

In Les archées, micro-organismes du troisième domaine du vivant
1. Découverte, évolution et diversité des archées. Chapitre 4. pp.
161-215

2024,

Eds Béatrice Clouet-d'Orval, Bruno Franzetti, Philippe Oger

ISBN 978789481686 / 9781789491685

<https://archimer.ifremer.fr/doc/00897/100931/>

Archimer
<https://archimer.ifremer.fr>

Archées : habitats et physiologies associées

Alain Karine ¹, Cozannet Marc ¹, Allieux Maxime ¹, Thiroux Sarah ¹, Hartunians Jordan ¹

¹ Univ Brest, CNRS, IFREMER, IRP 1211 MicrobSea, Unité Biologie et Ecologie des Ecosystèmes marins Profonds BEEP, F-29280 Plouzané, France

Abstract :

Les archées peuplent tous les biotopes de la planète, qu'ils soient aquatiques, terrestres ou atmosphériques, avec des paramètres physico-chimiques "ordinaires" ou extrêmes. Elles colonisent les habitats naturels, les microbiomes animaux et les environnements créés par l'activité humaine. Dès lors que l'on approche des conditions physico-chimiques limites de la vie, elles semblent dominer la biomasse présente. Elles sont abondantes dans certains biotopes et jouent des rôles cruciaux dans le fonctionnement de nombreux écosystèmes.

Mots-clés : habitat, extrémophile, culture, limite de la vie, métabolisme

4.1. Introduction

Les archées sont largement répandues au sein des écosystèmes planétaires et sont présentes dans tous les biotopes. Elles peuplent un vaste éventail d'habitats aquatiques, terrestres et atmosphériques, où elles constituent parfois une fraction importante des communautés microbiennes, représentant ponctuellement jusqu'à 20 % de la biomasse des micro-organismes totaux (DeLong et Pace 2001).

Détectées dès 1776 dans des marécages, par le physicien et chimiste Alessandro Volta, les archées n'ont été identifiées comme telles qu'en 1977, suite aux travaux de Carl Woese et George Fox sur les ARNs ribosomiques (Woese et Fox 1977). À la fin des années 1970, les archées connues comprenaient principalement des espèces extrémophiles, c'est-à-dire accomplissant leur cycle biologique aux limites extrêmes de la vie, dans des conditions environnementales mortelles pour la plupart des êtres vivants. Ces archées comprenaient des archées méthanogènes – produisant du méthane (CH₄) dans des conditions anaérobies –, des archées halophiles – se développant dans des milieux hypersalés –, et des archées thermoacidophiles – se développant à des températures élevées et en conditions acides. Durant une quinzaine d'années, les archées ont donc été associées, dans l'esprit collectif aux environnements extrêmes (figures 4.1 et 4.3). Des années durant, les recherches d'archées se sont ainsi focalisées sur les environnements les plus hostiles de la planète. Des archées ont tour à tour été isolées de lacs salés, de sources hydrothermales océaniques profondes, de sources géothermales terrestres, de solfatares ou de lacs de soude. Plus tard, au début des années 1990, les méthodes moléculaires s'affranchissant d'une étape de mise en culture ont révélé que ces micro-organismes étaient plus vastement distribués que présumé et non pas strictement inféodés aux environnements extrêmes. Des archées se développant dans des conditions plus ordinaires ont ainsi été mises en évidence au sein d'habitats tels que le sol, l'océan ou les lacs d'eaux douces. Aujourd'hui, on sait qu'elles sont ubiquistes. Elles sont également présentes dans le microbiome humain (exemple intestin, peau, systèmes oraux et respiratoires) et sont, pour certaines, associées à des infections ou des allergies (Bang et Schmitz 2015).



Figure 4.1. Photographies d'environnements extrêmes hébergeant des archées

COMMENTAIRE SUR LA FIGURE 4.1.– a) Banquise : un écosystème peuplé d'archées psychrophiles (Islande, © A. Postec), b) Permafrost : sol gelé habité par plusieurs lignées d'archées méthanogènes (© A. Postec), c) Étang gelé, favorable au développement d'archées psychrophiles (parc Wanuskewin Heritage, Canada, © M. Allieux), d) Solfatare, hébergeant des archées thermophiles et acidophiles (Islande, © S. Thiroux), e) Fumerolles, caractérisées par de plus faibles rejets en sulfure d'hydrogène, en fluorure d'hydrogène et dioxyde de soufre que les solfatares, et abritant des thermophiles (Islande, © S. Thiroux), f) Source chaude propice au développement d'archées thermophiles et thermotolérantes (Chine, © K. Alain).

Cette dernière décennie a vu de nouvelles avancées dans la connaissance de la diversité des archées, de leur phylogénie, de leurs métabolismes, et de leurs capacités physiologiques potentielles, grâce à l'évolution spectaculaire des méthodes de reconstruction génomique à partir de métagénomes ou de *single cell genomes*, et à l'exploration d'environnements non étudiés. En 2016, 26 *phyla* d'archées étaient ainsi identifiés, mais seuls 13 possédaient des représentants isolés en culture clonale (Hug *et al.* 2016). Pourtant, pour beaucoup d'entre eux, des hypothèses physiologiques ont pu être avancées en analysant les séquences codantes de génomes reconstruits en fonction de leurs contextes communautaires et écosystémiques. Aujourd'hui, il est évident que de par leur large répartition environnementale, leurs activités métaboliques et/ou leur abondance, les archées jouent des rôles-clés dans les environnements naturels. Dans ce chapitre, nous proposons de décrire les différents habitats peuplés par les archées, en commençant par les plus extrêmes. Puis, nous présenterons dans un second temps leurs environnements les plus communs. Pour chaque habitat, les principaux *taxa* et les types métaboliques associés seront cités. Dans la mesure du possible, ils seront également mis en regard des paramètres environnementaux. La troisième et dernière partie du chapitre introduira les lignées d'archées ne présentant à ce jour aucun membre cultivé et exposera les hypothèses physiologiques les concernant.

4.2. Les archées des habitats extrêmes : les extrémophiles

Les archées sont donc omniprésentes dans les environnements les plus extrêmes et les plus hostiles de la planète tels que les habitats où les températures sont proches de 0 °C, voire négatives, et ceux où les températures sont très élevées, parfois supérieures à 100 °C. Elles peuplent aussi des sites caractérisés par des pH très acides, très alcalins, ayant des salinités très importantes, ou encore soumis à des radiations ou de fortes pressions hydrostatiques (tableau 4.1) (figures 4.1 et 4.2). Si certaines archées ne font que tolérer les conditions de vie difficiles de leur habitat, beaucoup les requièrent pour pouvoir se développer. Cette section introduit les archées extrémophiles dans le contexte des environnements où elles sont présentes. Elle met aussi l'accent sur leurs types métaboliques, en relation avec les sources de carbone, d'énergie et les accepteurs d'électrons présents dans leurs environnements naturels.

4 Habitats des archées et physiologies associées

Environnements	Température (°C)	pH	Pression (MPa)	Salinité (% NaCl)	Remarques
Lac de soude	- 0,5 - 83	6,9 - 11,2	Nr	0,64 - 37,1	Un pH record de 11,2 a été relevé pour le lac Magadi (Kenya).
Sources chaudes terrestres/eaux géothermales	15 - 270	0,02 - 9,8	0,1 - 7,2	0,0002 - Saturation	7,2 MPa mesuré pour une source d'eau géothermale de la faille Moxi (Chine).
Sources hydrothermales océaniques profondes	< 1 - 464	4 - 11	2,1 - 50,7	0,1 - 8	Une température record (inférieure à 1 °C) a été mesurée pour le fluide hydrothermal d'un arc volcanique de la fosse des Mariannes.
Plancher océanique profond et fosses	- 1,9 - 13,8	7,3 - 8,1	2,1 - 112	3,4 - 3,9	13,8 °C mesurés pour des eaux marines profondes de la mer Méditerranée. Sédiments soumis à la géothermie non pris en compte.
Bassins hypersalés profonds anoxiques	10 - 65	5,4 - 8,6	2,1 - 40,5	4 - 50	Inclut les bassins thalassiques (NaCl dominant) et athalassiques (MgCl ₂ dominant).
Environnements polaires	- 98,6 - 24,3	4,6 - 9,8	0,1 - 35,5	0 - 40,2	35,3 MPa mesuré pour le lac Vostok en Antarctique.
Écosystèmes de subsurface	3,25 - < 400	~ 1 - 12,8	< 800	0,05 - Saturation	400 °C : température maximale théorique de la limite croûte terrestre / manteau 800 MPa : pression la plus élevée, estimée à la collision entre les plaques indienne et eurasiatique.
Déserts	- 19,4 - 70	6,8 - 10	Nr	0,02 - 30,8	N'inclut pas les déserts polaires.

Drainages miniers	1 - 47	~ 3,6 - 13,3	6 - 14	0,008 - 7,6	Une pression de 14 MPa mesurée au niveau de la mine de Pyhäsalmi (Finlande).
Serpentinites	10 - 365	2,8 - 12,6	< 900	0,03 - 49,68	Inclut les sites de serpentinitisation marins et terrestres.

Tableau 4.1. Caractéristiques environnementales des habitats microbiens extrêmes
Traduit de (Merino *et al.* 2019a, 2019b). Nr = non reporté

4.2.1. Les psychrophiles

La majorité de la biosphère terrestre est froide, soumise à des températures inférieures à 5 °C (Feller 2017). Celle-ci est peuplée de micro-organismes appelés psychrophiles, c'est-à-dire adaptés à la vie aux (très) basses températures (Cavicchioli 2016). De façon générale, les psychrophiles sont capables de se développer à des températures allant de valeurs négatives à + 20 °C (Banerjee *et al.* 2016). Deux types de psychrophiles peuvent être distingués suivant leur tolérance plus ou moins importante au froid : les sténopsychrophiles et les eurypsychrophiles (Bakermans 2012 ; Cavicchioli 2016 ; Raymond-Bouchard *et al.* 2018). Les eurypsychrophiles ont une tolérance large et peuvent se développer de températures négatives jusqu'à + 20 °C. Les sténopsychrophiles, eux, se développent dans une gamme étroite (Δ 10 °C) de basses températures. Les bactéries psychrophiles ont été beaucoup étudiées alors que peu d'informations sont disponibles sur les archées des milieux froids ou glaciaires. Les environnements associés à cette biosphère sont nombreux, allant des mers profondes, aux pôles arctiques et antarctiques et leurs océans, jusqu'aux zones de permafrost ou encore aux environnements de hautes montagnes.

Les températures au fond des océans sont souvent inférieures à 4 °C (voir section 4.2.6). Des archées psychrophiles et piézophiles, taxonomiquement affiliées aux *Thaumarchaeota* (nommées précédemment *Crenarchaeota* du « Marine group I ») et aux *Haloarchaea* du groupe IV, sont retrouvées dans ces environnements profonds (Bakermans 2012).

La Terre possède également à ses pôles des environnements glaciaires étendus : l'Arctique et l'Antarctique. L'exploration de leurs océans a permis l'isolement d'archées appartenant aux *Thaumarchaeota* et aux *Candidatus* « *Thalassoarchaea* » (*Euryarchaeota*) (Bakermans 2012). La température de l'eau dans ces océans varie entre - 1,9 °C et + 5 °C. Des lacs retrouvés sous les glaciers en Antarctique sont formés grâce au réchauffement géothermique des roches du dessous. L'épaisseur du glacier influence la pression *in situ* qui peut être élevée et ainsi abaisser

le point de fusion de la glace, permettant à l'eau de demeurer à l'état liquide même à des températures négatives. L'Antarctique renferme plus d'une centaine de lacs subglaciaires, dont le plus connu est le lac Vostok, de 15 690 km² de superficie et 344 m de profondeur moyenne. Des haloarchées anaérobies ainsi que les toutes premières archées méthanogènes psychrophiles connues, *Methanococoides burtonii* (eurypsychrophile) et *Methanogenium frigidum* (sténopsychrophile), ont été isolées de cette région polaire, à partir d'échantillons issus du lac Ace (Siddiqui *et al.* 2013 ; Bowman 2017). Des archées appartenant aux *Thaumarchaeota* (anciennement *Marine Group – I*, MG-I) et aux *Candidatus « Izemarchaea »* (anciennement *Marine Benthic Group D*) sont également retrouvées au niveau des sédiments marins polaires (Bakermans 2012).

La banquise est un environnement froid particulier pour les psychrophiles, caractérisé par un état semi-solide et des gradients de températures et de salinité (figure 4.1.A). En effet, lors de sa formation, les sels dissous sont expulsés de la matrice solide. Des « veines », où l'eau liquide transite, se forment également en son sein en fonction de la température, fluctuante. La température peut notamment y descendre jusqu'à – 35 °C. La salinité, elle, peut atteindre 14,5 % à – 10 °C alors qu'elle n'est que de 3,4 % à – 1,9 °C. Les veines de cette banquise comportent de fortes concentrations de matière organique dissoute permettant le développement de nombreux micro-organismes psychrophiles et halotolérants. Peu d'archées ont été isolées de cet environnement puisqu'elles ne représentent que 0 à 3 % du nombre total de cellules. Ce sont majoritairement des bactéries qui ont pu être cultivées à partir de banquises (Cayol *et al.* 2015).

Les glaciers retrouvés majoritairement au Groenland et en Antarctique renferment environ 80 % de l'eau douce de la Terre. Leur épaisseur varie de quelques mètres à 4 km. La glace les composant est formée par la compression de la neige et renferme des veines liquides. Les glaciers les plus anciens pourraient conserver des espèces ancestrales de micro-organismes (Cayol *et al.* 2015) (figure 4.1.A).

Les zones de permafrost sont des sols où la température est inférieure à 0 °C depuis au moins deux années consécutives ; elles sont également considérées comme des réservoirs de souches microbiennes anciennes (figure 4.1.B). Elles occupent environ 20 % de la surface terrestre. Une vie microbienne active y a été détectée à des températures entre – 20 °C et 0 °C avec l'observation d'activité d'oxydation de composés organiques et de fixation du CO₂. Des archées méthanogènes – dont certaines halophiles (voir section 4.2.5) – ont notamment été isolées de ces environnements singuliers. Celles-ci comprennent des *Methanomicrobiaceae*, des *Methanosarcinaceae* et des *Methanosaetaceae* (Margesin et Miteva 2011 ; Cayol *et al.* 2015). Il est intéressant de noter qu'à ces faibles températures, l'activité de méthanogenèse augmente avec la profondeur du sol. Des séquences génétiques affiliées aux *Thaumarchaeota* ont également été détectées dans le permafrost sibérien.

La neige et les sédiments retrouvés dans les environnements de hautes montagnes, quant à eux, abritent des psychrophiles tels que *Methanobolus psychrophilus* (*Methanosarcinales*) par exemple (Bowman 2017).

Il est important de souligner que les archées méthanogènes sont présentes dans les environnements froids et notamment au niveau de la cryosphère (figure 4.1.C). La fonte des glaces libère une quantité non négligeable de méthane (CH_4) dans l'atmosphère. Ainsi, les estimations indiquent que 0,2 à 2,5 Gt du carbone contenu dans le permafrost a été relargué sous forme de méthane et de dioxyde de carbone depuis 60 ans (Anthony *et al.* 2016). Le méthane est un gaz à effet de serre 25 fois plus puissant que le dioxyde de carbone en potentiel de réchauffement global et il est responsable d'environ 20 % du réchauffement global actuel. Les émissions de méthane sont d'environ 500 à 600 Tg par an, et la majorité de ces émissions est le résultat de la méthanogénèse d'origine archéenne (environ 70 %) (Lyu *et al.* 2018). La fonte des glaces va potentiellement libérer des micro-organismes, dont des méthanogènes, contribuant ainsi encore davantage au réchauffement global de la planète.



Figure 4.2. Photographies d'environnements extrêmes hébergeant des micro-organismes

COMMENTAIRE SUR LA FIGURE 4.2.– a) Geysers, abritant notamment des thermophiles (© A. Grosche), b) Cheminée hydrothermale sous-marine où vivent des archées thermophiles et piézophiles (© Ifremer, Bicoise), c) Composteurs organiques où les températures élevées sont propices à la croissance d'archées thermophiles (© M. Cozannet), d) Volcan de boue, peuplé d'archées méthanotrophes et méthanogènes (volcan de boue Paclele Mici, Roumanie, © K. Alain), e) Marais salants : écosystèmes favorables au développement d'archées halophiles (Guérande, France, © E. Vince), f) Conserves alimentaires stérilisées par irradiation, desquelles des micro-organismes radiotolérants ont été isolés (© M. Cozannet).

4.2.2. Les thermophiles/hyperthermophiles

Les micro-organismes se développant à haute température sont connus depuis les années 1960 avec les travaux de Thomas D. Brock et son équipe. Dès 1967, ces derniers ont isolé des micro-organismes avec des *optima* de croissance supérieures à 75 °C depuis des sources chaudes du parc national de Yellowstone (États-Unis). L'étude de ces micro-organismes s'est par la suite développée et des souches telles que *Pyrolobus fumarii* (*Thermoproteota*) et *Methanopyrus kandleri* (*Methanopyrales*) présentant une croissance optimale à respectivement 106 °C et 105 °C, ont pu être décrites (Blöchl *et al.* 1997 ; Takai *et al.* 2008). Il est à noter que l'immense majorité des organismes hyperthermophiles sont des archées.

Les (hyper)thermophiles sont donc capables de proliférer et de coloniser des habitats où les températures dépassent 45 °C. Ces environnements caractérisés par des températures élevées comprennent des milieux chauds naturels et des environnements associés aux activités humaines. Ces environnements sont largement repartis sur la planète et peuvent être marins ou terrestres.

Ce sont le plus souvent des environnements associés à des zones tectoniques actives engendrant des activités de volcanisme terrestre ou sous-marin (Chaban *et al.* 2006 ; Mehta et Satyanarayana 2013). Parmi les sites chauds continentaux, des sources chaudes terrestres de différents types permettent la vie à haute température : les fumerolles, les solfatares et les geysers (figures 4.1.D, 4.1.E, 4.1.F, 4.2.A). Leurs formations sont le résultat de mouvements de la croûte terrestre, par des processus relativement similaires (Nordstrom *et al.* 2000 ; Colman *et al.* 2018) : il y a tout d'abord une infiltration d'eau dans la croûte terrestre et cette eau va se réchauffer à l'approche d'une source de chaleur (exemple : roches magmatiques), puis lessiver les roches alentour et se charger en minéraux et gaz avant de rejaillir en surface sous l'effet de la pression.

Les solfatares (figure 4.1.D) se distinguent des fumerolles par leurs fortes concentrations en sulfure d'hydrogène (H₂S), en fluorure d'hydrogène (HF) et en dioxyde de soufre (SO₂) et par l'accumulation de métaux dans le sol environnant (Nordstrom *et al.* 2000). La vapeur dégagée va se condenser pour former de petites mares acides propices au développement de micro-organismes acidophiles. Les solfatares sont le plus souvent regroupés en champ comprenant sols, eaux de surface et boues chauffées. Les plus connus se situent en Italie (Solfatare, Vulcano), en Papouasie-Nouvelle-Guinée (Lihir), au Japon (Tsurumi) ou encore en Islande. Ils hébergent des archées, dépendantes du soufre, affiliées aux genres *Sulfolobus* et *Acidianus* (*Thermoproteota*) pour la plupart.

La formation des geysers (figure 4.2.A) ou sources chaudes terrestres résulte de la percolation d'eaux souterraines jusqu'à la surface terrestre. Dans les geysers, l'eau est éjectée à la surface à intervalles plus ou moins réguliers, lorsque la pression qui permet la remontée de ces eaux est très forte. Si les geysers sont des formations rares localisées au niveau de zones volcaniques, les sources chaudes terrestres sont très répandues (Mehta et Satyanarayana 2013). À titre d'exemple, on en trouve dans le parc naturel de Yellowstone (États-Unis), au niveau du site de Dallol dans la dépression du Danakil (Éthiopie/Érythrée), au Japon, en Chine, en Malaisie, aux Philippines ou encore en Islande. Les principales lignées d'archées peuplant ces écosystèmes sont affiliées aux *Sulfolobales* (*Thermoproteota*) et aux *Thermoplasmatales* (*Thermoplasmata*). Des signatures moléculaires de *Korarchaeota*, d'Arman (*Archaeal Richmond Mine Acidophilic Nanoorganisms*), ou encore des séquences affiliées au phylum candidat *Ca. «Geoarchaeota»* ont également pu être mises en évidence dans certaines sources chaudes de Yellowstone (Reigstad *et al.* 2010 ; Kozubal *et al.* 2013 ; Colman *et al.* 2018). Les données disponibles sur ces nouvelles lignées semblent indiquer qu'elles sont parfois acidophiles (Colman *et al.* 2018).

Les volcans de boue se forment suite à une accumulation de gaz (méthane, dioxyde de carbone, diazote, vapeur d'eau) en profondeur puis leur émission sous forme d'argiles semi-liquides et de matrices boueuses enrichies en gaz, lorsque la cohésion des sédiments/roches au-dessus du réservoir n'est plus suffisante (figure 4.2.D). Les volcans de boue sont retrouvés dans les environnements terrestres et marins, notamment dans des zones de compression/subduction, ou dans les deltas de fleuves à forts taux de sédimentation. Ces structures géologiques sont caractérisées par l'épanchement de boues, très souvent chargées en hydrocarbures ou en sels, parfois acides, et parfois chaudes. Dans ce dernier cas, le développement d'archées thermophiles y est favorable.

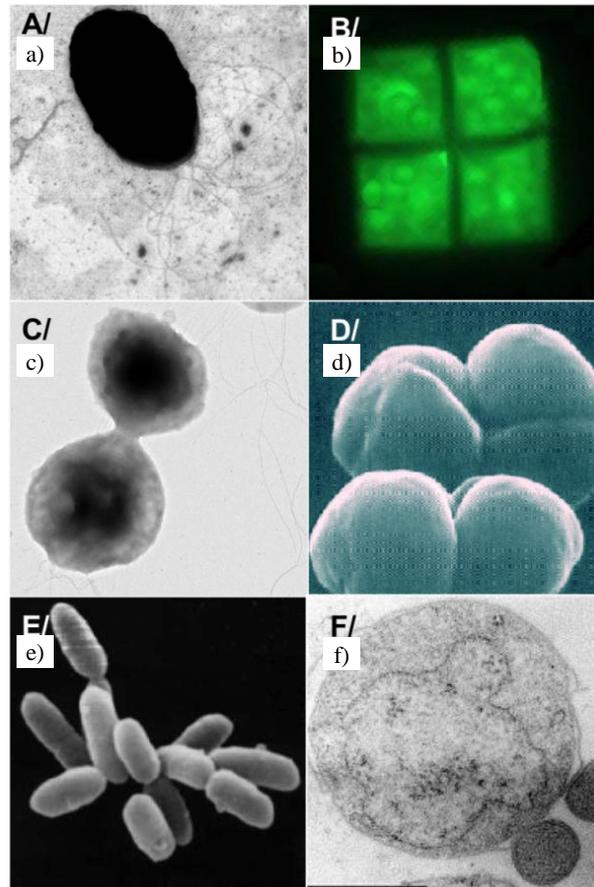


Figure 4.3. Microphotographies d'archées vivant dans des environnements extrêmes ou non extrêmes

COMMENTAIRE SUR LA FIGURE 4.3.– a) *Pyrococcus yayanosii*, une archée hyperthermophile et piézophile obligatoire d'origine hydrothermale (© UMR 6197, LM2E), b) *Haloquadratum walsbyi*, une archée halophile phototrophe provenant d'un lac de saumure, c) *Thermococcus piezophilus*, une archée hyperthermophile et piézophile provenant des sources hydrothermales les plus profondes de la planète (fosse des Caïmans) (© UMR 6197, LM2E), d) *Methanosarcina barkeri fusaro*, une archée méthanogène isolée de sédiments lacustres, e) *Halobacterium* sp., une archée halophile aérobie fréquemment rencontrée dans les lacs hypersalés, f) Archée thermophile hydrothermale *Ignicoccus hospitalis* avec ses deux symbiotes de *Nanoarchaeum equitans*.

Les environnements chauds marins sont principalement représentés par les sources hydrothermales océaniques profondes (figure 4.2.B). Celles-ci font partie des biotopes les plus extrêmes sur Terre (Dick 2019). Retrouvées entre 700 à 5 000 m de profondeur, elles sont réparties le long des rides médio-océaniques et au niveau des bassins arrière-arcs de plus de 200 sites (confirmés ou présumés) océaniques du Pacifique, de l'Atlantique et de l'océan Indien (Jebbar 2015). La formation de cheminées hydrothermales résulte de l'activité de zone de subduction où l'eau de mer s'infiltré. Cette eau se réchauffe au contact de la chambre magmatique et s'enrichit en gaz dissous, minéraux et éléments divers lors de la remontée vers le plancher océanique. Sous l'effet de la chaleur et de la pression, le fluide chaud et enrichi est rejeté *via* les cheminées hydrothermales, elles-mêmes formées grâce à la précipitation des éléments de ce fluide chaud (350 °C) au contact de l'eau de mer froide (2 °C). Les communautés archéennes peuplant ces écosystèmes comprennent des méthanogènes des genres *Methanococcus*, *Methanocaldococcus* (*Methanococcales*), *Methanopyrus* (*Methanopyrales*) et *Methanosarcinales*, réalisant la méthanogénèse ou encore des *Thermococcales* chimio-organotrophes des genres *Thermococcus* ou *Pyrococcus* (Dick 2019).

Les activités humaines engendrent la formation d'habitats microbiens non naturels hébergeant des organismes thermophiles, à l'image des drainages miniers, des composteurs de déchets organiques ou encore des dépôts de déchets biologiques et des systèmes de traitement de ces déchets (Mehta et Satyanarayana 2013). Des archées thermophiles appartenant aux genres *Ferroplasma* (*Thermoplasmata*), *Sulfolobus*, *Acidianus*, *Metallosphaera* et *Stygiolobus* (*Thermoproteota*) ont été mises en évidence dans ces environnements non naturels.

4.2.3. Les acidophiles

Les micro-organismes se développant à des potentiels d'hydrogène (pH) acides sont qualifiés d'acidophiles. Deux catégories d'organismes acidophiles peuvent être distinguées (Johnson 1998, 2007) : les acidotolérants (plus rarement nommés acidophiles modérés) et les acidophiles obligatoires. Les micro-organismes acidotolérants présentent une croissance optimale entre pH 3 et 5,5, mais peuvent se développer à des pH légèrement inférieurs (Hallberg et Johnson 2001 ; Johnson 2007). Les acidophiles obligatoires présentent une croissance optimale à des pH inférieurs à 3. D'après (Johnson 1998, 2007), les acidophiles peuvent également être classés en fonction de leur tolérance à la température. Ainsi, le groupe des thermo-acidophiles regroupe à la fois des archées et des bactéries, alors que le groupe des hyperthermophiles acidophiles ne renferme que des archées.

Deux principaux mécanismes conduisent à l'acidification des écosystèmes aqueux dans lesquels se développent les acidophiles : l'oxydation des sulfures métalliques et le dégazage des roches magmatiques (Nordstrom *et al.* 2000). Le premier cas peut être illustré par les drainages miniers acides (DMA), des écoulements minéraux continus très acides découlant d'un lent processus d'oxydation par l'eau et l'air des sulfures métalliques présents dans des roches mises à nues (Baker et Banfield 2003). Si les DMA peuvent se former spontanément, la majorité d'entre eux dérivent d'activités anthropiques (excavations, pompages dans des mines, carrières, etc.) et se présentent sous la forme de ruissellements acides chargés en métaux (argent, cuivre, fer, nickel, or, plomb, zinc) (Akcil et Koldas 2006). Leur pH est généralement compris entre 2 et 8 unités avec un record à pH – 3,6 dans une mine de Californie (Iron Mountain) (Nordstrom *et al.* 2000 ; Skousen *et al.* 2019). La pyrite (FeS₂) constitue le sulfure métallique majoritaire dans les mines. La forte concentration en métaux et l'acidité des DMAs constituent une importante source de pollution pour les cours d'eau, lacs et zones humides des environs (Skousen *et al.* 2019).

Il est important de souligner que les oxydations de la pyrite et du fer ferreux (Fe²⁺) peuvent être catalysées, voire régulées, par différentes activités métaboliques de procaryotes ferro-oxydants (Hallberg et Johnson 2001 ; Baker et Banfield 2003). Ces activités microbiennes peuvent conduire à une acidification du milieu en deçà de 2 unités de pH (Baker et Banfield 2003). Les *Sulfolobales*, les *Thermoplasmatales* et les Arman (*Archaeal Richmond Mine Acidophilic Nanoorganisms*) (*Candidatus* « Micrarchaeota » et *Ca.* « Parvarchaeota ») sont les principales lignées d'archées modérément thermophiles se développant dans les DMA, parfois sous forme de biofilms (Baker *et al.* 2006 ; Chen *et al.* 2018). Parmi les *Sulfolobales*, il a été montré que *Acidianus brierleyi* participe activement à l'oxydation du Fe²⁺ et de la pyrite (Larsson *et al.* 1990). D'autres genres de *Sulfolobales* ont également pu être mis en évidence dans les DMA, notamment les genres *Sulfolobus* et *Metallosphaera* (exemple *Metallosphaera prunae*) (Baker et Banfield 2003). Parmi les *Thermoplasmatales* présentes dans ces environnements singuliers, *Ferroplasma acidarmanus* a pour particularités de ne pas posséder de paroi cellulaire et de se développer à pH 0 dans des microcavités (< 0,5 µm) d'arsénopyrite (FeAsS) formées par l'oxydation biotique du minéral (Baker et Banfield 2003 ; Pikuta *et al.* 2007).

Les activités géologiques comme le volcanisme et/ou la tectonique des plaques engendrent la formation de plusieurs types d'environnements naturellement chauds tels que les sources chaudes, les champs de solfatare et les sources hydrothermales océaniques, qui sont, dans l'immense majorité des cas, acides (Nordstrom *et al.* 2000 ; Chaban *et al.* 2006).

Les sources hydrothermales océaniques (figure 4.2.B ; voir section 2.2.2) sont caractérisées par l'émission de fluides très chauds, et des pH variant suivant les sites, entre 1 à 12 unités de pH, en fonction du contexte lithologique (Dick 2019). Les principales lignées d'archées retrouvées au niveau des écosystèmes hydrothermaux

sont majoritairement neutrophiles ou acidotolérantes, et plus rarement acidophiles (Reysenbach *et al.* 2006). L'espèce *Aciduliprofundum boonei* (*Thermoplasmatota*) est la première archée thermo-acidophile à avoir été isolée de ce type d'habitat (Reysenbach *et al.* 2006). Cette espèce se développe à des pH compris entre 3,3 et 5,8, et présente une croissance optimale à 4,2 - 4,8 unités de pH.

Les solfatares et certaines sources chaudes terrestres sont propices au développement d'archées acidophiles (voir section 2.2.2). Plusieurs *taxa* se développant à des pH acides ont été détectés ou cultivés de ce type d'environnement, notamment des archées affiliées aux *Thermoproteota* (*Acidilobales*, *Sulfolobales*, *Thermoproteales*) et aux *Thermoplasmatota* (*Thermoplasmatata*) (Pikuta *et al.* 2007 ; Plumb 2007 ; Sato *et al.* 2013). Les *Thermoplasmatota* *Picrophilus oshimae* et *Picrophilus torridus* se développent à des pH compris entre - 0,2 et + 3,5 (Pikuta *et al.* 2007 ; Schleper *et al.* 1995). Ces espèces isolées au Japon détiennent à ce jour le record de vie aux faibles pH avec des croissances optimales à pH 0,7 (Schleper *et al.* 1995).

En plus des écosystèmes décrits ci-dessus, d'autres environnements acides hébergent des archées acidophiles et/ou acidotolérantes. C'est notamment le cas des tourbières. La formation de ces sites complexes et les communautés archéennes associées sont décrites dans la section 2.3.1 de ce chapitre. Différents types de tourbières peuvent être distingués en fonction de la composition végétale, la chimie de l'eau (dont la concentration en nutriments dissous) et les caractéristiques hydrologiques (Andersen *et al.* 2013). Certaines lignées d'archées s'y développant méthanogènes acidotolérantes. À titre d'exemple, *Methanoregula boonei* (*Halobacteriota*) est une *Methanomicrobiales* présentant une croissance optimale à pH 5,1. Elle a été isolée d'une tourbière présentant un pH *in situ* de 4,0 - 4,5 (Bräuer *et al.* 2011).

4.2.4. Les alcalophiles

Les micro-organismes se développant à des pH alcalins sont qualifiés d'alcalophiles (on parle plus rarement d'alcaliphiles ou d'alcalinophiles). Trois catégories d'alcalophiles peuvent être distinguées : les alcalophiles obligatoires, les alcalophiles facultatifs et les alcalotolérants (ou alcalitolérants) (Bowers et Wiegel 2011). Les alcalophiles obligatoires présentent une croissance optimale autour de pH 9 (voire entre 10 et 12). Leur tolérance aux pH neutres ($\geq 7,5$) est très limitée. Les alcalophiles facultatifs se développent préférentiellement à des pH neutres, voire très légèrement acides (pH = 6,5), ont un optimum de croissance situé autour de pH 8,5. Enfin, les alcalotolérants présentant une croissance optimale entre pH 6 et 8,5, mais peuvent supporter des pH supérieurs à 9. Il est important de noter que les milieux

alcalins sont souvent fortement concentrés en sels. Les micro-organismes s'y développant sont ainsi qualifiés d'haloalcaliphiles. Toutes les archées alcalophiles connues sont également haloalcaliphiles (voir section 2.2.5) (Grant 2004).

Deux grands types d'environnements alcalins peuvent être distingués suivant leur stabilité temporelle et leur concentration en ions Ca^{2+} et Mg^{2+} .

Le premier type correspond aux lacs de soude et à certains déserts. Ils sont stables et peu concentrés en cations Ca^{2+} et Mg^{2+} . Ces déserts et lacs sodiques découlent principalement de l'évaporation d'étendues d'eau fermées (Kulkarni *et al.* 2016). L'évaporation induit un nouvel équilibre entre le CO_2 , le bicarbonate (HCO_3^-) et les carbonates (CO_3^{2-}) dissous, conduisant à une rapide saturation puis précipitation des ions Ca^{2+} et Mg^{2+} sous forme de carbonate de calcium (CaCO_3), de carbonate de magnésium (MgCO_3) et de dolomite ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$) (Grant *et al.* 1990). Ce phénomène a pour conséquence une augmentation du pH, pouvant parfois dépasser 11,5 (Jones *et al.* 1998). La précipitation des carbonates est fréquemment concomitante à celle des ions Na^+ et Cl^- , ce qui aboutit à une importante augmentation de la salinité dans les lacs de soude ($> 33 \text{ g.L}^{-1} \text{ NaCl}$). Les principaux lacs de soude étudiés à ce jour sont situés dans la vallée du Grand Rift (lac Magadi, Kenya), la vallée du Natron (désert de Lybie et Égypte), en Chine (lacs Aiding, Baer, Bange, Chahannor et Zabuye), aux États-Unis (lac Mono), en Inde (lacs Lonar et Sambhar), au Mexique (lac Texcoco), en Mongolie (lac Hulubeir) ou encore en Russie (steppe Kulunda) (Grant et Jones 2016 ; Kulkarni *et al.* 2016). Deux principaux clades d'*Halobacteriota* haloalcaliphiles sont retrouvés dans les lacs de soude : des halophiles de la classe *Halobacteria* (= Haloarchaea) et certaines méthanogènes (diverses classes de *Methanobacteriota*). Une vingtaine d'*Halobacteria* y ont été décrites à ce jour (Grant et Jones 2016). Parmi les espèces décrites, *Natronobacterium gregoryi* (tableau 2.2) détient le record de tolérance aux pH élevés avec une croissance optimale à pH 9,5. Les archées méthanogènes se développant dans les lacs de soude sont principalement affiliées aux genres *Methanobacterium*, *Methanocalculus* et *Methanosalsum*. Ces archées sont toutes méthylophiles utilisant le méthanol, les méthylamines et/ou le diméthylsulfure comme substrat (Jones *et al.* 1998).

Le second grand type d'environnements alcalins correspond à des sites stables, concentrés en ion Ca^{2+} et associés à des réactions de serpentinisation. La serpentinisation est le processus d'hydratation et d'altération de l'olivine (MgFeSiO_4) et du pyroxène (MgCaFeSiO_3) présents dans les roches ultramafiques du manteau terrestre. Ce phénomène induit le relargage de petits composés organiques, de dihydrogène (H_2), de méthane (CH_4) et de fluides alcalins ($\text{pH} \geq 10$) chargés en ions OH^- , Ca^{2+} et Mg^{2+} . La serpentinisation est fréquemment observée dans les eaux souterraines, les aquifères et des systèmes hydrothermaux continentaux ou sous-marins. Les principaux sites continentaux étudiés sont situés au Portugal (aquifère de Cabeço de Vide), en Norvège (complexe Leka), aux États-Unis (sources The Cedars), au Canada (Tablelands) ou encore en Oman, en Jordanie et à Chypre (Grant *et al.* 1990 ; Postec 2015). Certaines de ces sources chaudes alcalines terrestres sont propices au développement d'archées alcalophiles et/ou alcalotolérantes. C'est le cas de *Sulfophobococcus zilligii* (*Thermoproteota*), une hyperthermophile alcalotolérante

isolée à partir d'une source chaude islandaise (Hensel *et al.* 1997). Cette espèce a une croissance optimale à pH 7,5, mais peut se développer à pH 9,5. Les systèmes hydrothermaux sous-marins de la baie de Prony (Nouvelle-Calédonie, France) et de Lost City (dorsale océanique médio-atlantique) font partie des rares sites serpentinisés dont la diversité microbienne a été étudiée. Sur ces sites, les principaux groupes d'archées retrouvés sont affiliés aux *Methanosarcinales* (*Halobacteriota*) et aux *Thaumarchaeota* (Postec *et al.* 2015).

En plus des deux grands types d'environnements alcalins décrits ci-dessus, d'autres types d'écosystèmes alcalins sont recensés : les microniches alcalines et les écosystèmes anthropiques. Les microniches alcalines sont le plus souvent éphémères. Le pH de ces micro-environnements est directement influencé par les différentes activités métaboliques telles que la photosynthèse, l'ammonification ou la réduction du sulfate (Grant *et al.* 1990). Les activités anthropiques générant des biotopes alcalins sont principalement les usines de production de ciment et de papier, certaines mines, la galvanoplastie et le lessivage de condiments (Grant *et al.* 1990). Cependant, peu de données sont disponibles à ce jour sur la diversité microbienne associée à ces écosystèmes.

4.2.5. Les halophiles

Les organismes halotolérants et halophiles s'accommodent ou requièrent de fortes concentrations en sels pour se développer. Outre ces capacités, les archées halophiles (ou *Haloarchaea*) ont la particularité de pouvoir survivre dans des conditions extrêmes de dessiccation, d'oligotrophie et de radiations, parfois sur de très longues périodes temporelles (exemple de l'ordre de l'ère géologique). Leurs habitats, globalement variés, approchent la saturation en sel (concentrations supérieures à 300 g.L⁻¹) (Purdy *et al.* 2004).

La littérature décrit ainsi des zones d'origines géologiques naturelles peuplées d'haloarchées comme les saumures terrestres ou sous-marines (exemple : lac athalassique Kryos, mer Méditerranée), les marais salants (figure 4.2.E), les mangroves, les lacs salés (exemple : lac Meyghan, Iran), la mer Morte, les réservoirs de pétrole chauds (Oren 2010 ; Bhattacharyya *et al.* 2015 ; Pontefract *et al.* 2017 ; Pannekens *et al.* 2019). Les milieux hypersalés peuvent également être d'origine anthropique directe, comme les sols adjacents à des usines de fabrication ou traitement des sels, les mines de sel (avec une présence fréquente d'espèces du genre *Halolamina*), les marais salants, les sels commerciaux eux-mêmes ou encore la nourriture fermentée/salée asiatique traditionnelle (exemple : jeotgal) (Roh *et al.* 2010 ; Kambourova *et al.* 2016 ; Bachran *et al.* 2018). D'autres habitats non naturels sont constitués par des organismes vivants, comme par exemple le plumage

de certains flamants roses captifs, où des archées des genres *Halococcus* et *Halogeometricum* donnent une couleur rouge ; ou encore certaines éponges de mer (Lee *et al.* 2011 ; Yim *et al.* 2015).

Bien qu'on ait longtemps pensé que les haloarchées étaient toutes aérobies et organohétérotrophes, des découvertes récentes ont mis en lumière l'existence d'un mode de vie anaérobie lithohétérotrophe chez ces micro-organismes (*Halanaeroarchaeum*). Les habitats anoxiques hypersalins abritent de nombreuses archées incultivées, dont les rôles métaboliques et écologiques demeurent incertains, mais selon toute vraisemblance, les halophiles anaérobies y seraient plutôt ubiquitaires (Sorokin *et al.* 2017).

Des milieux plus saumâtres sont également peuplés par des archées halophiles. Certains ordres d'haloarchées, comme les *Halobacteriales* (*Halobacteriota*), sont retrouvés dans des milieux salins ou non (comme la source Zodlone, en Oklahoma, d'eau douce riche en soufre et sulfides, avec une forte présence d'*Halobacteriales*) (Elshahed *et al.* 2004). Dans les habitats moins salés, ces haloarchées cohabitent avec d'autres *taxa* procaryotiques plus divers. Certains isolats issus d'environnements hypersalés ont également montré une capacité à croître à de faibles salinités (25 g.L⁻¹ NaCl) (Purdy 2004).

Ces extrêmophiles habitent des sites très variés, et certaines espèces résistent à des conditions d'irradiations UV et gamma, voire au vide. Il existe des espèces d'haloarchées psychrotolérantes et certaines sont phototrophes, ou encore anaérobies. Toutes ces particularités amènent la communauté scientifique à envisager la possibilité de la vie sous forme haloarchéenne sur d'autres planètes ou lunes, notamment sur Mars, Encelade ou Europe (Oren 2014 ; Pontefract *et al.* 2017 ; Merino *et al.* 2019a).

4.2.6. Les piézophiles

Bien que la majeure partie des biotopes terrestres soient soumis à des pressions élevées (pression hydrostatique et/ou lithosphérique), et qu'il est estimé que la biosphère profonde pourrait renfermer jusqu'à 70 % de toutes les cellules de la planète (Oger et Jebbar 2010), les archées cultivées et caractérisées comme piézophiles sont encore peu nombreuses. Ces souches, croissant à plus de 10 MPa (Jannasch et Taylor 1984), en incubateurs spécifiques de haute pression hydrostatique, sont presque toutes des (hyper)thermophiles appartenant aux ordres des *Thermococcales* (exemple *Thermococcus piezophilus* (Dalmasso *et al.* 2016), *Thermococcus barophilus* (Marteinsson *et al.* 1999), *Pyrococcus yayanosii* (Zeng *et al.* 2009 ; Birrien *et al.* 2011)), des *Desulfurococcales* (exemple : *Pyrolobus fumarii* (Blöchl *et al.* 1997)), ou des *Methanococcales* (exemple : *Methanococcus jannaschii* (Miller *et al.* 1988)). Elles proviennent de sources hydrothermales océaniques profondes (figure 4.2.B), des écosystèmes chimiosynthétiques, anoxiques et chauds (voir section 2.2.2). Les fluides y sont de compositions géochimiques variées, issus

de la percolation de l'eau de mer à travers des failles de la croûte océanique de subsurface. Leurs panaches sont chargés en potentielles sources d'énergie (exemple : H_2S , H_2 , Fe^{2+} , Mn^{2+} , CH_4), et peuvent atteindre des centaines de mètres de haut et se disperser sur des centaines de kilomètres (Dick 2019).

Les micro-organismes piézophiles sont cependant extrêmement sujets à des biais de prélèvements et d'enrichissement, car les technologies permettant le maintien de la pression *in situ* jusqu'à l'isolement de la souche restent limitées (Sievert, Vetriani 2012). Il est également raisonnable de supposer que les souches prélevées aux grandes profondeurs, même si non caractérisées comme piézophiles, montreraient une meilleure croissance à haute pression (Oger 2018). Ainsi, si des archées n'en ont pas forcément été isolées et caractérisées, les habitats potentiels des piézophiles sont variés : sols, colonne d'eau et plancher océanique de l'océan profond, invertébrés et poissons des grandes profondeurs, saumures profondes, lacs (exemple : Baïkal), sédiments marins profonds, aquifères karstiques profonds, roche basaltique ou granitique profonde, réservoirs de pétrole.

De plus, une poignée d'archées mésophiles ont également été cultivées à des pressions représentatives de la biosphère profonde, alors que non isolées depuis des environnements hyperbares. Des communautés d'archées anaérobies oxydant le méthane, les *ANAerobic MEthanotrophic* (ANME), provenant de sédiments de lacs marins à 45 m de profondeur, ont été cultivées à 20 et 40 MPa (Cassarini *et al.* 2019), et une souche acidophile réduisant le fer ferrique, *Ferroplasma acidiphilum*, isolée depuis une usine de biolixiviation, a été cultivée à 25 MPa (Zhang 2018).

Les archées piézophiles, pouvant ou préférant se développer à haute pression, pourraient donc peupler la majorité des biotopes de notre planète.

4.2.7. Les archées radiotolérantes

Des archées radiotolérantes ont été isolées de sources hydrothermales océaniques profondes, de sédiments marins superficiels ayant une activité géothermale, de marais salants, de lacs salés et de solfatares (Ranawat et Rawat 2017). Parmi les espèces tolérant des doses élevées de radiations gamma et/ou d'ultraviolets, on peut notamment citer *Thermococcus gammatolerans* (30 kGy), *Pyrococcus furiosus* (3 kGy), *Pyrococcus abyssi* (3 kGy), *Sulfolobus solfataricus* (200-280 nm UV) ou encore *Halobacterium salinarium* (8 kGy) (Jolivet *et al.* 2003 ; Jung *et al.* 2017 ; Ranawat et Rawat 2017). Parmi ces *taxa*, seules les espèces provenant d'environnements hydrothermaux profonds riches en métaux lourds sont exposées, dans leur habitat natif, à des doses de radioactivité naturelle des centaines de fois plus élevées qu'en milieu terrestre (exemple : dorsale Est-Pacifique). Cela peut expliquer leur caractère radiorésistant. Pour les autres, il semblerait que la propriété de résister aux radiations puisse découler de leur caractère (hyper)thermophile ou halophile, et ait été acquise indirectement. En effet, les mécanismes de résistance aux températures

élevées, à la dessiccation et à la radiorésistance sont en grande partie similaires (Ranawat et Rawat 2017). Ces stratégies de résistance consistent à protéger le génome et le protéome de l'oxydation (*via* des mécanismes de défense enzymatiques et la synthèse d'agents antioxydants puissants, en condensant le nucléoïde) et à réparer, de manière très efficace, l'ADN endommagé (Ranawat et Rawat 2017).

4.2.8. Les archées polyextrêmophiles

De nombreux environnements extrêmes sont soumis à deux ou plusieurs paramètres hors normes, et hébergent des organismes polyextrêmophiles. Pour citer quelques exemples, les cheminées hydrothermales océaniques profondes actives sont le plus souvent caractérisées par une forte pression hydrostatique, des températures élevées, un pH acide, et de fortes concentrations en métaux et gaz toxiques. Les solfatares sont, quant à eux, caractérisés par des pH très acides et des températures élevées.

Si les impacts individuels de paramètres extrêmes sur les archées ont été largement étudiés, et ce pour un large éventail de facteurs (température, pH, salinité, radiations, dessiccation, pression, etc.), les études visant à définir leurs influences collectives sur les organismes vivants sont rares (Seckbach, Rampelotto 2015). Les mécanismes moléculaires d'évolution qui sous-tendent l'adaptation à de multiples conditions extrêmes commencent tout juste à être étudiés (Seckbach et Rampelotto 2015). Toutefois, dans l'état actuel des connaissances, les micro-organismes polyextrêmophiles semblent posséder des capacités de développement moins extrêmes que les micro-organismes monoextrêmophiles (Bowers *et al.* 2009). À titre d'exemple, les archées halothermophiles isolées de saumures sont moins thermophiles que certaines archées isolées d'autres environnements où le seul paramètre extrême est la température, peut-être en raison de la forte demande bioénergétique inhérente à l'adaptation à de multiples facteurs extrêmes.

L'étude des archées polyextrêmophiles est cruciale pour définir les environnements habitables de la planète et les limites de la vie terrestre. En effet, l'habitabilité d'une niche est régie par un ensemble de contraintes physiques, chimiques et environnementales telles que, par exemple, la température, la pression, la salinité, le pH, ou encore la disponibilité en eau, en énergie et en nutriments, qui agissent individuellement et en synergie pour rendre une zone habitable ou non. Or, de nombreux environnements situés aux frontières de la vie sont caractérisés par des conditions multi-extrêmes et sont peu accessibles, ce qui fait que les organismes polyextrêmophiles sont sous-étudiés. À ce jour, les limites de l'habitabilité sur Terre demeurent inconnues.

4.2.9. Les archées de tous les records

Les records de vie dans des conditions extrêmes ne sont l'apanage ni des archées ni des organismes provenant d'environnements extrêmes. Par exemple, la bactérie *Deinococcus radiodurans*, isolée d'une boîte de viande hachée (figure 2.2.F), et les oursons d'eau, des invertébrés de l'embranchement *Tardigrada*, se développant dans divers habitats « normaux », présentent eux aussi des capacités de survie exceptionnelles dans une variété de conditions extraordinaires, comme par exemple : radiations, vide spatial, températures extrêmes, dessèchement, carences nutritionnelles (Cox 2010 ; Hashimoto *et al.* 2016).

Toutefois, dans l'état actuel des connaissances, les archées semblent présentes, parfois majoritairement, dès lors que l'on approche de la frange biotique. Cette limite floue est encore mal connue où le domaine du vivant cède la place à l'inerte, au monde minéral. Ainsi, plusieurs records de vie dans des conditions improbables, proches des limites physico-chimiques théoriques de la vie, sont détenus par des archées (Merino *et al.* 2019a). Le tableau 4.2 liste ces records.

4 Habitats des archées et physiologies associées

Record détenu	Archée	Habitat	Conditions de croissance	Références
Vie à haute température	<i>Methanopyrus kandleri</i> Organisme le plus hyperthermophile	Sédiments hydrothermaux du bassin de Guaymas, golfe de Californie	80 à 110 °C, optimum 98 °C (à pression atmosphérique) Croissance à 122 °C à 20 MPa	(Kurr <i>et al.</i> 1991) (Takai <i>et al.</i> 2008)
	<i>Pyrococcus yayanosii</i> Unique hyperthermophile piézophile obligatoire	Cheminée hydrothermale du site Ashadze (– 4 100 m), sur la dorsale médio-atlantique	80 à 108 °C, optimum 98 °C 20 à 120 MPa, optimum 52 MPa	(Zeng <i>et al.</i> 2009) (Birrien <i>et al.</i> 2011)
Vie à haute température et sous-pression	<i>Thermococcus piezophilus</i> Plus large gamme de pression de croissance	Cheminée hydrothermale du site Beebe (– 4 964 m), fosse des Caïmans	60 à 90 °C, optimum 75 °C 0,1 à 125 MPa, optimum 50 MPa	(Dalmasso <i>et al.</i> 2016)
	<i>Picrophilus oshimae</i> Organisme le plus acidophile	Solfatare du Japon	Optimum 60 °C pH 0 à pH 3,5, pH optimum 0,7	(Schleper <i>et al.</i> 1995)
Vie à pH alcalin	<i>Natronobacterium gregoryi</i> Organisme le plus alcaliphile	Lac Magadi, Kenya	pH 8,5 à 11,0, pH optimum 9,5	(Tindall, Ross, Grant, 1984) (Xu, Zhou et Tian 1999)
Radiotolérance	<i>Thermococcus gammatolerans</i> Organisme le plus radiorésistant	Cheminée hydrothermale du bassin de Guaymas, golfe de Californie	Optimum 88 °C Supporte une dose de 30 kGy de radiations gamma sans aucune létalité	(Jolivet <i>et al.</i> 2003)

Vie en milieu hypersalé	Plusieurs genres et espèces d'haloarchaea	Lacs hypersalés terrestres ou sous-marins, marais salants, mer Morte	Milieu dont la salinité est proche de la saturation en sels	
Vie avec très peu d'eau	Souches d'haloarchées GN-2 et GN-5 Plus faible disponibilité en eau ($a_w = 0.635$)	Marais salants de Mexico		(Javor 1984)

Tableau 4.2. Des archées battant tous les records de vie en conditions extrêmes

4.3. Les archées peuplent les environnements « ordinaires », les archées non extrémophiles

Au cours des deux dernières décennies, l'utilisation de techniques moléculaires basées sur l'amplification par PCR des gènes codant les ARNr 16S a permis une évaluation de la diversité microbienne indépendante de leur mise en culture. Remarquablement, ces techniques ont indiqué une large distribution d'archées pour la plupart non cultivées dans des habitats normaux, tels que les eaux océaniques, les eaux lacustres et le sol (Jarrell *et al.* 2011). La majorité des archées, tout comme les bactéries, résideraient dans les habitats naturels sous forme de biofilms (Flemming et Wuertz 2019).

Selon certaines hypothèses, les archées se seraient adaptées aux conditions mésophiles grâce à des imports génétiques bactériens (Flemming et Wuertz 2019).

La section suivante introduit les archées non extrémophiles vivant dans ces environnements « ordinaires », « communs », et met l'accent sur leur physiologie en relation avec les nutriments disponibles dans leur habitat (figure 4.4).

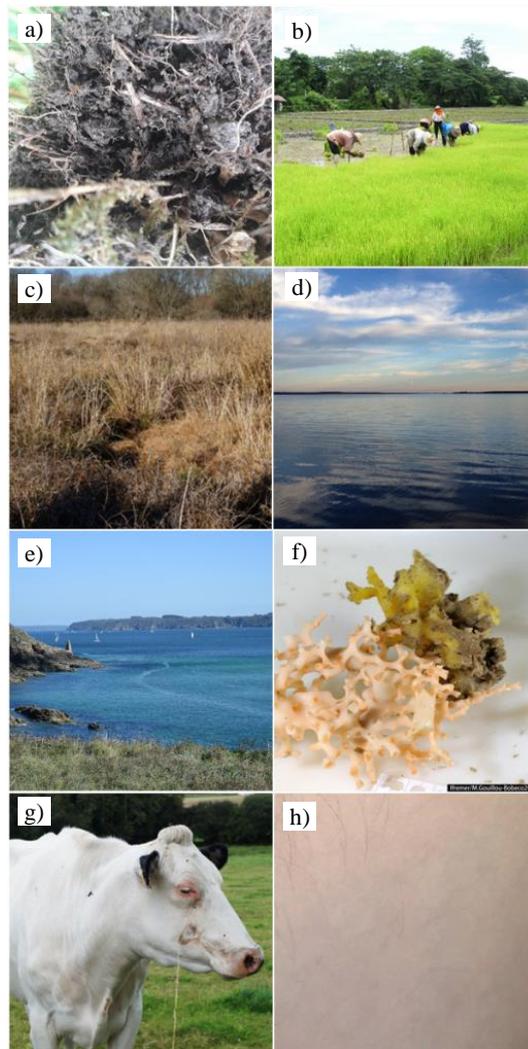


Figure 4.4. Photographies d'environnements non extrêmes peuplés des archées

COMMENTAIRE SUR LA FIGURE 4.4.– a) La rhizosphère est un environnement fortement influencé par la plante et favorable au développement d'archées nitrifiantes et méthanogènes (© M. Cozannet), b) Les rizières hébergent une importante diversité taxonomique d'archées méthanogènes et nitrifiantes (rizière thaïlandaise, © K. Alain), c) Les tourbières sont des réservoirs de matière organique et abritent des archées méthanogènes (tourbière du Mougau, France, © M. Cozannet), d) De

nombreux lacs hébergent des archées méthanogènes et méthanotrophes (Candle Lake, Canada, © M. Allieux), e) Les mers et océans sont de vastes espaces favorables au développement d'une importante diversité taxonomique d'archées (mer d'Iroise, France, © M. Cozannet), f) Les coraux et éponges vivent en symbiose avec des archées participant au recyclage de la matière azotée (*Lophelia sp.* et *Hexadella sp.*, © Ifremer Bobeco, Gouillou), g) Le rumen des bovins est peuplé d'archées méthanogènes participant au processus de digestion (*Bos taurus*, © M. Cozannet), h) Chez l'être humain, certaines archées participent à l'oxydation de l'ammoniac présent dans la transpiration (*Homo sapiens*, © M. Cozannet).

4.3.1. Les phytobiomes, les rizières et les tourbières

4.3.1.1. Les phytobiomes

Les plantes vivent en interaction étroite avec une importante diversité de micro-organismes ; les différents microbiomes d'une plante forment le microbiome végétal ou phytobiome. Celui-ci occupe tous les tissus de la plante (*microbiome endophyte* : racines, tiges, feuilles, graines, fruits, pollens), les parties aériennes (*microbiome phyllosphérique* : sur et sous les feuilles) et les surfaces souterraines (*microbiome rhizosphérique* : à proximité des racines) (Gopal et Gupta 2016) (Moissl-Eichinger *et al.* 2018). Sa composition microbienne est spécifique à chaque espèce, voire chaque génotype végétal. Le phytobiome agit directement sur l'état de santé de la plante, sa croissance, sa productivité, et potentiellement son adaptation à l'environnement (Moissl-Eichinger *et al.* 2018).

La rhizosphère peut être définie comme la partie du sol s'étendant entre la surface racinaire (rhizoplane) et le sol brut environnant (Chaban *et al.* 2006 ; Buée *et al.* 2009) (figure 4.4.A). Cet espace est colonisé par le microbiote racinaire (rhizobiome). La communauté microbienne rhizosphérique diffère de celle du sol environnant. En effet, les différents types de métabolites et exsudats libérés par les racines agissent comme des *stimuli* chimiques favorisant la colonisation préférentielle de la rhizosphère, par chimiotaxie, par certains *taxa*. Les exsudats produits par la plante sont également une source de nutriments et de carbone pour le rhizobiome (Hartmann *et al.* 2009). De même, l'échange de différents types de métabolites et exsudats produits par la plante et les micro-organismes influence directement la communication et l'activité au sein du rhizobiome. Le type de sol, la physiologie, l'écologie et l'âge de l'hôte végétal sont également d'autres éléments structurant les communautés microbiennes rhizosphériques (Buée *et al.* 2009 ; Neori, Agami 2017). Le rhizobiome joue un rôle-clé dans l'assimilation de nutriments par les racines, en libérant des molécules fragmentées ou modifiées (exemple des acides organiques). En règle générale, les archées sont faiblement abondantes dans la rhizosphère. Les *Thaumarchaeota* et les *Methanobacteriota* sont les deux phyla les plus fréquemment

rencontrés. Des *Thermoprotei* (*Thermoproteota*) ont également été retrouvées dans ce type d'habitat, mais de manière plus anecdotique.

Certaines rhizosphères légèrement anoxiques sont peuplées par des archées oxydant l'ammonium (AOA), affiliées au genre *Nitrososphaera* (*Thermoproteota*), qui jouent un rôle-clé dans les apports en nitrate (NO_3^-) des plantes *via* la nitrification (Alegria *et al.* 2016 ; Moissl-Eichinger *et al.* 2018). L'ammonium (NH_4^+) est converti en nitrate en trois grandes étapes : une oxydation de l'ammonium en hydroxylamine (NH_2OH), suivie d'une oxydation de l'hydroxylamine en nitrite (NO_2^-) par les AOA, et enfin une oxydation du nitrite en nitrate par l'action de bactéries autotrophes nitrites oxydantes. En conditions anaérobies, les AOA peuvent réaliser la conversion du nitrate en protoxyde d'azote (N_2O), un puissant gaz à effet de serre. Les plantes sont capables de réguler et inhiber ces différentes réactions par l'excrétion d'exsudats (Alegria *et al.* 2016 ; Moissl-Eichinger *et al.* 2018).

De nombreuses lignées se développant dans la rhizosphère sont méthanogènes. Ainsi, au moins six ordres d'archées méthanogènes décrits à ce jour ont été détectés dans la rhizosphère du riz (*Oryza sativa*) (voir section 2.3.2.3 ; figure 4.4.B). Le méthane (CH_4) produit par ces archées est libéré *via* les méats de la plante. Fait intéressant, certaines méthanogènes de la rhizosphère synthétisent des enzymes antioxydantes, les rendant ainsi aérotolérantes (Buée *et al.* 2009). La méthanogenèse peut être réalisée à partir de molécules simples comme le dihydrogène (H_2) et le dioxyde de carbone (CO_2), ou le formate (HCO_2^-) (méthanogenèse hydrogénotrophe), l'acétate (CH_3CO_2^-) (méthanogenèse acétoclastique) ou de composés méthylés (R-CH_3) (méthanogenèses méthylotrophe), tous issus de la dégradation de la matière organique.

L'endosphère regroupe l'ensemble des micro-organismes se développant dans les tissus d'une plante hôte. La composition du microbiome endophyte varie suivant la position géographique et le stade de croissance de l'hôte. À titre d'exemple, une étude menée sur l'endosphère de branches et de feuilles d'olivier (*Olea europea*) a montré que les archées peuvent représenter entre 5,3 et 67,3 % des micro-organismes du microbiome endophyte de la plante (Müller *et al.* 2015). D'un point de vue phylogénétique, les archées endophytes qu'ils ont mises en évidence dans le cadre de cette étude étaient majoritairement affiliées aux *Nitrososphaerales* (*Thermoproteota*), aux *Halobacteriales* (*Halobacteriota*), aux *Methanomicrobia* (*Halobacteriota*), au *Marine Benthic Group - A* et plus marginalement aux *Parvarchaea* (*Parvarchaeota*) et aux *Thermoplasmatales* (*Thermoplasmata*). Les *Thaumarchaeota* présentes dans les tissus de la plante pourraient avoir une influence sur la bonne santé du microbiome endophyte (Müller *et al.* 2015).

La partie aérienne de la plante constitue la phyllosphère (Vorholt 2012). Cette surface est principalement colonisée par des bactéries et microchampignons commensaux, voire parfois pathogènes. Les archées semblent ne représenter qu'une très faible fraction du microbiome phyllosphérique ($\approx 1\%$) (Vorholt 2012 ; Moissl-Eichinger *et al.* 2018).

4.3.1.2. Les rizières

Avec 155 millions d'hectares de terres arables exploitées, le riz (*Oryza sativa*) est l'une des plantes les plus cultivées au monde (Ma *et al.* 2010) (figure 4.4.B). Quatre-vingt-dix pour cent de la production est réalisée en Asie, et notamment en Chine, en Inde, en Indonésie, au Japon, aux Philippines, en Thaïlande, ou encore au Vietnam. Les rizières jouent un rôle-clé dans le réchauffement climatique car elles sont responsables d'un dégagement atmosphérique de méthane (CH₄) de l'ordre de 33 à 110 Tg (soit 33 à 110 000 000 tonnes) par an selon les estimations, ce qui est considérable (Liesack *et al.* 2000 ; Kirschke 2013). Le plus souvent, la riziculture est réalisée dans un sol faiblement inondé. Le sol des rizières peut être subdivisé en trois compartiments, en fonction de la profondeur : un horizon oxygène et de surface, un horizon anoxique et vierge de racines et enfin la rhizosphère (Liesack *et al.* 2000). Une importante diversité phylogénétique de *Methanobacteriota* et de *Thaumarchaeota* a été décrite ou détectée dans ces environnements.

Historiquement, *Methanobrevibacter arboriphilus* (*Methanobacteriales*) et *Methosarcina mazei* (*Methanosarcinales*) sont les premières archées à avoir été isolées de rizières (Asakawa *et al.* 1993, 1995). Dans les premiers inventaires moléculaires de diversité qui ont été réalisés à partir de rizières, les séquences d'ADN environnementales ont été classées sous l'appellation *rice clusters* (ou RC), numérotés de RC-I à RC-VI (Großkopf *et al.* 1998 ; Chin *et al.* 1999).

La distribution et la physiologie des archées méthanogènes des rizières diffèrent suivant les compartiments. Les archées méthanogènes hydrogénotrophes telles que les *Methanomicrobiales*, les *Methanobacteriales* et les *Methanocellales* (RC-I) sont principalement retrouvées dans la rhizosphère des plantes matures. Le méthane produit par ces archées est libéré dans l'atmosphère *via* les canaux de la plante (Buée *et al.* 2009). Il est intéressant de noter que les *Methanocellales* tolèrent à la fois de faibles pressions partielles de dihydrogène (H₂) ainsi que des conditions relativement oxygènes par la synthèse de différentes enzymes anti-oxydantes (Buée *et al.* 2009 ; Alpana *et al.* 2017). Cet ordre est responsable d'une forte production de méthane au sein de ce type d'écosystème. Les archées méthanogènes acétoclastes (obligatoires ou non obligatoires) affiliées aux *Methanosarcinaceae* et aux *Methanosaetaceae* (*Methanosarcinales*) sont principalement retrouvées dans l'horizon anoxique brut du sol (Alpana *et al.* 2017). Des séquences d'archées méthanogènes appartenant à la famille candidate *Candidatus* « *Methanoflorentaceae* » (RC-II) (méthanogènes hydrogénotrophes), à l'ordre des *Methanomassiliicoccales* (RC-III) (méthylotrophes hydrogène-dépendantes) ou encore au cluster d'*Euryarchaeota* RC-V (= PISA1) ont également été mises en évidence dans des rizières. Comme pour la majorité des micro-organismes, les paramètres influençant la distribution et l'activité des archées méthanogènes sont la composition du sol, la variété et l'âge des plantes environnantes ou encore l'amendement en engrais, la rotation des cultures, la pollution et les saisons (Alpana *et al.* 2017).

Dans les publications récentes, les clusters RC-IV (également appelés « Group C2 freshwater Crenarchaeota ») et RC-VI (également nommé « Group I.1.b terrestrial Crenarchaeota ») ont été reclassés au sein des *Thaumarchaeota* (Itoh

et al. 2013 ; Adam *et al.* 2017). Le cluster RC-VI constitue aujourd'hui l'ordre des *Nitrososphaerales*. Dans l'état actuel des connaissances, il est établi que des *Thaumarchaeota* peuplent tous les compartiments des rizières, et cohabitent avec des archées méthanogènes. Les différents exsudats (dont le dioxygène et le CO₂) produits par les racines semblent influencer l'activité des *Thaumarchaeota* (Buée *et al.* 2009 ; Ke *et al.* 2016).

4.3.1.3. Les tourbières

Les tourbières sont des écosystèmes terrestres humides complexes caractérisés par un sol constamment saturé en eau (figure 4.4.C). Ces sites sont principalement retrouvés dans l'hémisphère Nord (Europe du Nord, Russie, Canada, États-Unis), mais également en Amérique du Sud (Chili), en Asie du Sud-Est (Indonésie), en Afrique (République du Congo) et en Océanie (Australie). Bien que couvrant environ 3 % des surfaces émergées, les tourbières séquestrent près d'un tiers de la matière organique terrestre sous forme de tourbe (Andersen *et al.* 2013 ; Dargie *et al.* 2017). Ceci est le résultat d'un bilan déséquilibré entre la production primaire et la décomposition de la matière organique. Les tourbières sont également d'importantes sources de méthane (CH₄) atmosphérique, rejetant entre 3 et 5 % des émissions globales de méthane (Chaban *et al.* 2006). Deux principaux types de tourbières peuvent être distingués suivant leur hydrologie, leur concentration en éléments dissous et les communautés végétales s'y développant : les tourbières ombrotrophes et les tourbières minérotrophes (Andersen *et al.* 2013). Les tourbières ombrotrophes sont oligotrophes, acides (pH ≈ 4) et alimentées en eaux et nutriments par les précipitations ou la fonte de neiges. Les tourbières minérotrophes sont alimentées par des eaux de ruissellement et des nappes phréatiques. Ces tourbières peuvent être oligotrophes, avec des pH acides à neutres, ou mésotrophes avec des pH acides à basiques.

La tourbe résulte d'un lent processus d'accumulation et de dégradation partielle ou totale de la matière organique, principalement d'origine végétale. Cette dégradation est réalisée tout au long de trois horizons définis suivant la profondeur : l'acrotelme, le mésotelme et le catotelme (Andersen *et al.* 2013). L'acrotelme est la couche oxique du sol, et est dominée par des bactéries aérobies et des champignons saprotrophes initiant la dégradation de la matière organique. Le mésotelme est un horizon intermédiaire modérément oxique favorable au développement de bactéries méthanotrophes. Le catotelme est l'horizon inférieur des tourbières. Cet espace est constamment anoxique et saturé en eau. C'est dans le catotelme que se développent des archées méthanogènes, les principales lignées d'archées de ces écosystèmes. La composition des communautés méthanogènes présentes dans les tourbières varie suivant le site, le type de tourbière, les espèces végétales présentes, le pH et la profondeur (Andersen *et al.* 2013) (Yavitt *et al.* 2012). Les archées méthanogènes hydrogénotrophes (*Methanobacteriaceae*, *Methanocellales*, *Methanomicrobiales*) semblent souvent dominer la partie supérieure du catotelme, tandis que les archées méthanogènes acétoclastes (certaines *Methanosarcinales*) semblent être

principalement retrouvées dans la partie inférieure de l'horizon. Des séquences génomiques affiliées à la famille candidate *Candidatus* «Methanoflorentaceae» et à l'ordre des *Methanomassiliicoccales* issues de tourbières ont également été décrites (Andersen *et al.* 2013 ; Söllinger *et al.* 2016). Plus marginalement, des séquences affiliées aux *Thaumarchaeota* et aux divisions candidates des *Ca.* «Bathyarchaeota», *Ca.* «Izomarchaea» (*Marine Benthic Group* - D) et *Ca.* «Micrarchaeota» ont également été retrouvées dans des tourbières étasuniennes (Hawkins *et al.* 2014 ; Adam *et al.* 2017). Le rôle et la physiologie des *taxa* de ces lignées demeurent à ce jour peu caractérisés au sein de ces écosystèmes.

4.3.2. Les habitats aquatiques : les lacs, les océans et les estuaires

Les habitats aquatiques sont majoritaires sur Terre et sont caractérisés par des conditions physico-chimiques très variées en termes de température, de luminosité, de salinité, de profondeur et de concentrations en nutriments et dioxygène. L'ensemble de ces paramètres dépendent grandement de la nature et de la localisation de ces habitats. Du fait de leur étendue et du large éventail de paramètres qui les caractérisent, ces milieux aquatiques sont associés à une grande richesse biologique et une vaste diversité microbienne. La diversité des espèces, l'abondance des archées et la complexité des communautés varient considérablement au sein des habitats aquatiques. Partant du postulat qu'il y a potentiellement $1,2 \times 10^{30}$ cellules de bactéries et d'archées sur Terre (Flemming et Wuertz 2019), les habitats aquatiques représentent d'énormes réservoirs en termes de biomasse microbienne. Les estimations indiquent qu'il y aurait 1×10^{29} cellules de procaryotes dans l'océan et 5×10^{28} cellules de procaryotes dans les sédiments marins (Flemming et Wuertz 2019), mais la part respective des archées et des bactéries pour chaque habitat demeure peu documentée. Au sein des habitats aquatiques, les environnements hydrothermaux et ceux d'eau douce représentent les plus grands réservoirs en termes de nouvelles espèces découvertes et de lignées d'archées présentes, ce qui en fait des environnements potentiellement intéressants à étudier pour découvrir de nouveaux clades d'archées. La découverte de certaines lignées d'archées a modifié notre compréhension de l'écologie de ces milieux aquatiques. En effet, certains groupes d'archées jouent des rôles écologiques importants et centraux au sein de leur habitat naturel et ces rôles ont longtemps été méconnus, à l'image de celui des *Thaumarchaeota* dans le cycle de l'azote en milieu marin (voir section 2.3.1.1) (Santoro *et al.* 2019). Ainsi, certains *taxa* d'archées aquatiques sous-documentés mériteraient une analyse plus en détails de leur distribution et de leurs impacts écologiques (Auguet *et al.* 2010).

4.3.2.1. Les environnements d'eau douce

Les archées peuplent de très nombreux sites d'eau douce allant des points d'eau oligotrophes aux milieux eutrophes, en passant par des lacs de basse à haute altitude, des lacs boréaux, des zones humides (marais, tourbières, fagnes, rivières, etc.), jusqu'aux différents types de sédiments lacustres (Chaban *et al.* 2006) (figure 4.4.D). Les conditions environnementales peuvent être très diverses au sein de ces habitats d'eau douce. Selon leur localisation géographique, différents paramètres peuvent diverger, à l'image de la température, l'altitude, la salinité (douce ou saumâtre), le degré d'oxygénation et la stratification du dioxygène, le caractère courant ou stagnant, l'isolement géographique ou inversement les impacts anthropiques telle la pollution. En général, les milieux aquatiques sont étudiés en surface et en profondeur (où se situent les sédiments), et dans le cas des lacs stratifiés, en fonction de leur stratification en épilimnion, métalimnion et hypolimnion par exemple. La diversité taxonomique et fonctionnelle ainsi que l'abondance des archées varient énormément suivant le site d'étude et l'horizon analysé. Tout comme les communautés de bactéries, on retrouve des archées significativement différentes entre la colonne d'eau et les sédiments de ces environnements (Yang *et al.* 2016).

Les communautés d'archées des environnements d'eau douce se stratifient généralement en fonction de l'exposition à la lumière et de la concentration en dioxygène dissous. Celles des zones anoxiques des habitats d'eaux douces renferment notamment une fraction significative d'archées méthanogènes produisant du méthane comme déchet métabolique (voir section 4.3.1.1), un puissant gaz à effet de serre. Selon les estimations, les zones humides contribueraient à hauteur de 20 à 39 % de la production de méthane atmosphérique annuelle, et les environnements lacustres naturels à hauteur de 6 à 16 % (Laskar *et al.* 2018). Ces émissions seraient majoritairement d'origine biotique, issues de la méthanogenèse réalisée par les archées vivant dans les sédiments de ces environnements (Laskar *et al.* 2018). Les *taxa* méthanogènes fréquemment détectés au sein des sédiments d'eau douce, et généralement parmi les plus abondants, appartiennent aux genres *Methanosarcina*, *Methanosaeta* (ou *Methanothrix*), *Methanobacterium*, *Methanomicrobium*, *Methanoculleus* et *Methanomethylovorans* (Chaban *et al.* 2006 ; Laskar *et al.* 2018). Dans les zones humides, on retrouve des archées méthanotrophes anaérobies pouvant utiliser le méthane, affiliées au groupe ANME-2, ainsi que des archées méthanogènes (confirmées ou putatives) appartenant aux *Methanobacteriota* et aux *Candidatus* « Bathyarchaeota » (Narrowe *et al.* 2017).

De nombreuses nouvelles espèces d'archées méthanogènes ont été récemment découvertes dans les sédiments lacustres. Elles restent cependant peu abondantes au sein des communautés microbiennes totales, mais sont d'une importance capitale pour le cycle du carbone de ces écosystèmes (Narrowe *et al.* 2017).

Les archées non méthanogènes des habitats d'eau douce demeurent moins documentées. Bien qu'elles soient moins étudiées, il est d'ores et déjà établi qu'elles

participent aux différents cycles des nutriments et qu'elles présentent une grande diversité métabolique. Au sein de l'épilimnion des lacs, on rencontre par exemple des archées affiliées aux *Euryarchaeota*, aux *Crenarchaeota* et aux *Thaumarchaeota* (Madigan *et al.* 2018). Dans les sédiments de zone humide, il a été retrouvé des archées affiliées aux *Ca.* «Woesearchaeota» et *Ca.* «Bathyarchaeota» potentiellement impliqués dans des symbioses ou possédant des métabolismes fermentaires (Narrowe *et al.* 2017). Dans les habitats d'eau douce riches en composés azotés, certains *taxa* archéens spécialisés dans l'oxydation de l'ammoniac (NH₃) ont été détectés. Ces archées pourraient jouer un rôle-clé dans le cycle de l'azote, mais demeurent à ce jour peu caractérisées. Enfin, en ce qui concerne les sédiments anoxiques d'eau douce, ils renferment dans certains cas beaucoup plus d'archées que de bactéries. À titre d'exemple, les estimations indiquent que la communauté procaryotique benthique totale du lac Qinghai (Chine) renfermerait entre 51 et 86 % d'archées (Jiang 2008). On retrouve de plus un effet de saisonnalité sur les communautés d'archées au niveau de la colonne d'eau (Yang *et al.* 2016).

4.3.2.2. Les environnements océaniques

Les mers et les océans renferment une diversité de provinces océaniques et de niches écologiques habitées par des micro-organismes, parmi lesquels il y a des archées (figure 4.4.E). Ces provinces se répartissent du milieu littoral à la pleine mer, de la zone photique à la zone aphotique, et comprennent les régions pélagiques et benthiques de la colonne d'eau, ainsi que les environnements singuliers qui tapissent le fond de la mer, à l'image des zones de coraux profonds, des zones d'émissions de fluides froids, des cheminées hydrothermales, des volcans de boue sous-marins, des sédiments profonds ou encore des bassins anoxiques hypersalés (voir section 4.2.5). La lumière, la température, la localisation géographique, la concentration en dioxygène et en nutriments, la pression, la saison, la salinité, la faune et la flore comptent parmi les facteurs qui ont une influence majeure sur les communautés microbiennes océaniques et donc sur les archées.

À l'instar des bactéries et des micro-algues, il existe de larges différences spatiotemporelles dans l'abondance des archées dans les environnements marins et océaniques (Chaban *et al.* 2006). Une étude menée au niveau de l'océan Pacifique a montré qu'entre 1 et 5 km de profondeur, les abondances entre bactéries et archées semblent équivalentes (Madigan *et al.* 2018). Des analyses basées sur le gène ribosomique de l'ARN 16S et réalisées au niveau de différentes mers et océans ont, quant à elles, indiqué que les archées représentent entre 14 % et 60 % des cellules procaryotes totales (Chaban *et al.* 2006). Enfin, des études menées sur des sédiments marins profonds de la marge du Pérou tendent à indiquer que les archées peuvent représenter jusqu'à 98 % de la communauté microbienne totale au niveau de certains horizons sédimentaires profonds (Biddle *et al.* 2006).

Les archées pélagiques marines sont beaucoup plus documentées et connues que les archées des environnements d'eau douce. Indépendamment des archées méthanogènes, les archées marines planctoniques peuvent être classées en 4 différents groupes référencés *Marine Group* (MG), selon la séquence de leur gène ribosomique 16S (NB : cette classification est en cours de remaniement) (Chaban *et al.* 2006 ; Adam *et al.* 2017 ; Santoro *et al.* 2019). Les *Thaumarchaeota* (MG-I) sont chimiolithoautotrophes et sont présentes dans la majorité des environnements marins connus. Elles contribuent significativement aux cycles du carbone et de l'azote par l'oxydation de l'ammoniac (NH₃) (Santoro *et al.* 2019). Les archées appartenant au groupe *Ca.* «*Thalassoarchaea*» (MG-II) sont généralement hétérotrophes et photohétérotrophes, spécialisées dans l'utilisation de molécules de haut poids moléculaire au sein de la colonne d'eau. Leur abondance est étroitement liée à celle du phytoplancton et de la matière organique associée. La diversité et l'abondance de ce groupe sont significativement impactées par les saisons et le cycle nyctéméral (Santoro *et al.* 2019). Les archées appartenant au groupe *Ca.* «*Pontarchaeota*» (MG-III) sont hétérotrophes et se retrouvent dans la colonne d'eau, notamment en profondeur ; ce groupe demeure peu documenté à ce jour (Santoro *et al.* 2019). Le groupe d'archées MG-IV, quant à lui, ne renferme actuellement que quelques souches provenant des fonds océaniques polaires, nord-atlantique et méditerranéen, et est proche d'un point de vue phylogénétique des archées appartenant à l'ordre des *Halobacteria* (Santoro *et al.* 2019).

Dans la colonne d'eau, on retrouve une large fraction de *Thaumarchaeota* (MG-I) oxydant l'ammoniac comme source d'énergie. On retrouve ce métabolisme par exemple chez certaines *Nitrosopumilales* (Chaban *et al.* 2006 ; Madigan *et al.* 2018 ; Santoro *et al.* 2019). Ces archées ayant une très forte affinité pour l'ammoniac sont quantitativement dominantes au sein de la zone pélagique, particulièrement au niveau de la zone aphotique mésopélagique. Dans la colonne d'eau de certains points du globe, il est également possible de trouver des membres des lignées des *Pontarchaea* (MG-III) et des *Ca.* «*Thalassoarchaea*» (Adam *et al.* 2017). Les archées photohétérotrophes sont également très fréquemment rencontrées dans les eaux océaniques. Ce métabolisme est détenu, notamment, par certains représentants des *Euryarchaeota* du Marine Group II se développant grâce à la lumière *via* l'utilisation de protéorhodopsines (Tully 2019). Cependant, au sein de la zone pélagique, les archées restent encore partiellement méconnues en raison de leur faible abondance par rapport aux bactéries (Madigan *et al.* 2018). Les connaissances des archées de la zone pélagique se limitent essentiellement aux *Euryarchaeota*, *Crenarchaeota* et *Thaumarchaeota*.

Les sédiments marins présentent des paramètres environnementaux totalement différents de ceux de la colonne d'eau, à commencer par l'absence de lumière. Ils hébergent des communautés d'archées très différentes, tant au niveau taxonomique qu'au niveau fonctionnel, notamment au niveau des horizons sédimentaires les plus profonds. La température y est plus basse que dans les eaux océaniques de surface, pouvant atteindre les 3 à 4 °C dans les premiers mètres des sédiments, avant de

réaugmenter ensuite avec la profondeur d'enfouissement. La pression croît également avec la profondeur (poids de la colonne d'eau et des sédiments/roches), alors que le dioxygène et les autres oxydants forts décroissent progressivement. La structure et la composition des communautés microbiennes sédimentaires sont principalement régies par les sources de carbone et les accepteurs d'électrons disponibles au niveau des différentes couches lithologiques. Les sédiments marins abritent notamment des archées méthanogènes de la classe des *Methanomicrobia* et des genres *Methanococcus*, *Methanogenium* et *Methanoculleus* (Chaban *et al.* 2006) (Orcutt *et al.* 2011). À l'instar de nombreux écosystèmes, les sédiments marins présentent des caractéristiques environnementales très diversifiées, en termes de séquences lithologiques, et de paramètres physiques et chimiques, lesquels dépendent à la fois de la localisation du site d'étude, de son contexte géologique et de la profondeur des horizons sédimentaires étudiés. Il n'est donc pas surprenant d'y trouver des communautés d'archées riches et variées (Parkes *et al.* 2014). De manière générale, on retrouve une faible abondance d'archées affiliées aux *Thaumarchaeota* (MG-I) et aux *Crenarchaeota*, dans les sédiments superficiels oxiques (Orcutt *et al.* 2011). Au niveau de la zone de transition méthane-sulfate (SMTZ), on observe souvent des associations syntrophiques sous forme de *consortia* ou de tapis microbiens, entre des archées méthanogènes oxydant le méthane (ANME) et des bactéries sulfato-réductrices. En plus de consommer le méthane, les archées appartenant aux euryarchées ANME-1 seraient, selon toute vraisemblance, également impliquées dans sa production (Beulig *et al.* 2019).

Des archées hétérotrophes peuplent également les sédiments marins. Elles sont affiliées aux *Candidatus* «*Izermarchaea*» (*Marine Benthic Group - D*) ainsi qu'aux *Candidatus* «*Bathyarchaeota*» (Adam *et al.* 2017).

4.3.2.3. Les deltas et les estuaires

À l'interface entre eaux douces et eaux salées se trouvent des environnements particuliers : les deltas et les estuaires. Ces milieux sont caractérisés par une salinité intermédiaire entre celle de l'eau de mer et celle des fleuves/rivières, ainsi que par une forte concentration en nutriments. Les archées semblent être omniprésentes et diversifiées dans ces environnements singuliers (Chaban *et al.* 2006 ; Liu *et al.* 2018).

Les communautés d'archées semblent varier significativement en fonction de la localisation géographique de l'estuaire. En effet, la latitude de l'estuaire semble être le paramètre ayant le plus d'incidence sur la composition des communautés archéennes (Liu *et al.* 2018). L'étude des communautés microbiennes associées à 24 deltas de par le monde a montré que certaines lignées d'archées sont fréquemment rencontrées et prédominent dans ces habitats, à savoir les *Thaumarchaeota*, les *Bathyarchaeota* et les *Euryarchaeota* (Liu *et al.* 2018). D'autres études ont mis en évidence la présence d'archées affiliées aux *Theionarchaea*, aux *Altiarchaeales* et aux *Hadesarchaea* au niveau de certains estuaires (Adam *et al.* 2017).

En conclusion, dans l'état actuel des connaissances, les communautés archéennes des environnements aquatiques sont extrêmement diversifiées au niveau taxonomique et physiologique, et les archées sont abondantes dans certaines niches aquatiques bien spécifiques. Certaines lignées d'archées sont endémiques d'un certain type d'habitat alors que d'autres ont une répartition plus ubiquitaire (Auguet *et al.* 2010). Par exemple, on retrouve au niveau des sédiments d'eau douce et des sédiments marins des archées appartenant aux lignées des *Lokiarchaeota*, des *Thorarchaeota*, et des *Ca. «Izemararchaea»*, les dernières étant aussi présentes dans les estuaires (Adam *et al.* 2017). Les archées méthanogènes *Methanomassiliicoccales* ont, elles aussi, été détectées dans les océans, les zones humides et dans une grande diversité d'environnements non aquatiques, à savoir des milieux terrestres ou digestifs (Evans *et al.* 2019). Certaines archées peuvent se développer en association avec d'autres organismes tels que des métazoaires, des plantes mais aussi des champignons, des protozoaires et des bactéries en formant des associations symbiotiques (Chaban *et al.* 2006 ; Wrede *et al.* 2012). Selon toute vraisemblance, les environnements aquatiques recèlent une diversité de lignées d'archées et de fonctions microbiennes encore inconnues. Les archées habitant les sédiments par exemple ne sont connues que partiellement du fait de la concentration des études sur les archées méthanogènes uniquement. Une grande diversité d'archées bien que semblant peu abondante reste à découvrir au sein des sédiments ainsi que leur fonction et impact dans l'écosystème. De plus, de nombreux environnements reliés aux habitats aquatiques et peuplés par des archées ont été assez peu étudiés, à l'image de la croûte océanique ou de certains aquifères souterrains (Flemming et Wuertz 2019). Si de nombreuses investigations ont porté sur l'étude de la diversité spécifique et fonctionnelle des archées des environnements aquatiques, la place de nombreux *taxa* d'archées dans la chaîne trophique de leur habitat n'a pas été abordée, et les relations de symbioses et prédatons demeurent encore largement méconnues et feront l'objet de la plus grande attention dans les années à venir (Santoro *et al.* 2019).

4.3.3. Les environnements liés aux activités humaines : exemple du traitement des déchets et des digesteurs anaérobies (méthaniseurs)

Les activités humaines (extraction de métaux, drainages miniers acides, extraction de pétrole, digesteurs anaérobies, déchets ménagers solides, compostage, réseaux de distribution de l'eau, traitement des eaux usées, etc.) engendrent la création de nombreux habitats favorables au développement d'archées. Le traitement des déchets et des eaux usées, par exemple, représente un enjeu sociétal majeur, les déchets représentant une source de pollution dont une mauvaise gestion pourrait avoir un impact fort préjudiciable sur la santé humaine et l'environnement.

Les stations d'épuration fournissent divers habitats pour les micro-organismes, et notamment les archées, lesquelles interviennent activement dans le traitement des déchets. Suivant le traitement des eaux usées qui est appliqué, les

déchets peuvent être laissés en conditions anaérobies ou en conditions aérobies. Si les conditions sont anoxiques, une digestion anaérobie aura lieu et impliquera des communautés microbiennes spécifiques et notamment des archées méthanogènes. Les eaux usées peuvent également être laissées en conditions oxiques, impliquant majoritairement des communautés de micro-organismes hétérotrophes dégradant les composés organiques.

La digestion anaérobie repose sur une chaîne syntrophique de réactions métaboliques au sein d'un écosystème complexe. Elle est schématiquement divisée en quatre étapes successives appelées l'hydrolyse, l'acidogénèse, l'acétogénèse puis la méthanogénèse.

Au sein des écosystèmes de méthanisation des déchets organiques, on retrouve généralement des archées affiliées aux ordres des *Methanosarcinales* (méthanogénèse acétoclastique, hydrogénotrophe ou méthylotrophe), des *Methanobacteriales* (méthanogénèse hydrogénotrophe) et/ou des *Methanomicrobiales* (méthanogénèse hydrogénotrophe) (Nguyen *et al.* 2018). La température, la concentration en matière organique, le temps d'incubation et la nature du substrat pour la digestion anaérobie vont avoir un impact significatif sur les communautés microbiennes totales et donc sur les communautés d'archées (Nguyen *et al.* 2018). Suivant la nature des déchets présents et de la composition de la communauté microbienne, différents produits de dégradations seront générés, puis utilisés finalement comme substrat dans l'une ou l'autre des voies de méthanogénèse. Ainsi, la dégradation primaire des déchets organiques en CO₂, en formate, en acétate, et/ou en composés méthylés structurera spécifiquement les communautés d'archées méthanogènes intervenant dans la dégradation terminale de la matière organique en méthane, modifiant les abondances et proportions des archées présentes, et sélectionnant les *taxa* archéens les plus adaptés à ces niches écologiques.

Les archées méthanogènes jouent donc un rôle majeur dans la digestion anaérobie, en intervenant en fin de la chaîne syntrophique pour dégrader les petites molécules carbonées en méthane et/ou CO₂ (Chaban *et al.* 2006). De plus, les archées méthanogènes hydrogénotrophes permettent en plus de dégrader le dioxyde de carbone et le dihydrogène générés par la digestion anaérobie, ce qui permet en outre d'abaisser la pression dans le système et de limiter l'effet inhibiteur de dihydrogène sur la croissance de certains micro-organismes (Nguyen *et al.* 2018).

En plus des *taxa* cités ci-dessus, on retrouve dans les digesteurs anaérobies (ou méthaniseurs) des archées appartenant aux lignées des *Ca.* «*Methanofastidiosa*» et des *Ca.* «*Verstraetearchaeota*», lesquelles sont parfois aussi détectées dans les sédiments d'eau douce (Adam *et al.* 2017). Dans les stations d'épuration, il est fréquent de trouver des représentants des genres *Methanosaeta*, *Methanobrevibacter*, *Methanosarcina* et *Methanobacterium* (Chaban *et al.* 2006).

Des archées non méthanogènes sont également présentes dans les méthaniseurs. Elles sont affiliées aux *Crenarchaeota*, aux *Ca.* «*Bathyarchaeota*» et aux *Thaumarchaeota*. Ces archées, vraisemblablement très minoritaires par rapport aux méthanogènes, sont impliquées dans l'oxydation de l'ammoniac, la dégradation

des protéines et/ou la dégradation des composés aromatiques. Leur présence semble étroitement liée à celle des archées méthanogènes acétoclastes.

Les réseaux d'eau hébergent, eux aussi, des archées méthanogènes, et ces archées pourraient dans certains cas être associées à de la corrosion. En effet, la présence de méthanogènes hydrogénotrophes affiliés aux genres *Methanogenium*, *Methanoplanus* et *Methanocalculus* serait potentiellement associée à de la corrosion directe, par dépolarisation cathodique, ces *taxa* utilisant le H₂ du métal comme donneur d'électrons. De plus, certaines archées méthanogènes acétoclastes affiliées aux *Methanosaeta* pourraient entraîner de la corrosion de manière indirecte en se développant en association avec des bactéries sulfato-réductrices dont l'interaction avec les matériaux provoque une corrosion microbiologique directe ou une accélération des processus de corrosion en cours (Zhang *et al.* 2003 ; Chaban *et al.* 2006).

4.3.4. Microbiomes des animaux

Le microbiote peut se définir comme l'ensemble des micro-organismes se développant dans un environnement spécifique, chez un hôte végétal ou animal. La composition microbienne des microbiotes varie suivant l'espèce de l'hôte, son état de santé ou encore l'organe colonisé (ou microbiome). L'ensemble des archées du microbiome d'un hôte donné constitue ce que l'on appelle l'archéome.

4.3.4.1. Le microbiome des coraux et des éponges

Le microbiome des éponges est composé de champignons microscopiques, de protistes, de micro-algues, de (cyano)bactéries et d'archées se développant dans la mésohyle (ou matrice extracellulaire) de l'hôte (Hentschel *et al.* 2012) (figure 2.4.F). Les archées associées aux éponges sont distinctes de celles retrouvées dans l'environnement naturel des éponges et peuvent parfois co-évoluer avec leur hôte (Hallam *et al.* 2006 ; Taylor *et al.* 2007). Les principales lignées d'archées associées aux éponges appartiennent aux *Thaumarchaeota* et aux *Euryarchaeota* (Hentschel *et al.* 2012). À titre d'exemple, les *Thaumarchaeota* *Cenarchaeum symbiosum* et *Nitrosopumilus maritimus* participeraient à l'élimination des déchets azotés produits par leur hôte (*Axinella* spp.) par l'oxydation et la nitrification de l'urée et de l'ammoniac (Hallam *et al.* 2006).

Plusieurs lignées d'archées se développent dans le mucus produit par les polypes des coraux. Les *Thaumarchaeota*, et majoritairement l'espèce *Nitrosopumilus maritimus*, constituent la principale lignée d'archées peuplant le mucus corallien (Nachshon 2008). Comme chez les éponges, les *Thaumarchaeota* pourraient avoir un rôle potentiel dans l'élimination des déchets azotés de l'hôte. La cohorte archéenne associée aux coraux renferme également plusieurs clades d'*Euryarchaeota* (*Thalassoarchaeota*, *Pontarchaeota*, *Thermoplasmatales* et *Halobacteria*).

4.3.4.2. Les microbiotes intestinaux des termites et des ruminants

Les tractus digestifs sont également peuplés d'archées méthanogènes. Ainsi, des méthanogènes ont été mis en évidence dans le microbiote intestinal des arthropodes, des oiseaux, des reptiles et des mammifères. La méthanogenèse permet notamment une élimination indirecte du surplus de dihydrogène issu des fermentations microbiennes, lequel est potentiellement toxique pour le reste de la communauté microbienne. À ce jour, toutes les archées méthanogènes qui ont été mises en évidence dans des tractus digestifs humains ou animaux sont affiliées aux *Euryarchaeota*.

Les termites subtropicaux rejettent annuellement dans l'atmosphère entre 2 et 22 Tg (entre 2 000 000 et 22 000 000 tonnes) de méthane (Kirschke 2013). Suivant leur régime alimentaire et la présence ou non de symbiontes protozoaires dans leurs intestins, deux grands groupes de termites peuvent être distingués : les termites supérieurs et les termites inférieurs (Lange *et al.* 2005). Les termites supérieurs ont un régime alimentaire diversifié et ne forment pas de symbiose avec des protozoaires. Les principaux ordres d'archées méthanogènes se développant dans leur intestin sont des *Methanobacteriales*, des *Methanomassiliicoccales*, des *Methanomicrobiales* et des *Methanosarcinales* (Brune 2014). Des organismes non méthanogènes affiliés aux *Thaumarchaeota* et aux *Crenarchaeota* y sont également retrouvés de manière plus marginale. Les termites inférieurs se nourrissent de bois et entretiennent une symbiose avec des protozoaires ciliés (*Ciliophora*). Ces ciliés sont eux-mêmes en interaction mutualiste avec des archées méthanogènes sous forme d'ecto- ou endosymbiose. Lors du processus de dégradation de la cellulose, les ciliés produisent du lactate, de l'acétate, du dioxyde de carbone et du dihydrogène. L' H_2 et le CO_2 sont utilisés alors comme source d'énergie et de carbone par les archées méthanogènes hydrogénotrophes (Brune 2014). Chez les termites inférieurs, les principaux *taxa* méthanogènes présents sont affiliés au genre *Methanobrevibacter* (*Mbb.*) (*Methanobacteriales*) (Brune 2014). Il est important de noter que des mécanismes similaires de production de méthane existent chez d'autres insectes, tels que les blattes.

Les ruminants sont d'importants producteurs de méthane par l'émission quotidienne de 250 à 500 litres de méthane (Lange *et al.* 2005) (figure 4.4.G). Comme chez les termites inférieurs, la panse des ruminants est colonisée par des protozoaires

ciliés. Les processus de dégradation de la cellulose et de production de méthane y sont similaires. Dans le rumen des vaches, les *Methanobacteriaceae* peuvent représenter jusqu'à 92 % des archées totales, et 20 à 50 % appartiennent à l'espèce *Mbb. ruminantium* (Lange *et al.* 2005 ; Moissl-Eichinger *et al.* 2018). D'autres lignées d'archées méthanogènes ont également été mises en évidence dans le rumen bovin : des *Methanomicrobiales*, des *Methanosarcinales* et des *Methanomassiliicoccales* (Söllinger *et al.* 2016 ; Moissl-Eichinger *et al.* 2018). Les représentants de ces lignées sont hydrogénotrophes ou méthylotrophes. Des séquences d'archées non méthanogènes ont également été retrouvées dans le tractus gastro-intestinal de chèvres : elles sont affiliées aux *Desulfurococcaceae* (*Crenarchaeota*) et au genre *Archaeoglobus* (*Archaeoglobi*) (Moissl-Eichinger *et al.* 2018).

4.3.4.3. Les microbiomes humains

Le corps humain héberge une importante diversité d'archées. Ces micro-organismes ont colonisé spécifiquement plusieurs microbiomes humains tels que le tractus digestif (bouche, tractus gastro-intestinal et côlon), le système respiratoire (nez, poumons), le système reproducteur (vagin) et la surface de la peau (figure 4.4.H) (Dridi *et al.* 2011 ; Koskinen *et al.* 2017).

Les principaux clades d'archées du tractus digestif humain appartiennent aux *Euryarchaeota*. Six espèces ou espèces-candidates ont à ce jour été isolées ou cultivées d'échantillons gastro-intestinaux humains : *Methanobrevibacter smithii* (*Methanobacteriales*), *Methanosphaera stadmanae* (*Methanobacteriales*), *Methanomassiliicoccus luminyensis* (*Methanomassiliicoccales*), *Haloferax massiliensis* (*Halobacteriales*), *Candidatus* «*Methanomethylophilus alvus*» et *Candidatus* «*Methanomassiliicoccus intestinalis*» (Koskinen *et al.* 2017). Plus marginalement, des séquences de *Crenarchaeota* (*Desulfurococcales*, *Sulfolobales*, *Thermoproteales*), de *Thaumarchaeota* (*Nitrososphaerales*) et de *Woesearchaeota* ont été détectées dans cet environnement complexe (Koskinen *et al.* 2017). Les fonctions de ces *taxa* demeurent peu caractérisées. Représentant de 70 à 90 % des archées du tractus gastro-intestinal, *Methanobrevibacter smithii* est l'espèce archéenne dominante du tractus digestif. Cette espèce est présente dans le tube digestif d'une large fraction de la population (> 95 %). *Haloferax massiliensis* est, à ce jour, l'unique espèce d'archée halophile connue pour être associée au corps humain (Khelaifia et Raoult 2016). Il est intéressant de noter que le septième ordre des méthanogènes, les *Methanomassiliicoccales*, n'a été décrit que récemment à partir de selles humaines (Dridi *et al.* 2012). Cette lignée présente un intérêt médical : ses représentants sont en effet méthylotrophes hydrogéo-dépendants, consommant dans l'intestin des composés produits par le microbiote tels que la triméthylamine (TMA). Le TMA qui est issu de la dégradation de certains aliments (œufs, soja, choux, viande rouge, fruits de mer, etc.) est connu pour favoriser la triméthylaminurie chez des personnes présentant une déficience enzymatique, ou encore l'athérosclérose.

L'utilisation de *Methanomassiliicoccales* sous forme de probiotiques pourrait contribuer à prévenir ces affections (Brugère *et al.* 2014). D'autres archées méthanogènes semblent au contraire potentiellement délétères pour la santé. C'est notamment le cas des *Methanobrevibacter* spp. dont le développement est corrélé à la prise de poids, au développement de parodontites et d'abcès cérébraux (Dridi *et al.* 2011 ; Koskinen *et al.* 2017 ; Moissl-Eichinger *et al.* 2018).

À ce jour, les espèces archéennes isolées depuis la cavité buccale (muqueuses et plaques sous-gingivales) se limitent aux *Methanobacteriales* *Mbb. oralis* et *Mbb. smithii*. Cependant, la présence de séquences affiliées à d'autres *Euryarchaeota* (*Methanomassiliicoccales*, *Candidatus* «*Mbb. massiliensis*») et à des *Thaumarchaeota* révèle la présence d'une plus vaste diversité d'archées dans cet environnement (Moissl-Eichinger *et al.* 2018). Le microbiote vaginal compte également des archées. À ce jour, *Mbb. smithii* est la seule archée connue pour s'y développer.

Chez l'être humain, l'archéome représente environ 4,2 % des procaryotes se développant sur la peau (Probst 2013). Les deux grands *phyla* d'archées retrouvés sur cet organe sont les *Thaumarchaeota* et les *Euryarchaeota*, avec des prévalences respectives de 88 et 12 % sur le torse (Probst *et al.* 2013). Parmi les *Thaumarchaeota* détectées, le genre *Nitrososphaera* pourrait avoir un rôle dans l'oxydation de l'ammoniac et de l'urée présentes dans la transpiration. D'après certains auteurs (Moissl-Eichinger *et al.* 2018), ce phénomène améliorerait la qualité de la peau et réduirait l'odeur de sudation. Les *Euryarchaeota* retrouvées sur la peau sont soit des archées halophiles (*Halobacteriaceae*), soit, curieusement, des archées méthanogènes (*Methanobrevibacter*, *Methanomethylovorans*, *Methanosarcina*).

Étonnamment, l'archéome peuplant la cavité nasale diffère sensiblement de celui retrouvé dans les poumons. Cette partie du corps héberge des lignées retrouvées à la fois dans le tractus digestif et sur la peau : des *Thaumarchaeota* et des *Euryarchaeota* méthanogènes (*Methanobrevibacter*). Peu de données sont à ce jour disponibles sur la diversité archéenne associée aux poumons. D'après certains auteurs (Koskinen *et al.* 2017), les *Candidatus* «*Woesearchaeota*» constituent le principal (≈ 66 % des séquences) taxon archéen présent dans les poumons, suivi de lignées encore inconnues affiliées aux DPANN (≈ 32 %), et de *Thaumarchaeota* (≈ 2 %). Les rôles et les interactions de ces lignées avec leur hôte ne sont pas encore élucidés.

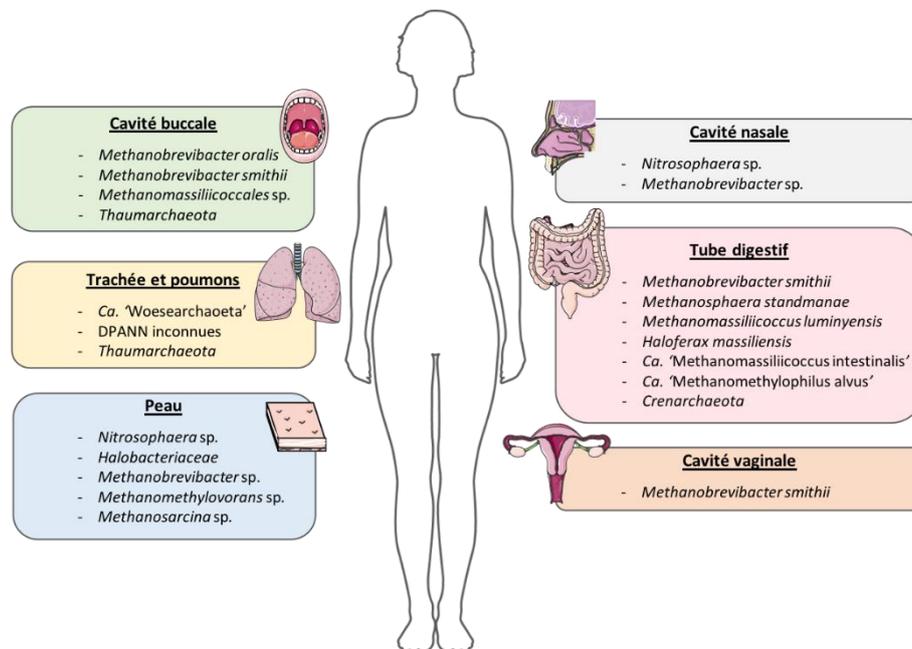


Figure 4.4. Les taxa archéens des différents microbiotes du corps humain (image modifiée d'après ©Sevier Medical Art)

4.4. Les archées résistant aux efforts de mise en culture

La description de nouveaux *taxa* microbiens a reposé, des décennies durant, sur leur isolement et leur caractérisation physiologique, métabolique et chimiotaxonomique. Au milieu des années 1990, les premiers génomes de souches d'archées cultivées ont été séquencés. Le premier d'entre eux était celui du méthanogène *Methanocaldococcus jannaschii*, publié en 1996 (Bult *et al.* 1996). Par la suite, les séquençages de nouveaux génomes ont augmenté de manière exponentielle au fil des ans, et quelques génomes ont pu être reconstruits à partir de génomes de communautés (= métagénomes) issus d'environnements présentant une faible diversité.

Depuis un peu plus de 5 ans, le nombre de génomes d'archées disponibles dans les banques de données a décuplé suite au formidable essor des méthodes de génomique sur cellule individuelle isolée et des approches de métagénomique. La

réduction des coûts de séquençage, combinée aux avancées des méthodes computationnelles de traitement des données, ont notamment permis de faire des progrès colossaux dans l'assemblage de génomes à partir de métagénomes. Ces méthodes permettent désormais d'aborder les habitats complexes, caractérisés par une richesse spécifique très importante, qui jusqu'à récemment étaient exclus de ce type d'analyses. Des génomes complets ont pu être reconstruits grâce à ces approches élaborées. Toutefois, le plus souvent, les « génomes assemblés de métagénomes » ou MAG (*metagenome-assembled genomes*) sont incomplets ou susceptibles de comporter des contigs issus de plusieurs souches phylogénétiquement proches et possédant des séquences difficilement discriminables. La description d'un MAG s'accompagne donc généralement d'une évaluation de sa qualité, exprimée par la complétude du génome assemblé et du degré de contamination de l'assemblage.

L'obtention de nombreux MAG appartenant à des lignées d'archées sans représentants cultivés a apporté des éclaircissements sur la position phylogénétique de ces groupes microbiens ainsi que sur l'arbre du vivant. Elle a aussi permis d'émettre des hypothèses sur le métabolisme des *taxa* de ces lignées ne possédant pas de représentants cultivés à l'heure actuelle. Le tableau 4.3, sans être exhaustif, liste quelques exemples de groupes archéens pour lesquels des hypothèses métaboliques et fonctionnelles ont été émises au vu de leur contenu génétique. Les études de métagénomique ont notamment révolutionné nos connaissances des lignées d'archées méthanogènes, en démontrant l'importance de certaines voies de méthanogenèse (la voie méthylotrophe hydrogène-dépendante notamment) chez les archées, l'existence de nouvelles voies (méthanogenèse méthoxydotrophe), et en établissant que les archées méthanogènes ne sont pas exclusivement affiliées aux *Euryarchaeota* (Evans *et al.* 2019). Il est fort probable que les hypothèses métaboliques émises grâce aux MAG guideront la mise en culture, voire l'isolement, de lignées d'archées connues uniquement au travers de séquences génomiques.

4 Habitats des archées et physiologies associées

Phylum	MAGs/bins	Environnement	Métabolisme hypothétique	Référence
<i>Candidatus</i> « <i>Methanofastidiosa</i> » sp. (WSA2)	ADurb1213_Bin02801 U11si0214_Bin055 B15fssc0709_Meth_Bin003	Bioréacteurs de traitement des eaux usées	Méthanogénèse par réduction des composés méthyl-thiols, avec le H ₂ et le CO comme donneurs d'électrons et l'acétate, le malonate ou le propionate comme source de carbone	(Nobu <i>et al.</i> 2016)
<i>Candidatus</i> « <i>Verstraetearchaeota</i> »	V1 V2 V3 V4 V5	Digesteurs anaérobies	Méthanogénèse méthylo-trophe hydrogénéo-dépendante ; Utilisation de carbone organique	(Vanwonterghem <i>et al.</i> 2016)
<i>Candidatus</i> « <i>Syntrophoarchaeum</i> » sp.	GoM-Arch87-1 GoM-Arch87-2	Sédiments de sources hydrothermales	Oxydation de butane	(Laso-Pérez <i>et al.</i> 2016)
<i>Candidatus</i> « <i>Altiarchaeum hamiconexum</i> »	CG Bin14	Réservoir de stockage de dioxyde de carbone en subsurface	Métabolisme anaérobie du glucose	(Emerson <i>et al.</i> 2016)
<i>Candidatus</i> « <i>Thorarchaeota</i> » sp.	WOR bin SMTZ-83 WOR bin SMTZ-45	Zones de transition méthane-sulfate de sédiments estuariens	Acétogénèse Sulfo- et thiosulfato-réduction	(Seitz <i>et al.</i> 2016)
<i>Candidatus</i> « <i>Hadesarchaea</i> » sp. (SAGMEG)	Yellowstone hot spring bin 45 WOR sediment bin DG-33 Yellowstone hot spring bin N21	Sources chaudes terrestres ou sédiments estuariens	Oxydation du CO ou de l'H ₂ Réduction du nitrite en ammoniac (DNRA)	(Baker <i>et al.</i> 2016)

<i>Candidatus</i> « <i>Theionarchaea</i> » sp.	WOR bin DG-70 WOR bin DG-70-1	Sédiments estuariens	Dégradation des protéines et acides aminés en pyruvate et acétyl Co-A Oxydation d'acétate Réduction S° et S ₂ O ₃ ²⁻	(Lazar <i>et al.</i> 2017)
<i>Candidatus</i> « <i>Woesearchaeota</i> » sp.	AR20	Aquifère souterrain	Mode de vie parasite ou symbiotique	(Castelle <i>et al.</i> 2015)
<i>Candidatus</i> « <i>Diapherotrites</i> » sp.	AR10	Aquifère souterrain	Fermentation	(Castelle <i>et al.</i> 2015)
<i>Candidatus</i> « <i>Pacearchaeota</i> » sp.	AR13	Aquifère souterrain	Hétérotrophie, fermentation, dégradation de polysaccharides	(Castelle <i>et al.</i> 2015)

Tableau 4.3. Métabolismes hypothétiques de lignées d'archées ne possédant aucun représentant isolé à ce jour

4.5. Défis à relever et exemple de réussite

Si la diversité des *taxa* archéens et leurs principaux habitats commencent à être assez bien connus, de nombreux challenges restent à relever pour appréhender la biologie et l'écologie des archées dans les différents biomes. Parmi les défis à relever à l'avenir figurent la détermination de l'abondance des archées dans leurs habitats et le décryptage de leur physiologie.

En effet, les données sur les abondances des archées dans les écosystèmes demeurent très parcellaires et insuffisantes pour en dégager des tendances générales. De même, la physiologie des archées connues simplement par des MAG est purement hypothétique et nécessite d'être validée par des approches fonctionnelles. Aujourd'hui, si la communauté scientifique s'accorde sur le fait qu'il faut abandonner l'axiome selon lequel seulement 1 % des micro-organismes unicellulaires sans noyau de tous les environnements peuvent être cultivés, il n'en demeure pas moins que l'immense majorité des bactéries et des archées demeurent incultivées (Steen *et al.* 2019). La physiologie de la multitude de *taxa* incultivés est donc inconnue ou

uniquement hypothétique. Or, la mise en œuvre d'approches fonctionnelles, l'analyse approfondie du potentiel physiologique d'une souche et l'étude des chemins métaboliques impliqués sont plus aisées lorsque l'on dispose de cultures (clonales ou non) des *taxa* d'intérêt. Cultiver les micro-organismes incultivés demeure donc un enjeu d'actualité.

La physiologie des archées disponibles en culture est, par définition, en partie connue car on connaît les nutriments à leur fournir pour obtenir une croissance ainsi que des conditions physico-chimiques permettant leur développement. Pourtant, il est important de souligner qu'on découvre fréquemment de nouvelles propriétés physiologiques chez des souches cultivées depuis longtemps, d'autres combinaisons physico-chimiques autorisant leur croissance ou d'autres réactions rédox permettant de produire de l'énergie qui n'avaient pas été testées auparavant. À titre d'exemple, les euryarchées du genre *Thermococcus* ont été cultivées et décrites pour la première fois en 1983 (Zillig *et al.* 1983), et ont longtemps été considérées dans l'esprit collectif comme étant des chimio-organohétérotrophes sulforéductrices. Il a fallu attendre 2004 pour découvrir que certains *taxa* de ce genre peuvent également se développer par carboxydotrophie (Sokolova *et al.* 2004). Et les exemples de ce type sont nombreux. Au fil des années et des découvertes de nouvelles voies métaboliques microbiennes, on s'est aperçu que des *taxa* disponibles dans les collections de micro-organismes avaient un éventail de propriétés physiologiques plus large que celui décrit au moment de leur isolement. L'étude de la physiologie microbienne est loin d'avoir révélé tous ses secrets et promet donc de belles découvertes dans le futur.

Parmi les succès récents de mise en culture d'archées pouvant servir de source d'inspiration, citons par exemple les travaux d'une équipe japonaise qui ont permis, après 12 ans d'efforts, de cultiver le premier représentant des Lokiarchées Asgard, et de mettre fin à un débat sur le contenu génétique de ces archées (Imachi *et al.* 2020). Les ancêtres de ces archées pourraient être à l'origine de l'émergence des eucaryotes. La souche cultivée dans cette étude, *Candidatus* «Prometheoarchaeum syntrophicum» (souche MK-D1), est une coque anaérobie mésophile de petite taille, présentant de longues protusions, et dégradant des acides aminés et des peptides au travers d'une association syntrophique avec un partenaire microbien consommant le dihydrogène ou le formate produits. La réussite de cette mise en culture repose sur la combinaison d'approches culturelles élaborées (mise au point d'un réacteur de culture en continu mimant les conditions *in situ* des sédiments riches en méthane), d'une bonne connaissance de la physiologie microbienne (ajout de cocktails d'antibiotiques et d'inhibiteurs des souches cocultivées), de méthodes moléculaires ou analytiques de suivi des *taxa* et des substrats, et enfin d'une bonne dose de patience et de persévérance.

4.6. Conclusion

Les archées sont donc omniprésentes sur Terre et ont su coloniser tous les habitats terrestres où il y a de la vie. Différentes lignées d'archées peuplent ainsi des habitats caractérisés par un large éventail de conditions de températures, de salinités, de pHs, de pressions, de luminosité, ou encore des niches caractérisées par des teneurs variables en eau, en dioxygène et en nutriments.

Découvertes à l'origine dans les environnements considérés comme extrêmes, qu'elles dominent souvent en termes de biomasse, les archées peuplent aussi un large panel d'environnements plus ordinaires, non extrêmes, décrits dans ce chapitre. Dans la plupart des biomes où elles sont présentes, les archées jouent des rôles cruciaux dans le fonctionnement de l'écosystème, notamment de par leur rôle dans les flux de matière et d'énergie, à l'image des archées méthanogènes qui interviennent dans l'étape ultime de reminéralisation de la matière organique.

Les archées des environnements extrêmes peuvent être utilisées comme modèles pour l'étude des origines de la vie sur Terre, certains de ces environnements correspondant à des analogues de la Terre primitive. Les conditions environnementales dans lesquelles vivent ces archées peuvent contribuer à définir les conditions d'habitabilité terrestre et être extrapolées à l'étude de la vie extraterrestre.

Les archées représentent également des modèles d'étude pertinents pour comprendre la diversité des voies métaboliques microbiennes et la diversité des réactions d'oxydoréduction permettant la production d'énergie. Étant donné que de nombreuses archées détiennent des records de vie dans des conditions extrêmes, elles représentent aussi d'excellents modèles d'étude de l'adaptation des organismes aux paramètres physico-chimiques environnementaux.

4.7. Bibliographie

- Adam, P.S., Borrel, B., Brochier-Armanet, C., Gribaldo, S. (2017). The Growing Tree of *Archaea*: New Perspectives on Their Diversity, Evolution and Ecology. *The ISME Journal*, 11(11), 2407-2425.
- Akcil, A., Koldas, S. (2006). Acid Mine Drainage (AMD): causes, treatment and case studies. *Journal of Cleaner Production*, 14(12/13), 1139–114.
- Alegria, T., Giles, R.C., Paterson, E., Robertson-Alertyn, S., Cesco, S., Mimmo, T., Pii, Y., Bulgarelle, D. (2016). Plant-Microbiota Interactions as a Driver of the Mineral Turnover in the Rhizosphere. *Advances in Applied Microbiology*, 95, 1–67.

- Alpana, A., Vishwakarma, P., Adhya, T.K., Inubushi, K., Dubey, S.K. (2017). Molecular ecological perspective of methanogenic archaeal community in rice agroecosystem. *Science of the Total Environment*, 596–597, 136–146.
- Andersen, R., Chapman, S.J., Artz, R.R.E. (2013). Microbial communities in natural and disturbed peatlands: A review. *Soil Biology and Biochemistry*, 57, 979–994.
- Anthony, K.W., Daanen, R., Anthony, P., Schneider von Deimling, T., Ping, C.L., Chanton, J. P., Grosse, G. (2016). Methane emissions proportional to permafrost carbon thawed in Arctic lakes since the 1950s. *Nature Geoscience*, 9(9), 679.
- Asakawa, S., Morii, H., Akagawa-Matsushita, M., Koga, Y., Hayano, K. (1993). Characterization of *Methanobrevibacter arboriphilicus* SA Isolated from a Paddy Field Soil and DNA-DNA Hybridization among *M. arboriphilicus* strains. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 43(4), 683–686.
- Asakawa, S., Akagawa-Matsushita, M., Morii, H., Koga, Y., Hayano, K. (1995). Characterization of *Methanosarcina mazeii* TMA isolated from a paddy field soil. *Current Microbiology*, 31(1), 34–38.
- Auguet, J.C., Barberan, A., Casamayor, E.O. (2010). Global ecological patterns in uncultured *Archaea*. *The ISME Journal*, 4(2), 182–190.
- Bachran, M., Kluge, S., Lopez-Fernandez, M., Cherkouk, A. (2018). Microbial Diversity in an Arid, Naturally Saline Environment. *Microbial Ecology*, 78(2), 494–505.
- Baker, B.J., Banfield, J.F. (2003). Microbial communities in acid mine drainage. *FEMS Microbiology Reviews*, 44(2), 139–152.
- Baker, B.J., Tyson, G.W., Webb, R.I., Flanagan, J., Hugenholtz, P., Allen, E.E., Banfield, J.F. (2006). Lineages of Acidophilic *Archaea* Revealed by Community Genomic Analysis. *Science*, 314(5807), 1933–1935.
- Baker, B.J., Saw, J.H., Lind, A.E., Lazar, C.S., Hinrichs, K.-U., Teske, A.P., Eterna, T.J.G. (2016). Genomic inference of the metabolism of cosmopolitan subsurface *Archaea*, *Hadesarchaea*. *Nature Microbiology*, 1(16002).
- Banerjee, R., Halder, A., Natta, A. (2016). Psychrophilic microorganisms: Habitats and exploitation potentials. *European Journal of Biotechnology and Bioscience*, 4(3), 16–24.
- Bakermans, C. (2012). Psychrophiles: life in the cold. Dans *Extremophiles: Microbiology and Biotechnology*, Anitori, R.P. (dir.). Horizon Scientific Press, Hethersett, 53–76.
- Bang, C., Schmitz, R.A. (2015). Archaea associated with human surfaces: not to be underestimated. *FEMS Microbiology Reviews*, 39, 631–648.
- Beulig, F., Røy, H., McGlynn, S.E., Jørgensen, B.B. (2019). Cryptic CH₄ cycling in the sulfate–methane transition of marine sediments apparently mediated by ANME-1 *archaea*. *The ISME Journal*, 13(2), 250–262.

- Bhattacharyya, A., Majumder, N.S., Basak, P., Mukherji, S., Roy, D., Nag, S., Haldar, A., Chattopadhyay, D., Mitra, S., Bhattacharyya, M., Ghosh, A. (2015). Diversity and Distribution of Archaea in the Mangrove Sediment of Sundarbans. *Archaea*, 968582.
- Biddle, J.F., Lipp, J.S., Lever, M.A., Lloyd, K.G., Sorensen, K.B., Anderson, R., Fredricks, H.F., Elvert, M., Kelly, T.J., Schrag, D.P., Sogin, M.L., Brenchley, J.E., Teske, A., House, C.H., Hinrichs, K.U. (2006). Heterotrophic Archaea dominate sedimentary subsurface ecosystems off Peru. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103, 3846–3851.
- Birrien, J.L., Zeng, X., Jebbar, M., Cambon-Bonavita, M.A., Querellou, J., Oger, P., Bienvenu, N., Xiao, X., Prieur, D. (2011). *Pyrococcus yayanosii* sp. nov., an obligate piezophilic hyperthermophilic archaeon isolated from a deep-sea hydrothermal vent. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 61, 2827–2881.
- Blöchl, E., Rachel, R., Burggraf, S., Hafenbradl, D., Jannasch, H.W., Stetter, K.O. (1997). *Pyrolobus fumarii*, gen. and sp. nov., represents a novel group of archaea, extending the upper temperature limit for life to 113 degrees C. *Extremophiles*, 1(1), 14–21.
- Bowers, K.J., Wiegel, J. (2011). Temperature and pH optima of extremely halophilic archaea: A mini-review. *Extremophiles*, 15(2), 119–128.
- Bowers, K.J., Mesbah, N.M., Wiegel, J. (2009). Biodiversity of poly-extremophilic Bacteria: does combining the extremes of high salt, alkaline pH and elevated temperature approach a physico-chemical boundary for life?. *Saline Systems*, 5(9).
- Bowman, J.P. (2017). Genomics of psychrophilic bacteria and archaea. Dans *Psychrophiles: From Biodiversity to Biotechnology*, Margesin, R. (dir.). Springer, Cham, 345–387.
- Bräuer, S.L., Cadillo-Quiroz, H., Ward, R.J., Yavitt, J.B., Zinder, S.H. (2011). *Methanoregula boonei* gen. nov., sp. nov., an Acidiphilic Methanogen Isolated from an Acidic Peat Bog. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 61(1), 45–52.
- Brugère, J.F., Borrel, G., Gaci, N., Tottey, W., O’Toole, P.W., Malpuech-Brugère, C. (2014). Archaeobiotics. *Gut Microbes*, 5(1), 5–10.
- Brune, A. (2014). Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. *Nature Reviews in Microbiology*, 12(3), 168–180.
- Buée, M., De Boer, W., Martin, F., van Overbeek, L., Jurkevitch, E. (2009). The Rhizosphere Zoo: An Overview of Plant-Associated Communities of Microorganisms, Including Phages, Bacteria, Archaea, and Fungi, and of Some of Their Structuring Factors. *Plant and Soil*, 321(1), 189–212.

- Bult, C.J., White, O., Olsen, G.J., Zhou, L., Fleischmann, R.D., Sutton, G.G., Blake, J.A., FitzGerald, L.M., Clayton, R.A., Gocayne, J.D., Kerlavage, A.R., Dougherty, B.A., Tomb, J.F., Adams, M.D., Reich, C.I., Overbeek, R., Kirkness, E.F., Weinstock, K.G., Merrick, J.M., Glodek, A., Scott, J.L., Geoghagen, N.S., Venter, J.C. (1996). Complete genome sequence of the methanogenic archaeon. *Methanococcus jannaschii*. *Science*, 273(5278), 1058–1073.
- Cassarini, C., Zhang, Y., Lens, P.N. (2019). Pressure Selects Dominant Anaerobic Methanotrophic Phylotype and Sulfate Reducing Bacteria in Coastal Marine Lake Grevelingen Sediment. *Frontiers in Environmental Sciences*, 6, 162.
- Castelle, C.J., Wrighton, K.C., Thomas, B.C., Hug, L.A., Brown, C.T., Wilkins, M.J., Frischkorn, K.R., Tringe, S.G., Singh, A., Markillie, L.M., Taylor, R.C., Williams, K.H., Banfield, J.F. (2015). Genomic expansion of domain archaea highlights roles for organisms from new phyla in anaerobic carbon cycling. *Current Biology*, 25(6), 690–701.
- Cavicchioli, R. (2016). On the concept of a psychrophile. *The ISME journal*, 10(4), 793.
- Cayol, J.-L., Ollivier, B., Alazard, D., Amils, R., Godfroy, A., Piette, F., Prieur, D. (2015). The extreme conditions of life on the planet and exobiology. Dans *Environmental Microbiology: Fundamentals and Applications*, Bertrand, J.C., Caumette, P., Lebaron, P., Matheron, R., Normand, P., Sime-Ngando, T. (dir.). Springer, Dordrecht, 353–394.
- Chaban, B., Ng, S.Y.M., Jarrel, K.F. (2006). Archaeal habitats – From the extreme to the ordinary. *Canadian Journal of Microbiology*, 52, 73–116.
- Chen, S., He, Q. (2016). Distinctive non-methanogen archaeal populations in anaerobic digestion. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 100(1), 419–430.
- Chen, L.X., Mendez-Garcia, C., Dombrowski, N., Servín-Garcidueñas, L.E., Eloë-Fadrosh, E.A., Fang, B.Z., Luo, Z.H. (2018). Metabolic Versatility of Small Archaea *Micrarchaeota* and *Parvarchaeota*. *The ISME Journal*, 12(3), 756–775.
- Chin, K.J., Lukow, T., Conrad, R. (1999). Effect of temperature on structure and function of the methanogenic archaeal community in an anoxic rice field soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(6), 2341–2349.
- Colman, D.R., Poudel, S., Hamilton, T.L., Havig, J.R., Selensky, M.J., Shock, E.L., Boyd, E.S. (2018). Geobiological feedbacks and the evolution of thermoacidophiles. *The ISME Journal*, 12(1), 225–236.
- Cox, M.M. (2010). Rising from the Ashes: DNA Repair in *Deinococcus radiodurans*. *PLOS Genetics*, 6(1), e1000815.

- Dalmasso, C., Oger, P., Selva, G., Courtine, D., L'Haridon, S., Garlaschelli, A., Roussel, E., Miyazaki, J., Reveillaud, J., Jebbar, M., Takai, K., Maignien, L., Alain, K. (2016). *Thermococcus piezophilus* sp. nov., a novel hyperthermophilic and piezophilic archaeon with a broad pressure range for growth, isolated from a deepest hydrothermal vent at the Mid-Cayman Rise. *Systematic and Applied Microbiology*, 39, 440–444.
- Dargie, G.C., Lewis, S.L., Lawson, I.T., Mitchard, E.T.A., Page, S.E., Bocko, Y.E., Ifo, S.A. (2017). Age, Extent and Carbon Storage of the Central Congo Basin Peatland Complex. *Nature*, 542, 7639.
- DeLong, E.F., Pace, N. (2001). Environmental diversity of bacteria and archaea. *Systematic Biology*, 17, 219–232.
- Dick, G.J. (2019). The microbiomes of deep-sea hydrothermal vents: distributed globally, shaped locally. *Nature Reviews in Microbiology*, 50(4), 219–232.
- Dridi, B., Raoult, D., Drancourt, M. (2011). Archaea as emerging organisms in complex human microbiomes. *Anaerobe*, 17(2), 56–63.
- Dridi, B., Henry, M., Richet, H., Raoult, D., Drancourt, M. (2012). Age-Related Prevalence of *Methanomassiliicoccus luminyensis* in the Human Gut Microbiome. *APMIS*, 120(10), 773–777.
- Elshahed, M.S., Najar, F.Z., Roe, B.A., Oren, A., Dewers, T.A., Krumholz, L.R. (2004). Survey of Archaeal Diversity Reveals an Abundance of Halophilic Archaea in a Low-Salt, Sulfide- and Sulfur-Rich Spring. *Applied and Environmental Microbiology*, 70, 2230–2239.
- Emerson, J.B., Thomas, B.C., Alvarez, W., Banfield, J.F. (2016). High CO₂ subsurface metagenomics. *Environmental Microbiology*, 18, 1686–1703.
- Evans, P.N., Boyd, J.A., Leu, A.O., Woodcroft, B.J., Parks, D.H., Hugenholtz, P., Tyson, G.W. (2019). An evolving view of methane metabolism in the Archaea. *Nature Reviews in Microbiology*, 50(4), 219–232.
- Feller, G. (2017). Cryosphere and psychrophiles: Insights into a cold origin of life?. *Life*, 7(2), 25.
- Flemming, H.C., Wuertz, S. (2019). Bacteria and archaea on Earth and their abundance in biofilms. *Nature Reviews in Microbiology*, 17(4), 247–260.
- Gopal, M., Gupta, A. (2016). Microbiome Selection Could Spur Next-Generation Plant Breeding Strategies. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1971.
- Grant, W.D. (2004). Introductory Chapter: Half a Lifetime in Soda Lakes. Dans *Halophilic Microorganisms*, Ventosa, A. (dir.). Springer, Berlin/Heidelberg, 17–31.
- Grant, W.D., Jones, B.E. (2016). Bacteria, Archaea and Viruses of Soda Lake. Dans *Soda Lakes of East Africa*, Shagerl, M. (dir.). Springer International Publishing, New York, 91–147.

- Grant, W.D., Mwatha, W.E., Jones, B.E. (1990). Alkaliphiles: Ecology, Diversity and Applications. *FEMS Microbiology Reviews*, 6(2/3), 255–269.
- Großkopf, R., Stubner, S., Liesack, W. (1998). Novel Euryarchaeotal Lineages Detected on Rice Roots and in the Anoxic Bulk Soil of Flooded Rice Microcosms. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(12).
- Hallberg, K.B., Johnson, D.B. (2001). Biodiversity of acidophilic prokaryotes. *Advances in Applied Microbiology*, 49, 37–84.
- Hallam, S.J., Konstantinidis, K.T., Putnam, N., Schleper, C., Watanabe, Y.I., Sugahara, J., Preston, C., de la Torre, J., Richardson, P.M., DeLong, E.F. (2006). Genomic Analysis of the Uncultivated Marine Crenarchaeote *Cenarchaeum Symbiosum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103, 18296–18301.
- Hartmann, A., Schmid, M., van Tuinen, D., Berg, G. (2009). Plant-driven selection of microbes. *Plant and Soil*, 321(1/2), 235–257.
- Hashimoto, T., Horikawa, D.D., Saito, Y., Kuwahara, H., Kozuka-Hata, H., Shin-I, T., Minakuchi, Y., Ohishi, K., Motoyama, A., Aizu, T., Enomoto, A., Kondo, K., Tanaka, S., Hara, Y., Koshikawa, S., Sagara, H., Miura, T., Yokobori, S.I., Miyagawa, K., Suzuki, Y., Kubo, T., Oyama, M., Kohara, Y., Fujiyama, A., Arakawa, K., Katayama, T., Toyoda, A., Kunieda, T. (2016). Extremotolerant tardigrade genome and improved radiotolerance of human cultured cells by tardigrade-unique protein. *Nature Communications*, 20(7), 12808.
- Hawkins, A.N., Johnson, K.W., Bräuer, S.L. (2014). Southern Appalachian Peatlands Support High Archaeal Diversity. *Microbial Ecology*, 67(3), 587–602.
- Hensel, R., Matussek, K., Michalke, K., Tacke, L., Tindall, B.J., Kohlhoff, M., Siebers, B., Dielenschneider, J. (1997). *Sulfophobococcus zilligii* gen. nov., spec. nov. a Novel Hyperthermophilic Archaeum Isolated from Hot Alkaline Springs of Iceland. *Systematic and Applied Microbiology*, 20(1), 102–110.
- Hentschel, U., Piel, J., Degnan, S.M., Taylor, M.W. (2012). Genomic insights into the marine sponge microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, 10(9), 641–654.
- Hug, L.A., Baker, B.J., Anantharaman, K., Brown, C.T., Probst, A.J., Castell, C.J., Butterfield, C.N., HERNSDORF, A.W., Amano, Y., Ise, K., Suzuki, Y., Dudek, N., Relman, D.A., Finstad, K.M., Amundson, R., Thomas, B.C., Banfield, J.F. (2016). A new view of the tree of life. *Nature Microbiology*, 1(16048), 1–6.
- Imachi, H., Nobu, M.K., Nakahara, N., Morono, Y., Ogawara, M., Takaki, Y., Takano, Y., Uematsu, K., Ikuta, T., Ito, M., Matsui, Y., Miyazaki, M., Murata, K., Saito, Y., Sakai, S., Song, C., Tasumi, E., Yamanaka, Y., Yamaguchi, T., Kamagata, Y., Tamaki, H., Takai, K. (2020). Isolation of an archaeon at the prokaryote-eukaryote interface. *Nature*, 577(7791).

- Itoh, H., Ishii, S., Shiratori, Y., Oshima, K., Otsuka, S., Hattori, M., Senoo, K. (2013). Seasonal transition of active bacterial and archaeal communities in relation to water management in paddy soils. *Microbes and Environments*, 28(3), 370-380.
- Jannasch, H.W., Taylor, C.D. (1984). Deep-sea microbiology. *Annual Review of Microbiology*, 38, 487–514.
- Jarrell, K.F., Walters, A.D., Bochiwal, C., Borgia, J.M., Dickinson, T., Chong, J.P.J. (2011). Major players on the microbial stage: why archaea are important. *Microbiology*, 157(4), 919–936.
- Javor, B. (1984). Growth potential of halophilic bacteria isolated from solar salterns environments: carbon sources and salt requirements. *Applied and Environmental Microbiology*, 48, 352–360.
- Jebbar, M., Franzetti, B., Girard, E., Oger, P. (2015). Microbial diversity and adaptation to high hydrostatic pressure in deep-sea hydrothermal vents prokaryotes. *Extremophiles*, 19(4), 721–740.
- Jiang, H., Dong, H., Yu, B., Ye, Q., Shen, J., Rowe, H., Zhang, C. (2008). Dominance of putative marine benthic Archaea in Qinghai Lake, north-western China. *Environmental Microbiology*, 10(9), 2355–2367.
- Johnson, D.B. (1998). Biodiversity and ecology of acidophilic microorganisms. *FEMS Microbiology Ecology*, 27(4), 307–317.
- Johnson, D.B. (2007). Physiology and Ecology of Acidophilic Microorganisms. Dans *Physiology and Biochemistry of Extremophiles*, Gerday, C., Glansdorff, N. (dir.). ASM Press, Washington, 257–270.
- Jolivet, E., L'Haridon, S., Corre, E., Forterre, P., Prieur, D. (2003). *Thermococcus gammatolerans* sp. nov., a hyperthermophilic archaeon from a deep-sea hydrothermal vent that resists ionizing radiation. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 53(3), 847–851.
- Jones, B.E., Grant, W.D., Duckworth, A.W., Owenson, G.G. (1998). Microbial diversity of soda lakes. *Extremophiles*, 2(3), 191–200.
- Jung, K.W., Lim, S., Bahn, Y.S. (2017). Microbial radiation-resistance mechanisms. *Journal of Microbiology*, 55(7), 499–507.
- Kambourova, M., Tomova, I., Boyadzhieva, I., Radchenkova, N., Vasileva-Tonkova, E. (2016). Unusually High Archaeal Diversity in a Crystallizer Pond, Pomorie Salterns, Bulgaria, Revealed by Phylogenetic Analysis. *Archaea*, ID 7459679.
- Ke, X., Lu, Y., Conrad, R. (2016). Different Behaviour of Methanogenic Archaea and *Thaumarchaeota* in Rice Field Microcosms. *FEMS Microbiology Ecology*, 87(1), 18-29.

- Khelaifia, S., Raoult, D. (2016). *Haloferax massiliensis* sp. nov., the first human-associated halophilic archaea. *New Microbes and New Infections*, 12, 96–98.
- Kirschke, S., Bousquet, P., Ciais, P., Saunois, M., Canadell, J.P., Dlugokencky, E.J., Bergamaschi, P. *et al.* (2013). Three Decades of Global Methane Sources and Sinks. *Nature Geoscience*, 6(10), 813–823.
- Koskinen, K., Pausan, M.R., Perras, A.K., Beck, M., Bang, C., Mora, M., Schilhabel, A., Schmitz, R., Moissl-Eichinger, C. (2017). First insights into the diverse human archaeome: Specific detection of Archaea in the gastrointestinal tract, lung, and nose and on skin. *mBio*, 8(6), e00824–17.
- Kozubal, M.A., Romine, M., Jennings, R.D., Jay, Z.J., Tringe, S.G., Rusch, D.B., Beam, J.P., McCue, L.A., Inskeep, W.P. (2013). *Geoarchaeota*: A new candidate phylum in the Archaea from high-temperature acidic iron mats in Yellowstone National Park. *The ISME Journal*, 7(3), 622–634.
- Kulkarni, S., Kusum, D., Amaraja, J. (2016). Chapter 15 – Alkaliphiles: Diversity and Bioprospection. Dans *Microbial Diversity in the Genomic Era*, Surajit, D., Hirak, R. (dir.). Academic Press, Cambridge, 239–263.
- Kurr, M., Huber, R., König, H., Jannasch, H.W., Fricke, H., Trincone, A., Kristjansson, J.K., Stetter, K.O. (1991). *Methanopyrus kandleri*, gen. and sp. nov. represents a novel group of hyperthermophilic methanogens, growing at 110°C. *Archives of Microbiology*, 156(4), 239–247.
- Lange, M., Westermann, P., Kiær Ahring, B. (2005). Archaea in Protozoa and Metazoa. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 66(5), 465–474.
- Larsson, L., Olsson, G., Hoist, O., Karlsson, H.T. (1990). Pyrite Oxidation by Thermophilic Archaeobacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 56(3), 697–701.
- Laskar, F., Das Purkayastha, S., Sen, A., Bhattacharya, M.K., Misra, B.B. (2018). Diversity of methanogenic archaea in freshwater sediments of lacustrine ecosystems. *Journal of Basic Microbiology*, 58, 101–119.
- Laso-Pérez, R., Wegener, G., Knittel, K., Widdel, F., Harding, K.J., Krukenberg, V., Meier, D.V., Richter, M., Tegetmeyer, H.E., Riedel, D., Richnow, H.H., Adrian, L., Reemtsma, T., Lechtenfeld, O.J., Musat, F. (2016). Thermophilic archaea activate butane *via* alkyl-coenzyme M formation. *Nature*, 539, 396–401.
- Lazar, C.S., Baker, B.J., Seitz, K.W., Teske, A.P. (2017). Genomic reconstruction of multiple lineages of uncultured benthic archaea suggests distinct biogeochemical roles and ecological niches. *The ISME Journal*, 11, 1118–1129.
- Lee, O.O., Wang, Y., Yang, J., Lafi, F., Al-Suwailem, A., Qian, P.-Y. (2011). Pyrosequencing reveals highly diverse and species-specific microbial communities in sponges from the Red Sea. *The ISME Journal*, 5, 650–664.

- Liesack, W., Schnell, S., Revsbech, N.P. (2000). Microbiology of flooded rice paddies. *FEMS Microbiology Reviews*, 24(5).
- Liu, X., Pan, J., Liu, Y., Li, M., Gu, J.D. (2018). Diversity and distribution of Archaea in global estuarine ecosystems. *Science of the Total Environment*, 637/638, 349–358.
- Lyu, Z., Shao, N., Akinyemi, T., Whitman, W.B. (2018). Methanogenesis. *Current Biology*, 28(13), R727–R732.
- Ma, K., Qiu, Q., Lu, Y. (2010). Microbial Mechanism for Rice Variety Control on Methane Emission from Rice Field Soil. *Global Change Biology*, 16(11).
- Madigan, M.T., Bender, K.S., Buckley, D.H., Sattley, W.M., Stahl, D.A. (dir.) (2018). *Brock Biology of Microorganisms*, 15^e édition. Pearson, Londres.
- Margesin, R., Miteva, V. (2011). Diversity and Ecology of Psychrophilic Microorganisms. *Research in Microbiology*, 162(3), 346-361.
- Marteinsson, V.T., Birrien, J.L., Reysenbach, A.L., Vernet, M., Marie, D., Gambacorta, A., Messner, P., Sleytr, U.B., Prieur, D. (1989). *Thermococcus barophilus* sp. nov., a new barophilic and hyperthermophilic archaeon isolated under high hydrostatic pressure from a deep-sea hydrothermal vent. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 49(2), 351–359.
- Mehta, D., Satyanarayana, T. (2013). Diversity of hot environments and thermophilic microbes. Dans *Thermophilic microbes in environmental and industrial biotechnology*, Satyanarayana, T., Littlechild, J., Kawarabayasi, Y. (dir.). Springer, New York, 3–60.
- Merino, N., Aronson, H.S., Bojanova, D.P., Feyhl-Buska, J., Wong, M.L., Zhang, S., Giovannelli, D. (2019a). Living at the Extremes: Extremophiles and the Limits of Life in a Planetary Context. *Frontiers in Microbiology*, 10(780).
- Merino, N., Aronson, H.S., Bojanova, D.P., Feyhl-Buska, J., Wong, M.L., Zhang, S., Giovannelli, D. (2019b). Corrigendum: Living at the Extremes: Extremophiles and the Limits of Life in a Planetary Context. *Frontiers in microbiology*, 10.
- Miller, J.F., Shah, N.N., Nelson, C.M., Ludlow, J.M., Clark, D.S. (1988). Pressure and Temperature Effects on Growth and Methane Production of the Extreme Thermophile *Methanococcus jannaschii*. *Applied and Environmental Microbiology*, 54, 3039–3042.
- Moissl-Eichinger, C., Pausan, M., Taffner, J., Berg, G., Bang, C., Schmitz, R.A. (2018). Archaea Are Interactive Components of Complex Microbiomes. *Trends in Microbiology*, 26(1), 70–85.
- Müller, H., Berg, C., Landa, B.B., Auerbach, A., Moissl-Eichinger, C., Berg, G. (2015). Plant Genotype-Specific Archaeal and Bacterial Endophytes but Similar Bacillus Antagonists Colonize Mediterranean Olive Tree. *Frontiers in Microbiology*, 6.

- Nachshon, S., Ben-Dov, E., Sivan, A., Kushmaro, A. (2008). Global Distribution and Diversity of Coral-Associated Archaea and Their Possible Role in the Coral Holobiont Nitrogen Cycle. *Environmental Microbiology*, 10(11), 2979–2990.
- Narrowe, A.B., Angle, J.C., Daly, R.A., Stefanik, K.C., Wrighton, K.C., Miller, C.S. (2017). High-resolution sequencing reveals unexplored archaeal diversity in freshwater wetland soils. *Environmental Microbiology*, 19, 2192–2209.
- Neori, A., Agami, M. (2017). The Functioning of Rhizosphere Biota in Wetlands – a Review. *Wetlands*, 37(4).
- Nguyen, L.N., Nguyen, A.Q., Nghiem, L.D. (2018). Microbial Community in Anaerobic Digestion System: Progression in Microbial Ecology. Dans *Wastewater Treatment Technologies. Energy, Environment, and Sustainability*, Bui, X.T., Chiemchaisri, C., Fujioka, T., Varjani, S. (dir.). Springer, Singapour, 331–355.
- Nobu, M.K., Narihiro, T., Kuroda, K., Mei, R., Liu, W.T. (2016). Chasing the elusive *Euryarchaeota* class WSA2: genomes reveal a uniquely fastidious methyl-reducing methanogen. *The ISME Journal*, 10, 2478–2487.
- Nordstrom, D.K., Alpers, C.N., Ptacek, C.J., Blowes, D.W. (2000). Negative pH and Extremely Acidic Mine Waters from Iron Mountain, California. *Environmental Science & Technology*, 34(2), 254–258.
- Oger, P.M. (2018). Complete Genome Sequences of 11 Type Species from the *Thermococcus* Genus of Hyperthermophilic and Piezophilic Archaea. *Genome Announcements*, 6, e00037–18.
- Oger, P.M., Jebbar, M. (2010). The many ways of coping with pressure. *Research in Microbiology*, 161, 799–809.
- Orcutt, B.N., Sylvan, J.B., Knab, N.J., Edwards, K.J. (2011). Microbial ecology of the dark ocean above, at, and below the seafloor. *Microbiology Molecular Biology Reviews*, 75(2), 361–422.
- Oren, A. (2010). The dying Dead Sea: The microbiology of an increasingly extreme environment. *Lakes and Reservoirs*, 15(3), 215–222.
- Oren, A. (2014). Halophilic archaea on Earth and in space: growth and survival under extreme conditions. *Philosophical Transactions of the Royal Society A*, A372, 20140194.
- Pannekens, M., Kroll, L., Müller, H., Mbow, F.T., Meckenstock, R.U. (2019). Oil reservoirs, an exceptional habitat for microorganisms. *New Biotechnology*, 49, 1–9.
- Parkes, R.J., Cragg, B., Roussel, E., Webster, G., Weightman, A., Sass, H. (2014). A review of prokaryotic populations and processes in sub-seafloor sediments, including biosphere:geosphere interactions. *Marine Geology*, 352, 409–425.

- Pikuta, E.V., Hoover, R.B., Tang, J. (2007). Microbial extremophiles at the limits of life. *Critical Reviews in Microbiology*, 33(3), 183–209.
- Plumb, J.J., Haddad, C.M., Gibson, J.A.E., Franzmann, P.D. (2007). *Acidianus sulfidivorans* sp. nov., an extremely acidophilic, thermophilic archaeon isolated from a solfatara on Lihir Island, Papua New Guinea, and emendation of the genus description. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 57(7), 1418–1423.
- Pontefract, A., Zhu, T.F., Walker, V.K., Hepburn, H., Lui, C., Zuber, M.T., Ruvkun, G., Carr, C.E. (2017). Microbial Diversity in a Hypersaline Sulfate Lake: A Terrestrial Analog of Ancient Mars. *Frontiers in Microbiology*, 8(1819).
- Postec, A., Quemeneur, M., Bes, M. *et al.* (2015). Microbial Diversity in a Submarine Carbonate Edifice from the Serpentinizing Hydrothermal System of the Prony Bay (New Caledonia) over a 6-Year Period. *Frontiers in Microbiology*, 6(857).
- Probst, A.J., Auerbach, A.K., Moissl-Eichinger, C. (2013). Archaea on Human Skin. *PLoS ONE*, 8(6).
- Purdy, K.J., Cresswell-Maynard, T.D., Nedwell, D.B., McGenity, T.J., Grant, W.D., Timmis, K.N., Embley, T.M. (2004). Isolation of haloarchaea that grow at low salinities. *Environmental Microbiology*, 6(6), 591–595.
- Ranawat, P., Rawat, S. (2017). Radiation resistance in thermophiles: mechanisms and applications. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 33(6), 112.
- Raymond-Bouchard, I., Tremblay, J., Altshuler, I., Greer, C.W., Whyte, L.G. (2018). Comparative Transcriptomics of Cold Growth and Adaptive Features of a Eury- and Steno-Psychrophile. *Frontiers in Microbiology*.
- Reigstad, L.A., Jorgensen, S.L., Schleper, C. (2010). Diversity and Abundance of *Korarchaeota* in Terrestrial Hot Springs of Iceland and Kamchatka. *The ISME Journal*, 4(3), 346–356.
- Reysenbach, A.L., Liu, Y., Banta, A.B., Beveridge, T.J., Kirshtein, J.D., Schouten, S., Tivey, M.K., Von Damm, K.L., Voytek, M.A. (2006). A Ubiquitous Thermoacidophilic Archaeon from Deep-Sea Hydrothermal Vents. *Nature*, 442(7101), 444–447.
- Roh, S.W., Kim, K.H., Nam, Y.D., Chang, H.W., Park, E.J., Bae, J.W. (2010). Investigation of archaeal and bacterial diversity in fermented seafood using barcoded pyrosequencing. *The ISME Journal*, 4, 1–16.
- Santoro, A.E., Richter, R.A., Dupont, C.L. (2019). Planktonic Marine Archaea. Annual Review of Marine Science. *Annual Review of Marine Science*, 711(1), 131–158.
- Sato, T., Watanabe K., Yamamoto H., Yamamoto S., Kurosawa N. (2013). Archaeal Community Structures in the Solfataric Acidic Hot Springs with Different Temperatures and Elemental Compositions. *Archaea*, 723871, 1–10.

- Schleper, S.C., Puehler, G., Holz, I., Gambacorta, A., Janekovic, D., Santarius, U., Klenk, H.P., Zillig, W. (1995). *Picrophilus* gen. nov., fam. nov.: a novel aerobic, heterotrophic, thermoacidophilic genus and family comprising archaea capable of growth around pH 0. *Journal of Bacteriology*, 177(24), 7050–7059.
- Seckbach, C., Rampelotto, P.H. (2015). Polyextremophiles. Dans *Microbial Evolution under Extreme Conditions*, Bakermans, C. (dir.). De Gruyters, Berlin, 153–170.
- Seitz, K.W., Lazar, C.S., Hinrichs, K.U., Teske, A.P., Baker, B.J. (2016). Genomic reconstruction of a novel, deeply branched sediment archaeal phylum with pathways for acetogenesis and sulfur reduction. *The ISME Journal*, 10(7), 1696–705.
- Siddiqui, K.S., Williams, T.J., Wilkins, D., Yau, S., Allen, M.A., Brown, M.V., Lauro, F.M., Cavicchioli, R. (2013). Psychrophiles. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41, 87–115.
- Sievert, S., Vetriani, C. (2012). Chemoautotrophy at Deep-Sea Vents: Past, Present, and Future. *Oceanography*, 25, 218–233.
- Skousen, J.G., Ziemkiewicz, P.F., McDonald, L.M. (2019). Acid mine drainage formation, control and treatment: Approaches and strategies. *The Extractive Industries and Society*, 6(1), 241–249.
- Sokolova, T.G., Jeanthon, C., Kostrikina, N.A., Chernyh, N.A., Lebedinsky, A.V., Stackebrandt, E., Bonch-Osmolovskaya, E.A. (2004). The first evidence of anaerobic CO oxidation coupled with H₂ production by a hyperthermophilic archaeon isolated from a deep-sea hydrothermal vent. *Extremophiles*, 8(4), 317–323.
- Söllinger, A., Schwab, C., Weinmaier, T., Loy, A., Tveit, A.T., Schleper, C., Urich, T. (2016). Phylogenetic and Genomic Analysis of *Methanomassiliicoccales* in Wetlands and Animal Intestinal Tracts Reveals Clade-Specific Habitat Preferences. *FEMS Microbiology Ecology*, 92(1), fiv149.
- Sorokin, D.Y., Messina, E., Smedile, F., Roman, P., Sinninghe Damsté, J.P., Kublanov, I.V., Samarov, N.I., Toschavok, S.V., La Cono, V., Yakimov, M.M. (2017). Discovery of anaerobic lithoheterotrophic haloarchaea, ubiquitous in hypersaline habitats. *The ISME Journal*, 11, 1245–1260.
- Steen, A.D., Crits-Christoph, A., Carini, P., DeAngelis, K.M., Fierer, N., Lloyd, K.G., Thrash, J.C. (2019). High proportions of bacteria and archaea across most biomes remain uncultured. *The ISME Journal*, n10.1038.
- Takai, K., Nakamura, K., Toki, T., Tsunogai, U., Miyazaki, M., Miyazaki, J., Hirayama, H., Nakagawa, S., Nunoura, T., Horikoshi, K. (2008). Cell proliferation at 122°C and isotopically heavy CH₄ production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105(31), 10949–10954.

- Taylor, M.W., Radax, R., Steger, D., Wagner, M. (2007). Sponge-Associated Microorganisms: Evolution, Ecology, and Biotechnological Potential. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 71(2), 295–347.
- Tindall, B.J., Ross, H.N.M., Grant, W.D. (1984). *Natronobacterium* gen. nov. and *Natronococcus* gen. nov., Two New Genera of Haloalkaliphilic Archaeobacteria. *Systematic and Applied Microbiology*, 5(1), 41–57.
- Tully, B.J. (2019). Metabolic diversity within the globally abundant Marine Group II *Euryarchaea* offers insight into ecological patterns. *Nature Communications*, 10(1), 271.
- Vanwonterghem, I., Evans, P.E., Parks, D.H., Jensen, P.D., Woodcroft, B.J., Hugenholtz, P., Tyson, G.W. (2016). Methylophilic methanogenesis discovered in the archaeal phylum *Verstraetearchaeota*. *Nature Microbiology*, 16170, 1–9.
- Vorholt, J.A. (2012). Microbial Life in the Phyllosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 10, 12.
- Woese, C.R., Fox, G.E. (1977). Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 74(11), 5088–5090.
- Wrede, C., Dreier, A., Kokoschka, S., Hoppert, M. (2012). Archaea in Symbioses. *Archaea*, ID 596846.
- Xu, Y., Zhou, P., Tian, X. (1999). Characterization of two novel haloalkaliphilic archaea, *Natronorubrum bangense* gen. nov. sp. nov. and *Natronorubrum tibetense* gen. nov., sp. nov. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 49, 261–266.
- Yang, Y., Dai, Y., Wu, Z., Xie, S., Liu, Y. (2016). Temporal and Spatial Dynamics of Archaeal Communities in Two Freshwater Lakes at Different Trophic Status. *Frontiers in Microbiology*, 7, 451.
- Yavitt, J.B., Yashiro, E., Cadillo-Quiroz, H., Zinder, S.H. (2012). Methanogen Diversity and Community Composition in Peatlands of the Central to Northern Appalachian Mountain Region, North America. *Biogeochemistry*, 109(1), 117-131.
- Yim, K. J., Kwon, J., Cha, I.-T., Oh, K.-S., Lee, H.-W., Rhee, J.-K., Song, E.-J., Rho, J.R., Seo, M.L., Choi, J.-S., Choi, H.-J., Lee, S.-J., Nam, Y.-D., Roh, S.W. (2015). Occurrence of viable, red-pigmented haloarchaea in the plumage of captive flamingoes. *Scientific Reports*, 5, e16425.
- Zeng, X., Birrien, J.L., Fouquet, Y., Cherkashov, G., Jebbar, M., Querellou, J., Oger, P., Cambon-Bonavita, M.A., Xiao, X., Prieur, D. (2009). *Pyrococcus* CH1, an obligate piezophilic hyperthermophile: extending the upper pressure-temperature limits for life. *The ISME Journal*, 3, 873–876.
- Zhang, T., Fang, H.H.P., Ko, B.C.B. (2003). Methanogen population in a marine biofilm corrosive to mild steel. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 63, 101–106.

Zhang, R., Hedrich, S., Ostertag-Henning, C., Schippers, A. (2018). Effect of elevated pressure on ferric iron reduction coupled to sulfur oxidation by biomining microorganisms. *Hydrometallurgy*, 178, 215–223.

Zillig, W., Holz, I., Janekovic, D., Schäfer, W., Reiter, W.D. (1983). The Archaeobacterium *Thermococcus celer* Represents, a Novel Genus within the Thermophilic Branch of the Archaeobacteria. *Systematic and Applied Microbiology*, 4(1), 88–94.