptent les euryarchéotes seront examinés brièvement, en insistant sur leur physiologie et leur écologie.

3.2.1. Méthanogènes

Les méthanogènes sont des anaérobies stricts qui obtiennent l'énergie en convertissant CO_2 , H_2O , le formiate, le méthanol, l'acétate et d'autres substances en méthane ou méthane et CO_2 . Ils sont autotrophes s'ils se développent sur H_2 et CO_2 . C'est le plus grand groupe d'archéobactéries. Il comprend cinq ordres (*Methanobacteriales*, *Methanococcales*, *Methanomicrobiales*, *Methanosarcinales* et *Methanopyrales*) et 26 genres qui diffèrent fortement l'un de l'autre par la forme, la séquence de l'ARN 16S, la chimie et la structure de la paroi, les lipides membranaires et d'autres caractères. Par exemple, les méthanogènes construisent trois types différents de parois. Plusieurs genres ont des parois à pseudomuréine (Fig. 02), d'autres parois contiennent soit des protéines, soit des hétéropolysaccharides (Fig. 09, Tab. 02).

Un des groupes de méthanogènes les plus inhabituels est la classe des *Metanopyri*. Elle ne comprend qu'un ordre, les *Methanopyrales*, qu'une famille et d'un seul genre, *Methanopyrus*. Ce méthanogène en forme de bâtonnet, extrêmement thermophile, a été isolé d'une fontaine hydrothermale marine. *Methanopyrus kandleri* a son minimum de température à 48°C et son optimum à 98°C ; il croit jusqu'à 110°C (au-dessus du point d'ébullition de l'eau). *Methanopyrus* occupe la branche la plus ancienne des euryarchéotes.

Comme on peut le déduire de leur capacité de produire du méthane par voie anaérobie, le métabolisme des méthanogènes est particulier. Ces procaryotes contiennent plusieurs cofacteurs particuliers : la tétrahydrométhanoptérine (H_4MPT), le méthanofurane (MFR), la coenzyme M (acide 2-mercaptoéthanesulfonique), la coenzyme F_{420} et la coenzyme F_{430} (Fig. 10). Les trois premiers de ces cofacteurs portent l'unité C1 lorsque CO_2 est produit en CH_4 . F_{420} transporte des électrons et des hydrogènes tandis que F_{430} est un tétrapyrrole à nickel servant de cofacteur à la méthylréductase de la méthyl-CoM. On pense que le méthane est synthétisé selon la voie donnée à la figure 11. Il apparaît ainsi que la synthèse d'ATP est liée à la méthanogenèse par le transport d'électrons, une pompe à protons et un mécanisme chimiosmotique. Certains méthanogènes peuvent vivre de façon autotrophe en formant de l'acétyl-CoA à partir de deux molécules de CO_2 et en convertissant alors l'acétyl-CoA en pyruvate et en d'autres produits (Fig. 06).

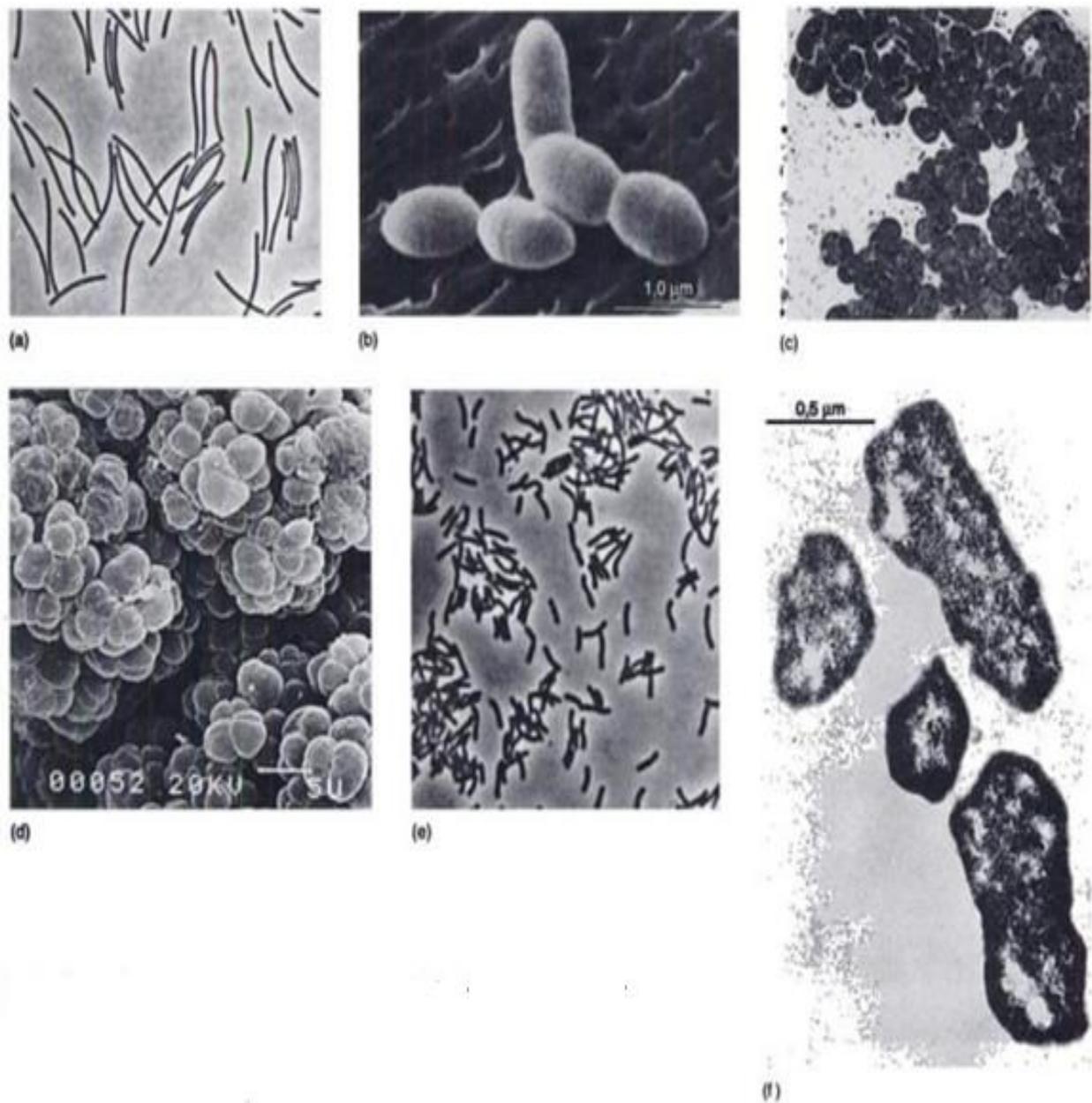


Figure 09: Sélection de méthanogènes.

(a) *Methanospirillum hungatei* ; contraste de phase (x 2000). (b) *Methanobrevibacter smithii*. (c) *Methanosarcina barkeri* d'un digesteur de boues ; microscopie électronique (x 600). (d) *Methanosarcina mazei* ; image microscope électronique à balayage. La barre = 5µm. (e) *Methanobacterium bryantii* ; contraste de phase (x 2000). (f) *Methanogenium marisnigri* ; image au microscope électronique à transmission (x 45000).

Tableau 02: Sélection de caractéristiques des genres représentatifs de méthanogènes.

Genre	Morphologie	GC (Moles %)	Composition de la paroi	Réaction de Gram	Mobilité	Substrats de la méthanogénèse
Ordre des <i>Methanobacteriales</i>						
<i>Methanobacterium</i>	Bâtonnets longs ou filaments	32-61	Pseudomuréine	+ variable	-	H ₂ + CO ₂ , formiate
<i>Methanothermus</i>	Bâtonnets droits ou légèrement incurvés	33	Pseudomuréine avec une couche S protéique externe	+	+	H ₂ + CO ₂
Ordre des <i>Methanococcales</i>						
<i>Methanococcus</i>	Coques irréguliers	29-34	Protéine	-	-	H ₂ + CO ₂ , formiate
Ordre des <i>Methanomicrobiales</i>						
<i>Methanomicrobium</i>	Bâtonnets courts incurvés	45-49	Protéine	-	+	H ₂ + CO ₂ , formiate
<i>Methanogenium</i>	Coques irréguliers	52-61	Protéine ou glycoprotéine	-	-	H ₂ + CO ₂ , formiate
<i>Methanospirillum</i>	Bâtonnets incurvés ou spirilles	45-50	Protéine	-	+	H ₂ + CO ₂ , formiate
<i>Methanosarcina</i>	Coques irréguliers, amas	36-43	Hétéropolysaccharides ou protéine	+ variable	-	H ₂ + CO ₂ , méthanol, méthylamines, acétate.

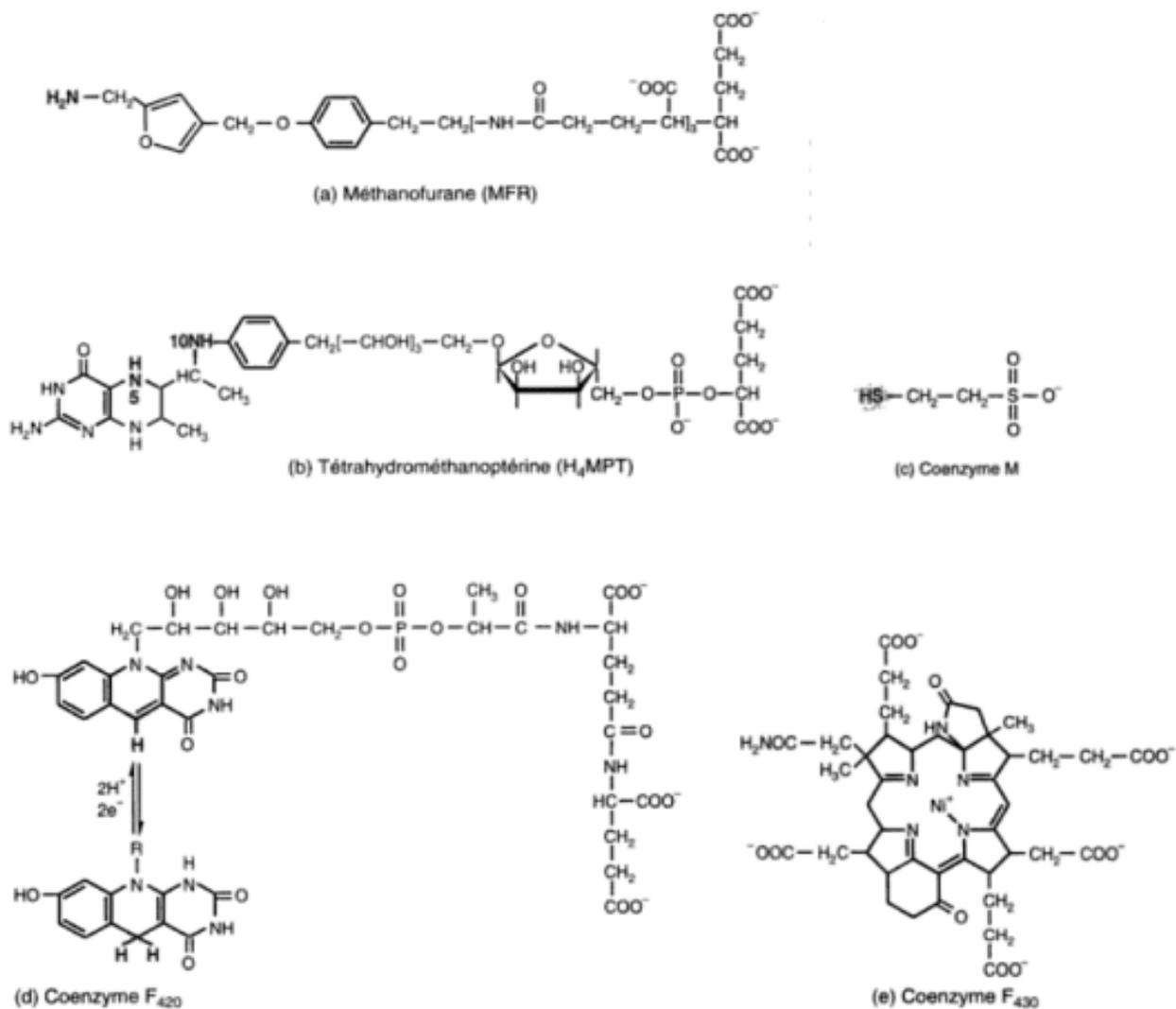


Figure 10: Coenzymes de méthanogènes.

La partie de F₄₂₀ (d) qui est réversiblement oxydée et réduite est en couleur. Le MFR (a), la H₄MPT (b) et la coenzyme M (c) transportent des unités à un carbone au cours de la méthanogénèse (MFR et MPT participent aussi à la synthèse de l'acétyl-CoA). Les endroits où les unités carbonées sont attachées sur les azotes 5 et 10 de la même façon que la coenzyme tétrahydrofolate. La coenzyme F₄₃₀ (e) est une coenzyme de la méthyl-CoM méthyltransférase.

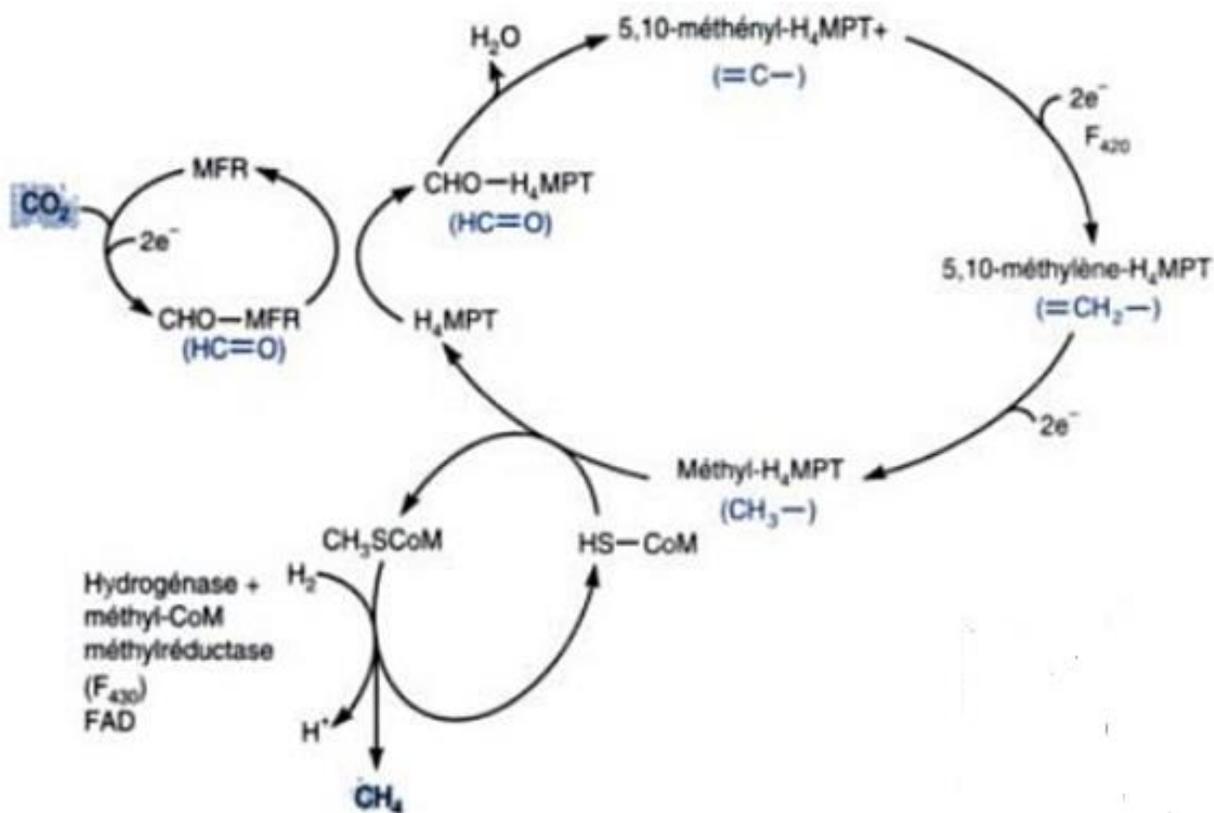


Figure 11: Synthèse du méthane.

Voie de synthèse de CH_4 à partir de CO_2 chez *M. thermoautotrophicum*. Abréviations pour les cofacteurs : méthanoptérine (MPT), méthanofurane (MFR) et acide 2-mercaptoéthanesulfonique ou coenzyme M (CoM). La nature des intermédiaires carbonés conduisant du CO_2 au CH_4 sont indiqués entre parenthèse.

Les méthanogènes prospèrent dans les environnements anaérobies riches en matières organiques : le rumen et l'intestin des animaux, les sédiments marins ou d'eau douce, les marais et les marécages, les sources chaudes, les digesteurs de boues anaérobies et même à l'intérieur de protozoaires anaérobies. La méthanogenèse peut être un problème écologique. Le méthane absorbe les radiations infrarouges, c'est donc un gaz à effet de serre. Il est prouvé que les concentrations atmosphériques en méthane ont augmenté durant les 200 dernières années. La production de méthane pourrait augmenter de façon significative la température future du globe.

Les bactéries méthanogènes ont potentiellement une grande importance pratique car le méthane est un combustible propre et une excellente source d'énergie. Depuis de nombreuses années, des stations d'épuration des eaux usées ont utilisé le méthane qu'elles produisaient comme source d'énergie pour le chauffage et l'électricité. Les micro-organismes d'un digesteur anaérobie

dégraderont des déchets particuliers, comme des boues d'épuration, en H₂, CO₂ et acétate. Les méthanogènes réducteurs de CO₂ forment CH₄ à partir de CO₂ et H₂ tandis que les méthanogènes acétoclastes clivent l'acétate en CO₂ et CH₄. A peu près deux tiers du méthane produit par un digesteur anaérobie provient de l'acétate. Un kilo de matière organique peut fournir jusqu'à 600 litres de méthano-gène une source importante d'énergie non polluante.

3.2.2. Halobactéries

Les halophiles extrêmes ou halobactéries, classe des *Halobacteria*, constituent un autre groupe majeur des archéobactéries, actuellement composé de 15 genres dans une seule famille, les *Halobacteriaceae* (Fig. 12). Il s'agit de chimiohétérotrophes, aérobies, à métabolisme respiratoire et exigeant des éléments nutritifs complexes, généralement des protéines et des acides aminés pour leur développement. Les espèces sont soit non mobiles, soit mobiles avec des flagelles lophotriches.

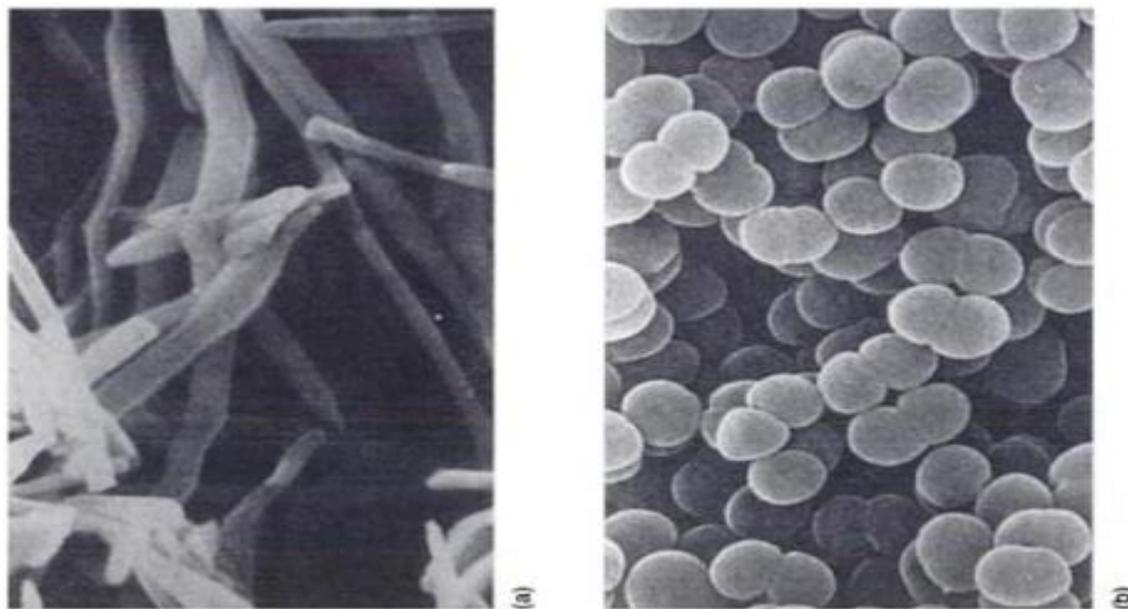


Figure 12: Exemples d'halobactéries.

(a) *Halobacterium salinarium*. Une jeune culture contenant de longs bâtonnets. **(b)** *Halococcus morrhuae*, image au microscope électronique à balayage. La barre = 1µm.

Le trait distinctif le plus marquant de cette famille est sa dépendance absolue envers une concentration élevée en NaCl. Ces procaryotes demandent au moins 1.5 M NaCl (environ 8% p/v) et ont généralement un optimum de croissance aux environs de 3 à 4 M NaCl (17 à 23%). Ils

pourront croître à des concentrations salines approchant la saturation (environ 36%). La paroi de *Halobacterium* est tellement dépendante de la présence de NaCl qu'elle se désintègre lorsque la concentration en NaCl descend sous 1.5M. Ainsi, les halobactéries ne se développeront que dans des habitats à haute salinité, tels les marais salants et les lacs salés comme la Mer Morte. Ils se développent aussi dans des produits alimentaires comme du poisson salé et les avariés. Les halobactéries ont souvent une pigmentation rouge à jaune à cause des caroténoïdes qu'elles utilisent probablement comme protection contre la lumière forte du soleil. Elles peuvent atteindre de tels niveaux de population que les lacs salés, les marais ou les saumures de poissons deviennent réellement rouges.

Le membre le mieux étudié de la famille est probablement *Halobacterium salinarium* (*H. halobium*). Ce procaryote est particulier car il peut capter l'énergie lumineuse par photosynthèse en l'absence de chlorophylle. En présence de concentrations faibles en oxygène, certaines souches d'*Halobacterium* synthétisent une membrane cellulaire modifiée appelée la **membrane pourpre**, qui contient une protéine, la bactériorhodopsine. L'ATP est produite suivant un mode unique de photosynthèse sans la participation de bactériochlorophylle, ni de chlorophylle. *Halobacterium* possède en fait quatre rhodopsines, chacune de fonction différente. Comme déjà mentionné, la bactériorhodopsine assure un transfert de protons vers l'extérieur, qui sert à la synthèse d'ATP.

La halorhodopsine utilise l'énergie lumineuse pour transporter des ions chlorure dans la cellule et maintenir une concentration intracellulaire en KCl de 4 à 5M. Enfin, il y a deux rhodopsines qui agissent comme photorécepteurs, une pour la lumière rouge et l'autre pour la lumière bleue. Elles contrôlent l'activité flagellaire pour positionner l'organisme à la profondeur d'eau optimale. *Halobacterium* se déplace vers un niveau d'intensité lumineuse élevée, mais où la lumière ultraviolette n'est pas suffisamment forte pour être létale.

3.2.3. Thermoplasmes

Les procaryotes de la classe des *Thermoplasmata* sont des thermoacidophiles dépourvus de la paroi cellulaire. Actuellement, deux genres seulement, *Thermoplasma* et *Picrophilus*, sont connus. Ils sont suffisamment différents l'un de l'autre pour être placés dans des familles séparées, les *Thermoplasmataceae* et les *Picrophilaceae*.

Thermoplasma se développe dans des rejets de mines de charbon. Ces rejets contiennent de grandes quantités de pyrite (FeS), qui est oxydée en acide sulfurique par les bactéries chimiolithotrophes. En conséquence, ces déchets deviennent très chauds et acides. C'est un habitat idéal pour *Thermoplasma* puisque sa croissance est optimale entre 55 et 59°C et à un pH de 1 à 2. Bien que dépourvu de paroi, il possède une membrane plasmique renforcée par une grande quantité de tétraéthers de diglycérol, de lipopolysaccharides et de glycoprotéines. L'ADN de cet organisme est stabilisé par une association avec une protéine spéciale de type histone qui condense l'ADN en particules ressemblant aux nucléosomes eucaryotes. A 59°C, *Thermoplasma* a la forme d'un filament irrégulier tandis qu'il est sphérique à des températures plus basses (Fig. 13). Les cellules peuvent être flagellées et mobiles.

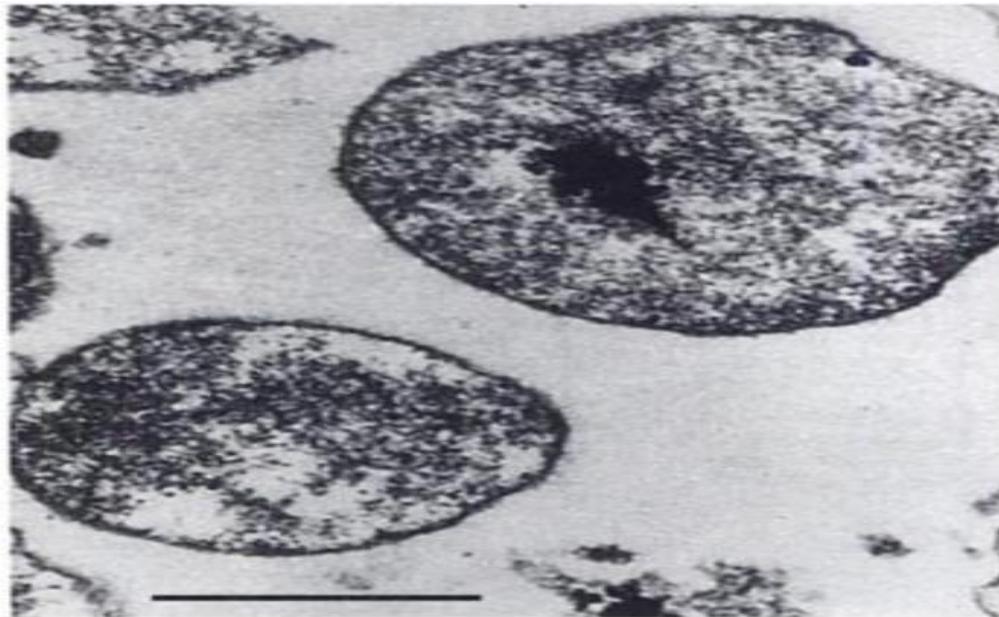


Figure 13: *Thermoplasma*

Picrophilus est encore plus inhabituel que *Thermoplasma*. Il a été isolé pour la première fois au Japon, dans des champs solfatarieus de chaleur modérés. Bien que dépourvu d'une paroi cellulaire normale, *Picrophilus* possède une couche S, extérieure à sa membrane plasmique. Les cellules sont des coques de forme irrégulière, d'environ 1 à 1.5µm de diamètre et présentent dans leur cytoplasme, de grandes cavités qui ne sont pas limitées par une membrane. *Picrophilus* est aérobic et croit entre 47 et 65°C, avec un optimum à 60°C. C'est dans ses exigences en pH qu'il

est le plus remarquable. Cet organisme ne se développera qu'à des pH inférieurs à 3.5 et son optimum de croissance se situe à pH 0.7. En fait, il croit pratiquement à pH0!

3.2.4. Thermophiles extrêmes métabolisant S°

Ce groupe physiologique correspond à la classe des *Thermococci*, qui compte un seul ordre, les *Thermococcales*. Les *Thermococcales* sont des anaérobies strictes et peuvent réduire le soufre en sulfure. Elles sont mobiles par flagelles et les températures optimales pour leur croissance vont de 88 à 100°C environ. L'ordre ne contient qu'une famille et deux genres, *Thermococcus* et *Pyrococcus*.

3.2.5. Archéobactéries réductrices de sulfates

Les archéobactéries réductrices de sulfates se trouvent dans la classe des *Archaeoglobi* et l'ordre des *Archaeoglobales*. Cet ordre ne compte qu'une famille et un genre. *Archaeoglobus* contient des cellules faites de sous-unités glycoprotéiques.

Il peut capter des électrons d'une variété de donneurs d'électrons (ex. H₂, lactate, glucose) et réduire les sulfates, les sulfites ou les thiosulfates en sulfure. *Archeoglobus* est extrêmement thermophile (son optimum est d'environ 83°C) et est isolé de fontaines hydrothermales marines. Au contraire d'autres archéobactéries, ce n'est pas seulement la capacité de réduire le sulfate, qui rend cet organisme particulier, mais il possède aussi les coenzymes des méthanogènes comme F₄₂₀ et la méthanoptérine.