

La vie sous pression des microorganismes piézophiles

Philippe Oger et Anaïs Cario

Laboratoire de Géologie de Lyon, UMR CNRS 5276, École Normale Supérieure de Lyon, 46 Allée d'Italie, BP 7000, 69342 Lyon, France

Auteur correspondant : Philippe Oger, poger@ens-lyon.fr

Reçu le 29 avril 2014

Résumé – La biosphère profonde regroupe un ensemble très disparate d'environnements localisés en profondeur dans les océans, sous le plancher océanique et dans le sous-sol. Dans la biosphère profonde, la pression hydrostatique augmente avec la profondeur pour atteindre des valeurs qui inhibent la croissance des organismes de surface. On y trouve des organismes, dits piézophiles, capables de vivre dans ces conditions extrêmes de pression. Les bactéries piézophiles connues sont principalement des γ -protéobactéries psychrophiles appartenant à cinq genres, *Photobacterium*, *Shewanella*, *Colwellia*, *Psychromonas* et *Moritella*, alors que les Archaea piézophiles sont toutes (hyper)thermophiles et appartiennent principalement aux *Thermococcales*. On ne connaît pas à ce jour de groupes microbiens limités à la biosphère profonde. La haute pression hydrostatique a un impact important sur les macromolécules biologiques et sur le cycle cellulaire, qui entraîne une baisse de fonctionnalité de nombreux composants cellulaires et éventuellement la mort cellulaire chez les organismes piézosensibles. Les différentes études physiologiques et génétiques menées à ce jour apportent une vision parcellaire des mécanismes adaptatifs possibles chez les piézophiles. Ainsi, il n'est pas clair si cette adaptation requiert la modification de seulement quelques gènes, de quelques voies métaboliques, une altération globale de nombreux gènes, et/ou une régulation compensatoire des gènes dont les produits sont les plus fortement affectés par la haute pression hydrostatique, ou une réponse compensatoire proche de la réponse au stress. L'adaptation piézophile est diffuse dans le génome, contrairement à l'adaptation thermophile ou halophile.

Mots clés : Biosphère profonde / haute pression hydrostatique / piézophilie / adaptation et évolution / réponse au stress

Abstract – The high pressure life of piezophiles.

The deep biosphere is composed of very different biotopes located in the depth of the oceans, the ocean crust or the lithosphere. Although very different, deep biosphere biotopes share one common feature, high hydrostatic pressure. The deep biosphere is colonized by specific organisms, called piezophiles, that are able to grow under high hydrostatic pressure. Bacterial piezophiles are mainly psychrophiles belonging to five genera of γ -proteobacteria, *Photobacterium*, *Shewanella*, *Colwellia*, *Psychromonas* and *Moritella*, while piezophilic Archaea are mostly (hyper)thermophiles from the *Thermococcales*. None of these genera are specific for the deep biosphere. High pressure deeply impacts the activity of cells and cellular components, and reduces the activity of numerous key processes, eventually leading to cell death of piezosensitive organisms. Biochemical and genomic studies yield a fragmented view on the adaptive mechanisms in piezophiles. It is yet unclear whether piezophilic adaptation requires the modification of a few genes, or metabolic pathways, or a more profound reorganization of the genome, the fine tuning of gene expression to compensate the pressure-induced loss of activity of the proteins most affected by high pressure, or a stress-like physiological cell response. In contrast to what has been seen for thermophily or halophily, the adaptation to high pressure is diffuse in the genome and may concern only a small fraction of the genes.

Key words: Deep-biosphere / high hydrostatic pressure / piezophily / adaptation and evolution / stress response

Une brève histoire de la biosphère profonde

Les études les plus récentes estiment que la grande majorité de la vie sur Terre existe dans les profondeurs de notre globe, dans les océans qui recouvrent 70 % de sa surface et dont la profondeur maximale est de 11 km au niveau du *Challenger Deep*, dans la fosse des Mariannes, mais aussi dans le plancher océanique et dans le sous-sol continental. On regroupe aujourd'hui tous les biotopes situés au-delà de 1000 m de profondeur dans l'océan, ou de 300 m sous les continents, sous le terme de « biosphère profonde ». Si cette notion ne présente plus aujourd'hui de caractère polémique, la notion de biosphère dans les profondeurs des océans ou dans le sous-sol continental est une notion jeune. Ainsi, jusqu'en 1872, une première limite de la vie dans les océans est déterminée à 500 m sous la surface, par extrapolation de données de pêche en eaux profondes, qui montrent une raréfaction de la vie avec la profondeur. Une des plus remarquables remises en question de cette limite fut la première expédition océanographique moderne, l'expédition du *Challenger*, qui partit le 21 décembre 1872 pour étudier les mécanismes de la circulation océanique. Si cette expédition, conduite par Sir Charles Wyville Thomson de l'Université d'Édimbourg, fut incapable de découvrir ces mécanismes de circulation, elle remit en cause les limites de la vie dans l'océan, et fut à l'origine de nombreuses autres découvertes, comme la mesure de la profondeur des océans du globe, la découverte et la première mesure de la fosse des Mariannes. Elle permit la description de plus de 4000 espèces nouvelles de plantes et d'animaux, dont certaines ont été isolées à une profondeur supérieure à 5000 m de profondeur (Thomson, 1873). Cette expédition rapporte la première observation indirecte d'une adaptation des organismes des grandes profondeurs à la pression hydrostatique, « l'explosion » des poissons prélevés dans les zones les plus profondes lors de leur conservation à bord. Il faudra attendre les années 1950 pour que cette limite soit modifiée significativement, lorsque l'expédition océanographique danoise du *Galathea* ramène dans ses chaluts des crevettes du fond de la fosse des Mariannes, soit ~10900 m (Wolff, 1956). Cependant, cette limite est restée controversée jusqu'à la plongée dans la fosse des Mariannes de Jacques Piccard et Jim Walsh à bord du Bathyscaphe en 1960, puisque l'expédition du *Galathea* n'avait remonté en surface que des cadavres d'animaux, qui pouvaient avoir été déposés au fond de la fosse des Mariannes par l'effet gravitaire. La plongée du Bathyscaphe confirmera que ces animaux sont non seulement présents mais actifs *in situ* dans la fosse (Piccard & Dietz, 1962). Preuve du caractère exceptionnel de cette plongée, elle n'a été réalisée à nouveau

qu'une seule fois, par James Cameron à bord du *Deep-sea Challenger*, en 2012, grâce à qui il est désormais possible de faire une visite virtuelle et sans risques de la fosse des Mariannes (*Deepsea Challenge 3D*, 2014).

L'histoire de la biosphère profonde continentale suit une trajectoire similaire, mais cette biosphère continentale profonde a été à la fois plus difficile à explorer et son existence, plus difficile à accepter. Pendant très longtemps, les scientifiques ont pensé que la vie était limitée aux premiers centimètres du sol. La remise en cause de cette limite interviendra sous l'impulsion de la très jeune industrie pétrolière dès la fin du XIX^e siècle. De fait, les foreurs mettent en évidence des problèmes récurrents de corrosion des aciers des outils de forage et des tubes lorsqu'ils percent les poches de pétrole. Ces corrosions sont d'autant plus difficiles à expliquer que les zones explorées ne sont pas oxygénées. Dès 1926, Bastin met en évidence l'existence de bactéries sulfato-réductrices dans ces environnements particuliers (Bastin *et al.*, 1926). En 1934, von Wolzogen Khür et van der Vlugt montrent que ces bactéries sont responsables de la corrosion des aciers inoxydables en conditions anaérobies (von Wolzogen Kühr & van der Vlugt, 1934). Enfin en 1945, Zobell montre que ces problèmes de corrosion lors des percements de puits sont dus à l'action de bactéries autochtones des zones explorées (Zobell, 1945). La biosphère continentale profonde est née.

Les limites actuelles de la biosphère profonde dépendent des environnements considérés. Comme indiqué plus haut, celle-ci est limitée par la profondeur maximale des océans sur Terre, soit ~11 km, en milieu marin. En milieu continental, elle excède 3,5 km. En milieu sédimentaire, les résultats les plus récents montrent la présence de cellules jusqu'à 1922 m sous le plancher océanique. De par son étendue verticale, la biosphère profonde constitue le biotope le plus étendu sur Terre. Bien que les nombres cellulaires par unité de volume y soient inférieurs à ceux observés pour les environnements de surface, on estime aujourd'hui la quantité de cellules dans la biosphère profonde à environ 10^{30} cellules, du même ordre de grandeur que l'ensemble des cellules présentes en surface (Whitman *et al.*, 1998; Kallmeyer *et al.*, 2012).

Les piézophiles, habitants de la biosphère profonde adaptés à la vie sous haute pression hydrostatique (HPH)

S'ils sont très divers, les environnements de la biosphère profonde partagent un point commun, la pression hydrostatique qui augmente avec la profondeur d'enfouissement. Cette augmentation est d'environ 1 bar tous les 10 m dans la colonne d'eau et d'environ 3 bars tous les 10 m dans la lithosphère.

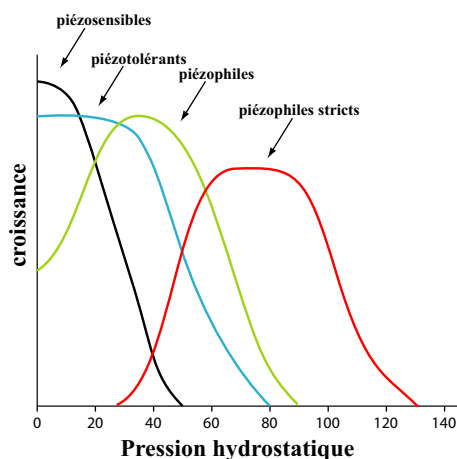


Fig. 1. Représentation schématique des courbes de croissance en fonction de la pression pour les organismes piézosensibles (noir, $P_{\text{opt}} = P_{\text{atm}}$), piézotolérants (bleu, $P_{\text{opt}} < 10$ MPa), piézophiles (vert, $P_{\text{opt}} > 10$ MPa) et piézophiles obligatoires (rouge, $P_{\text{opt}} > 50$ MPa) (adapté de Oger & Jebbar, 2010).

La pression atteint donc 110 MPa, soit plus d'une tonne par cm^2 , au niveau du point le plus profond des océans, le *Challenger Deep*, dans la fosse des Mariannes (11 km de profondeur). La pression hydrostatique impacte de manière importante les cellules et les composants cellulaires. Certes (1884) a été le premier à initier les études microbiologiques de l'océan profond en parvenant à cultiver des micro-organismes issus d'un échantillon d'eau de 5000 m de profondeur. Les pionniers de la piézo-microbiologie sont Zobell, Morita et Jannasch. Ils donneront aux micro-organismes dont la croissance est optimale à des pressions supérieures à la pression atmosphérique le nom de barophiles, aujourd'hui appelés piézophiles (du grec « piézo- » pression). L'impact physiologique de la HPH permet de classer ces micro-organismes en quatre catégories (figure 1). Les micro-organismes dont l'optimum de croissance en pression est supérieur à la pression atmosphérique sont nommés piézophiles, et piézophiles obligatoires ceux qui sont incapables de pousser en conditions atmosphériques. Ceux dont la pression inhibe la croissance sont appelés piézosensibles. Enfin, certains organismes tolèrent des pressions hydrostatiques intermédiaires tout en montrant une adaptation optimale à la pression atmosphérique, ils sont dits piézotolérants (Oger & Jebbar, 2010). Les premières tentatives de culture de micro-organismes issus de sédiments profonds échouèrent, laissant alors penser que les fonds marins et les sédiments profonds étaient dépourvus de vie microbienne. Nous savons aujourd'hui que ces chercheurs ont été confrontés au problème de la décompression hydrostatique à laquelle nombre d'organismes ne survivent pas, un phénomène

qui avait déjà été observé lors de l'expédition *Challenger* (Jannasch & Taylor, 1984). C'est seulement à partir des années 1970 que les premières souches échantillonnées dans les fonds marins ont été isolées à partir d'organismes maintenus sous pression lors de la remontée. La première souche microbienne piézophile obligatoire, MT-41, a été isolée d'un amphipode de la fosse des Mariannes récupéré à 11 000 m de profondeur (Yayanos *et al.*, 1981).

Diversité des procaryotes piézophiles

Les nombreuses expéditions océanographiques réalisées ces dernières décennies ont permis d'étendre notre connaissance de la diversité des micro-organismes de la biosphère profonde. La majorité des micro-organismes piézophiles et notamment piézophiles obligatoires qui ont été isolés des abysses sont psychrophiles (du grec « psychro- », froid) et appartiennent au domaine *Bacteria*. Au niveau des sources hydrothermales profondes, on observe également des micro-organismes piézophiles, qui sont (hyper)thermophiles contrairement aux organismes abyssaux et appartiennent majoritairement au domaine *Archaea*.

Les psychro-piézophiles

La majorité des micro-organismes piézophiles ont été isolés de l'océan profond qui est un environnement oligotrophe et froid (2 à 3 °C), ainsi que des premières couches de sédiments profonds (tableau 1). Ces micro-organismes ont été récoltés entre 2500 m et 11 000 m de profondeur; leur température optimale de croissance ne dépasse pas 15 °C et, en ce qui concerne la pression, les optima recouvrent toute la gamme existant dans la biosphère (Jannasch & Taylor, 1984). La majorité de ces psychro-piézophiles appartiennent à l'un de cinq genres de la classe des γ -proteobacteria : *Shewanella*, *Photobacterium*, *Colwellia*, *Moritella* et *Psychromonas*. La souche modèle pour les organismes psychro-piézophiles est la souche SS9 de *Photobacterium profundum* qui a été isolée dans l'archipel de Sulu à 2550 m de profondeur. La souche piézophile obligatoire, MT-41, appartient au genre *Colwellia*. Elle se développe de manière optimale à 103 MPa et ne peut croître sous des pressions inférieures à 38 MPa (Yayanos *et al.*, 1981). Il n'y a aujourd'hui que très peu d'espèces psychro-piézophiles qui n'appartiennent pas à l'un de ces cinq genres. La première est PRT1, une souche piézophile stricte appartenant à la famille des *Rhodobacterales*, isolée de la fosse de Puerto Rico à 8350 m de profondeur (Eloe *et al.*, 2011) et dont l'optimum en pression est de 80 MPa. Les secondes sont deux souches à coloration Gram positive, *Carnobacterium* sp. AT7 et AT12, qui appartiennent au phylum

Tableau 1. Espèces microbiennes psychro-piezophiles. "T, souche type de l'espèce".

Groupe	Espèce	Souche	Origine (profondeur)	Gamme de <i>P</i> (MPa)	Gamme de <i>T</i>	Référence
<i>α-proteobacteria</i>	Non déterminée	PRT1	Fosse de Puerto Rico PRT (8350 m)	opt 80	4–12 °C, opt 10 °C	(Eloe <i>et al.</i> , 2011)
<i>γ-proteobacteria</i>	<i>Colwellia</i> sp.	MT-41	Fosse des Mariannes, amphipode (10 476 m)	30–120, opt 103	–4–10 °C, opt 8 °C	(Yayanos <i>et al.</i> , 1981)
	<i>Colwellia hadaliensis</i>	BNL-1 ^T	Fosse de Puerto Rico, PRT (7410 m)	min 50, opt 90	opt 10 °C	(Deming <i>et al.</i> , 1988)
	<i>Colwellia piezophila</i>	Y223G ^T	Fosse du Japon (6278 m)	40–80, opt 60	2–15 °C, opt 10 °C	(Nogi <i>et al.</i> , 2004)
	<i>Moritella abyssi</i>	2693 ^T	Atlantique, sédiment (2815 m)	0,1–50, opt 30	2–14 °C, opt 10 °C	(Xu <i>et al.</i> , 2003a)
	<i>Moritella profunda</i>	2674 ^T	Atlantique, sédiment (2815 m)	0,1–50, opt 20–30	2–12 °C, opt 6 °C	(Xu <i>et al.</i> , 2003a)
	<i>Moritella japonica</i>	DSK1 ^T	Fosse du Japon, sédiment (6356 m)	0,1–70, opt 50	4–15 °C, opt 15 °C	(Nogi <i>et al.</i> , 1998a)
	<i>Moritella yayanosii</i>	DB21MT-5 ^T	Fosse des Mariannes, sédiment (10898 m)	60–100, opt 80	opt 10 °C	(Kato <i>et al.</i> , 1998)
	<i>Psychromonas hadalis</i>	K41G ^T	Fosse du Japon, sédiment (7542 m)	20–100, opt 60	2–12 °C, opt 6 °C	(Nogi <i>et al.</i> , 2007)
	<i>Psychromonas kaikoe</i>	JT7304 ^T	Fosse du Japon, sédiment (7434 m)	30–70, opt 50	opt 10 °C	(Nogi <i>et al.</i> , 2002)
	<i>Psychromonas profunda</i>	2825 ^T	Atlantique, sédiment (2770 m)	0,1–50, opt 25	2–13 °C, opt 10 °C	(Xu <i>et al.</i> , 2003b)
	<i>Shewanella benthica</i>	DB21MT-2	Fosse des Mariannes, sédiment (10898 m)	50–100, opt 70	opt 10 °C	(Nogi & Kato, 1999)
	<i>Shewanella psychrophila</i>	WP2 ^T	Pacifique Ouest, sédiment (1914 m)	0,1–5, opt 20	0–20 °C, opt 10–15 °C	(Xiao <i>et al.</i> , 2007)
	<i>Shewanella piezotolerans</i>	WP3 ^T	Pacifique Ouest, sédiment (1914 m)	0,1–50, opt 20	0–28 °C, opt 15–20 °C	(Xiao <i>et al.</i> , 2007)
	<i>Shewanella violacea</i>	DSS12	Fosse de Ryukyu, sédiment (5110 m)	opt 30	opt 10 °C	(Nogi <i>et al.</i> , 1998b)
	<i>Photobacterium profundum</i>	SS9	Archipel des Sulu, amphipode (2551 m)	0,1–50, opt 28	opt 15 °C	(DeLong <i>et al.</i> , 1997)
<i>Firmicutes</i>	<i>Carnobacterium</i> sp.	AT12	Alaska, fosse des Aléoutiennes (2550 m)	0,1–60, opt 20	2 °C	(Lauro <i>et al.</i> , 2007)

des *Firmicutes* et qui ont été isolées à une profondeur de 2500 m au niveau de la fosse des Aléoutiennes en Alaska (Lauro *et al.*, 2007). Elles se développent sur une gamme de pressions entre 0,1 et 60 MPa avec un optimum à 20 MPa, correspondant à la pression *in situ*.

Les (hyper)thermo-piézophiles

Les sources hydrothermales ont été découvertes en 1979 sur la dorsale océanique Pacifique-Est au large des Iles Galápagos (EPR), par 2600 m de profondeur (Corliss *et al.*, 1979). Depuis, les nombreuses campagnes océanographiques ont permis de localiser ces sources hydrothermales, d'appréhender la diversité des organismes indigènes et de montrer la présence d'organismes colonisant les fluides chauds qui s'échappent de ces structures. La plupart des procaryotes (hyper)thermophiles des sources hydrothermales sont des *Archaea* qui présentent des métabolismes variés : méthanogenèse lithotrophe, sulfatoréduction, organotrophie. Quelques familles bactériennes sont également présentes, parmi lesquelles les ϵ -protéobactéries chimolithotrophes sont souvent largement dominantes.

À ce jour, très peu de procaryotes (hyper)thermo-piézophiles ont été isolés des sources hydrothermales profondes, parmi lesquels les isolats d'*Archaea* (hyper)thermo-piézophiles dominant (tableau 2). La grande majorité appartient à l'ordre des *Thermococcales* qui comprend trois genres, *Thermococcus*, *Pyrococcus* et *Palaeococcus*, qui présentent tous des espèces piézophiles. Une seule souche (hyper)thermo-piézophile obligatoire est connue : *Pyrococcus yamanosii* souche CH1, qui a été isolée du site Ashadze sur la dorsale médio-Atlantique à 4100 m de profondeur (Birrien *et al.*, 2011). Cette souche, dont l'optimum de pression se situe à 52 MPa, détient le record de piézophilie chez les hyperthermophiles (130 MPa). Elle est incapable de pousser à des pressions inférieures à 20 MPa. Des archées méthanogènes (hyper)thermo-piézophiles, notamment *Methanocaldococcus yannaschii*, ont également été isolées des sources hydrothermales profondes (Huber *et al.*, 1982).

La première espèce bactérienne piézo-thermophile qui a été isolée appartient au genre *Thermosiphon* (tableau 2). Elle a été isolée de la tranchée d'Okinawa, à faible profondeur (972 m) et est modérément piézophile ($P_{opt} = 20$ MPa). La deuxième espèce bactérienne thermo-piézophile et sulfo-réductrice, *Marinitorga piezophila*, a été isolée à 2600 m de profondeur au niveau de la dorsale Pacifique-Est (EPR, 13°N) (Alain *et al.*, 2002). Ayant une pression et une température optimales de 40 MPa et 65 °C, elle présente un phénotype très marqué de sensibilité

aux basses pressions hydrostatiques. Récemment deux nouvelles espèces de bactéries piézo-thermophiles ont été isolées, l'une appartient à l'ordre des *Rhodobacterales* (α -proteobacteria) et la deuxième appartient à l'ordre des *Chromatiales* (Takai *et al.*, 2009). Chez les bactéries thermo-piézophiles, aucune piézophile obligatoire n'est connue.

Impact de la haute pression sur les composants cellulaires

La pression est la force exercée sur une surface ($P = F/A$, où F est la force normale appliquée à la zone, et A , la zone de surface sur laquelle la pression est appliquée). La pression hydrostatique est donc la pression qu'exerce l'eau sur un corps immergé. Elle augmente de 1 bar tous les 10 m (1 bar = 1 atm $\sim$ 0,1 MPa). La pression comme paramètre thermodynamique a été introduite dans le domaine de la biologie dès la fin du XIX^e siècle, avec des travaux sur la préservation des aliments par traitement à la HPH (Regnard, 1884). En 1914, Bridgman est le premier à démontrer l'impact des HPH sur les macromolécules biologiques, en montrant la coagulation des protéines du blanc d'œuf sous l'effet de la HPH (Bridgman, 1914).

L'impact physique des HPH sur les systèmes biologiques repose essentiellement sur les volumes d'activation et de réaction des biomolécules. Cet équilibre thermodynamique est gouverné par le principe de Le Châtelier (1884). La pression hydrostatique déplace l'équilibre vers un état occupant le volume le plus petit. Elle accélère donc les processus pour lesquels l'état de transition montre un volume plus petit que celui de l'état initial, et inversement. Ainsi, selon les systèmes, la pression peut accélérer ou ralentir une réaction (Michels *et al.*, 1996). En perturbant l'équilibre thermodynamique, la HPH est potentiellement responsable d'effets délétères, réversibles ou irréversibles, sur les structures moléculaires des systèmes biologiques, altérant ainsi leur fonction et par conséquent le fonctionnement cellulaire. L'impact de ces HPH sur les systèmes cellulaires est présenté de manière schématique et simplifiée dans la figure 2 (Oger & Jebbar, 2010).

Les lipides membranaires sont parmi les macromolécules les plus sensibles aux variations de pression et de température. Ces variations affectent la fluidité membranaire et altèrent la perméabilité et les fonctions associées à la membrane, tels que la motilité et le transport de substrat (Winter & Jeworrek, 2009). La HPH induit des transitions de phase de la membrane qui entraînent des changements dans l'organisation et la mobilité des chaînes d'acides gras dans la bicouche, et donc une modification de la perméabilité à l'eau et aux ions, mais aussi une modification des interactions

Tableau 2. Espèces microbiennes thermo-piézo-philiques.

Ordre	Espèce	Souche	Origine (profondeur)	Gamme de P (MPa)	Gamme de T	Référence
<i>Rhodobacterales</i>	<i>Piezobacter thermophilus</i>	108	Atlantique, MAR, (3626 m)	0,1-65, opt 36	30-55 °C, opt 50 °C	(Takai et al., 2009)
<i>Chromatiales</i>	<i>Thioprofundum lithotrophica</i>	106	Atlantique, MAR, (3626 m)	0,1-36, opt 16	30-55 °C, opt 50 °C	(Takai et al., 2009)
<i>Thermotogales</i>	<i>Marinitoga piezophila</i>	KA3	Pacifique, EPR PP52 (2630 m)	0,1-50, opt 40	45-70 °C, opt 65 °C	(Alain et al., 2002)
	<i>Thermosiphon japonicus</i>	IHB1	Okinawa, Iheya (972 m)	0,1-60, opt 20	45-80 °C, opt 72 °C	(Takai & Horikoshi, 2000)
<i>Thermococcales</i>	<i>Thermococcus aggregans</i>	TY	Guaymas Basin (2000 m)	0,1-35, opt 20	56-90 °C, opt 75 °C	(Canganella et al., 2000)
	<i>Thermococcus guaymasensis</i>	TYS	Guaymas Basin (2000 m)	0,1-50, opt 20 et 35	56-90 °C, opt 85 °C	(Canganella et al., 1998)
	<i>Thermococcus barophilus</i>	MP	Atlantique, Snake Pit (3550 m)	0,1-80, opt 40	48-100 °C, 85 °C	(Martinson et al., 1999a)
	<i>Thermococcus fumicolans</i>	ST557	Fiji Basin, White Lady (2000 m)	0,1-98	73-103 °C, opt 85 °C	(Godfroy et al., 1996)
	<i>Thermococcus peptonophilus</i>	DSM 10343	Arrière-arc Bonin, Izu (1380 m)	0,1-60, opt 45	60-100°, opt 90 °C	(Canganella et al., 1997)
	<i>Paleococcus ferrophilus</i>	DMJ	Ogasawara, Myojin Knoll (1338 m)	0,1-60, opt 30	60-88 °C, opt 83 °C	(Takai et al., 2000)
	<i>Pyrococcus abyssi</i>	GE5	Fiji Basin (2000 m)	0,1-50, opt 20	67-102 °C, opt 96 °C	(Martinson et al., 1997)
	<i>Pyrococcus "endeavori"</i>	ES4	Juan De Fuca (2200 m)	0,1-67	80-108 °C, opt 98 °C	(Pledger et al., 1994)
	<i>Pyrococcus gayanosii</i>	CH1	Atlantique, Ashadze (4100 m)	20-130, opt 52	85-105 °C, opt 98 °C	(Birrien et al., 2011)
<i>Methanococcales</i>	<i>Methanocaldococcus jannaschii</i>	DSM 2661	Pacifique, EPR (2600 m)	75	50-86 °C, opt 85 °C	(Jones et al., 1983)
	<i>M. thermolithotrophicus</i>	DSM 2095	Okinawa, Iheya (972 m)	0,1-100, opt 50	56-75 °C, opt 65 °C	(Huber et al., 1982)
<i>Methanopyrales</i>	<i>Methanopyrus kandleri</i>	116	Dorsale Centrale Indienne (2460 m)	opt 20	opt 105 °C	(Takai et al., 2008)

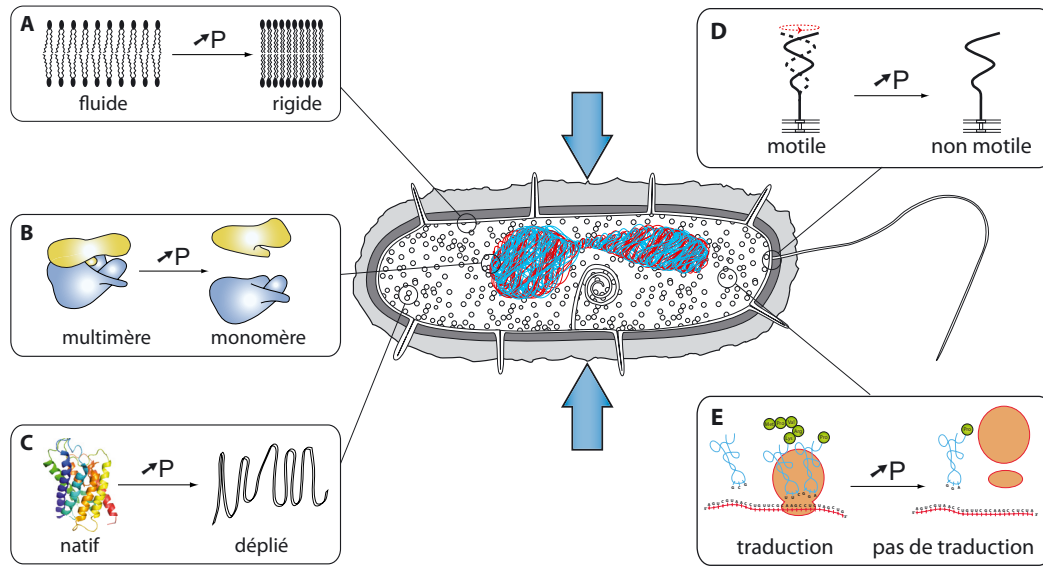


Fig. 2. Exemples des effets des HPH sur la cellule et les composés cellulaires (Oger & Jebbar, 2010). A : lipides membranaires, B : assemblages multimériques, C : structure des protéines, D : motilité cellulaire, E : traduction par les ribosomes.

moléculaires avec les autres molécules de la membrane, et notamment les protéines membranaires (Nagle, 1980). On distingue deux transitions de phases lamellaires thermotropiques : gel-gel ($S_o \rightarrow P_\beta$) qui est la phase de pré-transition et gel-fluide ($P_\beta \rightarrow L_d$) qui est la phase de transition principale (T_m , *melting temperature*). Au dessus de la température de transition, les chaînes hydrocarbonées sont désordonnées et forment la phase cristal-liquide (L_d), la bicouche se fluidifie, c'est la phase fonctionnelle que l'on retrouve dans les membranes biologiques. La HPH a un effet inverse à la température, c'est-à-dire qu'une augmentation de la pression hydrostatique induit une transition de la phase cristal-liquide (fonctionnelle) vers les phases gel (non fonctionnelles) de la membrane.

Les protéines constituent le deuxième compartiment biologique le plus sensible à la HPH. La HPH tend à compacter ces structures, déstabilisant ainsi leur conformation et altérant leur activité ou leurs interactions (protéine-protéine, protéine-lipide, protéine-substrat) donc le métabolisme cellulaire. Le volume d'une protéine est principalement décrit par le volume de ses cavités et son volume d'hydratation. Les changements de volume reposent sur les interactions entre les chaînes peptidiques et l'eau environnante. Ainsi, une augmentation de pression rompt ces liens dans la protéine native, ce qui entraîne un dépliement des structures monomériques. L'hydratation des groupes chargés (interactions électrostatiques) accompagne les changements de volume négatif ($\Delta V < 0$) et ces interactions sont donc favorisées par une augmentation de pression. Au contraire, les changements de volume

associés à l'exposition des chaînes hydrophobes des acides aminés, à l'origine enfouies dans le cœur de la protéine, entraînent un changement de volume positif ($\Delta V > 0$). Des pressions modérées vont altérer la conformation des protéines, de manière réversible, en agissant sur la structure tertiaire des protéines. Ces changements concernent la longueur des liaisons, les cavités et l'hydratation. Des pressions plus élevées, de l'ordre de 5 Kbar vont affecter de manière irréversible la structure conformationnelle des protéines en favorisant l'aggrégation des protéines (Heremans & Smeller, 1998). Concernant la structure quaternaire des complexes protéiques, la pression peut causer la dissociation, une dénaturation partielle, voire l'aggrégation des protéines. L'impact des HPH sur les protéines est visible sur de nombreuses structures multimériques tels que les ribosomes et les flagelles, avec des conséquences potentiellement critiques pour le fonctionnement cellulaire (voir ci-après). Par certains aspects, l'impact de la HPH sur les protéines se rapproche de celui des basses températures.

Impact de la haute pression sur le cycle cellulaire

Les effets des HPH sur le cycle cellulaire sont principalement connus pour des organismes piézosensibles (*Escherichia coli*) ou piéztolérants (*Saccharomyces cerevisiae*). Les données disponibles sur les organismes piézophiles concernent pour l'instant peu de modèles, essentiellement deux γ -protéobactéries : *P. profundum* SS9 dont l'optimum en pression est de 28 MPa, et *S. violacea* dont l'optimum est de 30 MPa.

Tableau 3. Principales fonctions altérées par les hautes pressions hydrostatiques chez les micro-organismes piézosensibles (adapté de Abe, 2007).

Structure / processus cellulaires	Pression inhibitrice (MPa <)
Motilité	10
Division cellulaire	20
Utilisation de nutriments	15–20
Fermentation de l'éthanol	25–50
Fonction des protéines membranaires	25–50
Réplication	50
Transcription	50–100
Synthèse des protéines	50
Oligomérisation des protéines	50–100
Fonction enzymatique	100
Viabilité	100–200
Structuration des protéines quaternaires	200
Structure de l'ADN (double hélice)	1000

Les effets globaux de la pression chez des micro-organismes piézosensibles, telles la bactérie piézosensible *E. coli*, et la levure piéztolérante *S. cerevisiae*, sont résumés dans le tableau 3. La membrane lipidique est la première affectée par les HPH avec pour conséquence l'inhibition des fonctions liées à la membrane comme la motilité et le transport de substrats. Vers 50 MPa, la plupart des fonctions cellulaires et les mécanismes biochimiques et moléculaires sont inhibés, notamment ceux qui dépendent de la synthèse des protéines. La croissance est affectée dès quelques dizaines de MPa, et devient impossible vers 50 MPa chez *E. coli*. Les dommages cellulaires pour des pressions supérieures à 200 MPa sont tels qu'ils entraînent la mort cellulaire chez la majorité des micro-organismes piézosensibles. La pasteurisation à froid des aliments par les hautes pressions (>200 MPa), aussi nommée Pascalisation, utilise cette propriété afin de stériliser les aliments tout en préservant leurs propriétés organoleptiques (Knorr *et al.*, 2006). Lorsqu'elle est soumise une pression sub-létale, *E. coli* exprime une réponse au stress comprenant la synthèse de 55 protéines de stress. Parmi ces protéines de stress, la HPH induit 11 HSP, (*Heat-Shock proteins*, dont RpoH, DnaK, GroEL, GroES, GrpE et Lon) et 4 CSP (*Cold-Shock proteins*, dont H-NS) (Welch *et al.*, 1993). L'implication simultanée de HSP et CSP, répondant normalement à deux stress antagonistes (chaud et froid, respectivement) s'explique car l'impact de la HPH ressemble pour partie à une baisse et pour partie à une hausse de température. Les hautes températures, tout comme la HPH, déstabilisent les structures tertiaires

et quaternaires des protéines, alors que la HPH, comme les basses températures, rigidifient les membranes. Les HSP identifiées chez *E. coli* comprennent des chaperonnes et des protéases qui participent au bon repliement des protéines et qui empêchent les protéines de s'agréger. Les CSP facilitent l'expression des gènes impliqués dans la traduction et limitent la baisse de fluidité membranaire à faible température, qui causerait un déséquilibre dans l'organisation structurale et fonctionnelle de la membrane cellulaire. Une réponse similaire est observée chez *S. cerevisiae* en réponse à un stress en pression sub-létale (Fernandes *et al.*, 2004). Chez *S. cerevisiae*, la réponse au stress en HPH implique par ailleurs la synthèse d'un osmolyte, le tréhalose, une molécule participant au maintien du repliement et de la couche d'hydratation des protéines.

Adaptation aux HPH chez les micro-organismes piézophiles

L'étude de l'impact de la HPH sur la physiologie cellulaire et leurs mécanismes adaptatifs n'en est encore qu'à ses débuts. Trois mécanismes ont été proposés pour expliquer la capacité des micro-organismes piézophiles et piézophiles stricts à mieux se développer sous HPH : (1) l'ajustement des gènes exprimés pour compenser la perte de l'activité biologique (Campanaro *et al.*, 2005), (2) l'expression de gènes spécifiques aux HPH (Kato *et al.*, 1995) et (3) l'adaptation structurale des biomolécules pour faire face aux HPH (Chilukuri & Bartlett, 1997). Bien que ces mécanismes montrent que les piézophiles sont adaptés à la vie sous HPH, aucun gène spécifique à la piézophilie n'est connu à ce jour.

Gènes spécifiques régulés par la pression

La définition de « gènes spécifiques » peut s'entendre de deux manières. La première est qu'un jeu de gènes est présent uniquement chez les piézophiles et est essentiel pour la croissance sous HPH, et la deuxième correspond à des gènes exprimés dans les piézophiles en conditions de HPH. La recherche de gènes spécifiques des piézophiles est possible aujourd'hui en raison de la disponibilité des génomes complets de plusieurs organismes piézophiles et piézosensibles de la famille des *Shewanella*, des *Photobacterium* et des *Thermococcales*. À ce jour, cette recherche n'a pas permis d'identifier de gènes liés à la croissance sous HPH et spécifique des piézophiles, bien qu'il existe des différences majeures entre les génomes des écotypes de profondeur (absence des gènes de réparation de l'ADN ou de métabolisme des substrats carbonés simples; présence de gènes de métabolisme de polymères organiques) et ceux de surface. Toutes ces différences

peuvent être associées avec des divergences de conditions physico-chimiques entre les environnements de surface et de profondeur, et il est impossible de faire un lien avec la croissance sous HPH.

Les études transcriptomiques des deux modèles piézophiles *Photobacterium profundum* souche SS9 et *Shewanella violacea* ont permis d'identifier des gènes exprimés spécifiquement en conditions de pression hydrostatique. Les premiers gènes ont été identifiés chez la souche SS9 de *P. profundum*. Il s'agit de deux porines membranaires OmpH et OmpL, qui sont exprimées en conditions de haute pression (OmpH pour *Outer membrane protein High pressure*) ou de basse pression (OmpL, *Low Pressure*) (Welch & Bartlett, 1998). L'expression de ces gènes est régulée par un système à deux composants « classique », ToxR et ToxS que l'on retrouve impliqué dans la régulation de la virulence chez les *Vibrionaceae* pathogènes, et qui joue ici le rôle de « piézomètre ». On suppose que la porine OmpH est un transporteur de nutriments, actif en conditions limitantes en nutriments, ce qui est le cas de l'océan profond et justifie donc son expression préférentielle à HPH.

Le deuxième exemple de gène exprimé spécifiquement en fonction de la pression, et le mieux documenté, concerne le cas des chaînes respiratoires chez *Shewanella violacea* et *Shewanella benthica* (Kato *et al.*, 1995). La régulation de la composition des chaînes respiratoires en fonction des conditions de milieu est un phénomène bien connu chez les bactéries. Chez les *Shewanella* piézophiles, les conditions de pression induisent la synthèse de deux types de chaînes respiratoires différentes, spécifiques pour la haute et la basse pression hydrostatique. La chaîne respiratoire de basse pression est similaire à celle des γ -protéobactéries. La chaîne respiratoire de haute pression est plus courte, ne comportant qu'une quinol-oxydase et aucune activité cytochrome C-oxydase. La présence de cette chaîne respiratoire courte permettrait un couplage plus efficace entre transfert des charges au travers de la membrane et récupération énergétique. On suppose que ces deux systèmes respiratoires ont un rôle important dans les propriétés bioénergétiques des bactéries psychro-piézophiles issues des profondeurs.

Sans surprise, un second système membranaire, le flagelle, est exprimé de manière dichotomique en fonction des conditions de pression chez les bactéries psychro-piézophiles. *P. profundum* SS9 possède deux systèmes distincts de flagelles, l'un est polaire et le second est latéral. Le système de flagelle polaire est essentiel pour la mobilité à HPH (Eloe *et al.*, 2008). De manière intéressante, la HPH inhibe la motilité d'une souche piézosensible de *P. profundum* 3TCK qui ne possède pas ce pôle flagellaire latéral. Ce caractère adaptatif semble généralisé chez

les γ -protéobactéries, puisqu'il est aussi retrouvé chez la souche piéztolérante, *S. piezotolerans* WP3 (Wang *et al.*, 2008). L'expression de ces systèmes flagellaires latéraux est par ailleurs régulée par les variations de température et de viscosité, ce qui laisse supposer que ce caractère résulte d'une adaptation principale à la viscosité, qui est influencée de manière significative par la HPH et les basses températures.

Régulation des gènes pour compenser une perte d'activité

Comme mentionné plus haut, la HPH impacte la structure et l'activité des macromolécules biologiques. Dans le domaine des HPH observées dans les biotopes de la biosphère profonde, à l'exception de certains édifices particuliers comme les ribosomes, ces structures et fonctions cellulaires ne sont cependant pas affectées de manière irréversible ni totale. Certaines activités augmenteront significativement avec la pression. C'est le cas de l'aspartase de *E. coli*, de la production d'éthanol chez la levure ou de la méthylotrophie chez *Methanocaldococcus jannaschii* (Eisenmenger & Reyes de Corcuera, 2009). Dans la majorité des cas cependant, ces activités sont réduites. L'étendue de cette inactivation est spécifique de chaque enzyme, et de chaque voie métabolique (Morita, 1957). Les transporteurs membranaires, notamment, sont très sensibles aux variations de pression, et peuvent perdre jusqu'à 90 % de leur activité. Cette inhibition étant partielle, elle peut être circonvenue par une modulation de l'expression des gènes et de la traduction des protéines. On suppose que ce type d'adaptation joue un rôle particulièrement important chez les organismes modérément piézophiles (<40 MPa), pour lesquels toutes les fonctions cellulaires restent partiellement fonctionnelles quelles que soient les pressions hydrostatiques rencontrées dans l'environnement.

Les analyses de transcriptome chez *E. coli* et chez la levure mettent en évidence de nombreux gènes surexprimés en conditions de HPH. Ces gènes incluent des chaperonnes, dont la fonction principale est de maintenir le repliement, et donc l'activité, des protéines après le choc en pression. Les gènes surexprimés à HPH sont majoritairement des gènes du métabolisme. Chez la levure, les gènes de la glycolyse, de la néoglucogenèse et du métabolisme du glycogène sont très fortement surexprimés, ce qui pourrait correspondre au besoin de répondre rapidement aux besoins énergétiques et osmotiques de la cellule (Fernandes *et al.*, 2004). Chez la levure et chez *E. coli* les gènes des transporteurs de sucres et d'acides aminés sont eux aussi fortement surexprimés à HPH.

À l'inverse de ce qui est observé chez les organismes piézosensibles ou piéztolérants, le pool de gènes surexprimés chez *Photobacterium profundum* à

28 MPa est modeste par comparaison avec celui exprimé à la pression atmosphérique. De fait, la plupart des gènes sont surexprimés à la pression ambiante par rapport à des conditions optimales de croissance (28 MPa). Cependant, comme on l'observe chez la levure et *E. coli*, les gènes les plus fortement surexprimés comprennent ceux de la plupart des transporteurs transmembranaires, des gènes du métabolisme des substrats carbonés, des systèmes de transfert du signal et des protéines membranaires. Quatre gènes codant pour des protéines de réponse au stress (*hptG*, *dnaK*, *dnaJ* et *groEL*) sont également surexprimés à 0,1 MPa, suggérant que la souche SS9 ressent la pression atmosphérique comme un stress et que ces protéines ont besoin de chaperonnes pour se replier correctement à 0,1 MPa (Campanaro *et al.*, 2005). La réponse transcriptionnelle de la souche SS9 à basse pression inclut par ailleurs la surexpression du système de réparation de l'ADN, des gènes de la glycolyse et des gènes de synthèse du tréhalose, qui sont impliqués dans la synthèse d'osmolytes organiques. Il est intéressant de noter que ce profil de réponse transcriptomique est l'image inversée de celle observée chez *E. coli* qui, comme la souche SS9, est une γ -protéobactérie. Ces résultats suggèrent par ailleurs que, chez les organismes piézophiles, la régulation de l'expression permet de compenser une baisse d'efficacité du protéome à basse pression, et que ces organismes ont un protéome piézophile, présentant une adaptation génétique et structurale.

Adaptations structurales des macromolécules

L'expression à haute ou basse pression de gènes spécifiques codant pour des fonctions identiques chez *Photobacterium* ou *Shewanella* suggère que ces protéines ont une activité optimisée pour les conditions dans lesquelles elles sont *in fine* exprimées. La surexpression majoritaire en condition de basse pression d'une fraction importante du protéome conforte l'idée que le protéome des piézophiles est adapté au niveau structural. Par ailleurs, de nombreux édifices moléculaires de la cellule, notamment les édifices protéiques multimériques, sont aisément déstabilisés par la HPH, y compris dans la gamme des pressions physiologiques. C'est le cas par exemple des ribosomes. Chez *E. coli*, ceux-ci se dissocient à des pressions hydrostatiques comprises entre 30 et 50 MPa (Gross & Jaenicke, 1990). Or, ces pressions hydrostatiques sont celles qui sont optimales pour la croissance de nombreux organismes piézophiles, qu'ils soient psychrophiles ou thermophiles. Pour ces fonctions essentielles, dont l'activité est totalement inhibée par la pression hydrostatique, il est difficile d'envisager que l'adaptation des organismes piézophiles repose uniquement sur une régulation fine de l'expression du

génome. De fait, augmenter le nombre de ribosomes ou d'ARN ribosomiques ne peut permettre d'assurer la transcription du génome.

Aujourd'hui, les preuves de l'existence de cette adaptation structurale du protéome chez les piézophiles sont presque uniquement indirectes et dérivent des approches de transcriptomique décrites ci-avant. Cette démonstration est d'autant plus difficile qu'une fraction majoritaire du protéome, y compris chez les organismes piézosensibles, est essentiellement insensible à la pression hydrostatique dans la gamme des pressions physiologiques, c'est-à-dire entre la pression atmosphérique et 150 MPa. De nombreuses enzymes d'organismes piézosensibles démontrent même une activité qui augmente avec la pression hydrostatique (Eisenmenger & Reyes de Corcuera, 2009). Les études sur des enzymes/protéines issues d'organismes piézophiles sont rares. Parmi celles-ci, plusieurs montrent une activité qui augmente avec la pression hydrostatique. C'est le cas de la 3-isopropylmalate déshydrogénase de *Shewanella benthica*, dont la vitesse de réaction et l'efficacité sont supérieures à 100 MPa chez la souche piézophile (Kasahara *et al.*, 2009). De la même manière, on note une dépendance à la pression de la dissociation des oligomères de la protéine SSB chez les *Shewanella* (Chilukuri & Bartlett, 1997). La pression à laquelle la moitié des oligomères est dissociée est de 52 MPa chez la souche piézosensible et 75 MPa chez la souche piézophile obligatoire. Cette dissociation va de pair avec un appauvrissement en proline et en glycine de la séquence protéique, ce qui a pour conséquence de stabiliser les hélices α et pourrait consolider la structure à HPH. Dans ces deux cas, il est cependant difficile de relier ces observations à une signature adaptative à la piézophilie car de nombreuses enzymes/protéines d'organismes piézosensibles présentent un comportement similaire, en absence d'adaptation à la HPH de l'organisme hôte (Eisenmenger & Reyes de Corcuera, 2009). De fait, si elle existe, l'adaptation structurale ne touche qu'une fraction minoritaire, mais essentielle, des enzymes qui sont sensibles à la pression. Une partie de ce groupe de gènes est d'identification aisée. Il s'agit des gènes dont l'expression est régulée en fonction des conditions de pression. Différentes approches génomiques ont été utilisées pour tenter d'identifier ce pool de gènes et les signatures génomiques de l'adaptation à la piézophilie, avec un succès limité. Les raisons de cet échec sont nombreuses, et principalement liées à la dispersion de l'adaptation structurale dans les génomes étudiés. Le raffinement des calculs, l'élimination des faux positifs et l'augmentation du nombre de génomes d'organismes piézophiles a cependant permis d'identifier 43 familles de gènes sous sélection positive spécifique chez *Thermococcus*

barophilus, pour lesquels il reste à déterminer s'il existe un lien avec la piézophilie.

Y a-t-il une composante non génétique à l'adaptation ?

Les efforts réalisés pour comprendre l'adaptation à la piézophilie ont porté sur des modifications génétiques et génomiques. Les difficultés rencontrées lors de ces approches posent la question de l'existence d'une adaptation à la HPH qui repose sur une composante physiologique et non sur une composante génétique. Comme mentionné plus haut, une des premières conséquences des variations de conditions environnementales sur une cellule est une modification de fluidité, et donc de la fonctionnalité, de la membrane. La HPH et les basses températures ont des effets similaires sur les membranes, qui s'additionnent, en augmentant la compaction des chaînes lipidiques (Winter & Jeworrek, 2009). Au fond de la fosse des Mariannes, l'effet cumulé de la basse température (3 °C) et de la HPH (100 MPa) est équivalent à une température de -18 °C à la pression atmosphérique. En tant que première barrière entre l'intérieur de la cellule et l'environnement, il est essentiel pour les cellules de maintenir leur membrane dans un état de fluidité/perméabilité optimale. Pour pallier la rigidification de celle-ci lors d'une variation de température, les cellules modifient sa composition lipidique afin de maintenir une fluidité optimale, c'est ce qu'on appelle l'adaptation homéovisqueuse (Sinensky, 1974). Ceci est possible, car les lipides ont des températures de transitions de phase qui varient en fonction de la nature de leurs têtes polaires, de la longueur des chaînes d'acides gras, ou de la présence d'insaturations le long de ces chaînes. En ce qui concerne la HPH, on observe une adaptation fonctionnelle de la membrane en fonction de la pression dans les environnements profonds. Elle implique les mêmes mécanismes que l'adaptation homéovisqueuse en réponse à la température, notamment une régulation de la proportion d'acides gras insaturés, et en particulier des PUFA (*Poly Unsaturated Fatty Acids*) chez les souches piézophiles comme *Shewanella violacea* et *Photobacterium profundum* (Allen *et al.*, 1999; Kawamoto *et al.*, 2011). On observe par ailleurs que, chez les micro-organismes, la proportion de ces acides gras mono- ou poly-insaturés varie dans la colonne d'eau en fonction de la profondeur (DeLong & Yayanos, 1986). La régulation de la composition membranaire n'implique ni régulation transcriptionnelle ou traductionnelle, ni synthèse *de novo* de lipides. C'est une réponse qui repose uniquement sur la modification des lipides existants par des protéines présentes dans la membrane et capables de les modifier (insaturases/conjugases), ce qui permet une réponse

homéovisqueuse rapide et efficace aux variations des conditions environnementales (Oger & Cario, 2013).

La deuxième conséquence majeure de la HPH sur les cellules est une perte d'efficacité du protéome, en raison de changements induits sur les structures des protéines piézosensibles, qui ressemble à celle observée chez les organismes soumis à des stress en température ou salinité. De fait, la pression hydrostatique est perçue comme un stress par les cellules, qu'elles soient piézophiles ou piézosensibles. Les stress salin, thermique et hyperbare ont en commun de modifier l'activité de l'eau dans les cellules, créant une « déshydratation » des cellules. Les organismes eucaryotes ou procaryotes vivant dans des conditions de température ou de salinité extrêmes ont développé, pour contrecarrer cette déshydratation, des mécanismes adaptatifs spécifiques qui impliquent l'accumulation de molécules organiques appelés solutés compatibles. Ces molécules, de faibles poids moléculaires, sont des sucres ou des dérivés de sucres, des polyols, des acides aminés. Ces solutés vont stabiliser les structures protéiques dans leur état natif quand elles sont soumises à des effets dénaturants, et assurer le maintien d'une couche d'hydratation qui est indispensable à la fonction protéique. La plupart de ces solutés jouent par ailleurs un rôle protecteur contre les radicaux libres générés dans ces conditions de stress. Comme la HPH déstabilise les structures protéiques, il est probable que des solutés compatibles soient accumulés en réponse à ce stress.

Il existe peu de données sur l'impact de la HPH sur l'accumulation de solutés compatibles. On note que la concentration de deux solutés organiques, le TMAO (Triméthylamine N-oxyde) et la taurine, augmentent avec la profondeur chez plusieurs types d'animaux marins, en comparaison avec des espèces proches de la surface (Fiess *et al.*, 2007). Étant donné que seule la pression augmente avec la profondeur, il est probable que ces solutés contrecarrent l'effet délétère de la HPH sur les cellules. La souche piézophile SS9 de *Photobacterium profundum* accumule du glutamate et de la glycine bêtaïne quand elle est cultivée à pression atmosphérique, alors qu'elle accumule préférentiellement du β -hydroxybutyrate quand elle est cultivée à 28 MPa, sa pression optimale de croissance. Ces solutés compatibles qui sont accumulés spécifiquement à HPH ont été nommés « piézolytes » (Martin *et al.*, 2002). Enfin, on note l'accumulation spécifique de solutés compatibles en conditions de pression sub-optimale chez l'Archaea hyperthermopiézophile *Thermococcus barophilus* (Cario *et al.*, 2014) qui est corrélée avec l'expression de protéines de stress (Marteinsson *et al.*, 1999b). Ces observations suggèrent très fortement qu'une partie de la réponse cellulaire, y compris chez les piézophiles, inclut la synthèse de solutés organiques pour protéger

le protéome. Les données disponibles aujourd'hui sont trop fragmentaires pour savoir si l'accumulation d'osmolytes chez les piézophiles peut être responsable de la stabilisation des structures protéiques pour les maintenir fonctionnelles hors de leur champ de stabilité intrinsèque, comme cela a été observé pour d'autres conditions environnementales extrêmes (haute et basse température, haute salinité). Il est donc possible que des osmolytes jouent un rôle important dans la résistance des organismes piézophiles à la HPH.

Conclusion

Toutes ces données confirment l'existence d'une adaptation spécifique à la HPH chez les organismes piézophiles. On ne sait cependant pas encore si cette adaptation requiert la modification de quelques gènes ou voies métaboliques, ou bien la régulation fine de l'expression du protéome, l'acquisition de nouvelles fonctions, la modification structurale de certaines protéines, ou enfin une réponse physiologique des cellules. Il est probable que la capacité à vivre sous HPH exige toutes ces stratégies adaptatives. Notre incapacité actuelle à identifier les bases exactes des mécanismes adaptatifs chez les piézophiles peut avoir plusieurs origines. Premièrement, il n'existe qu'un nombre très limité d'organismes piézophiles cultivables, appartenant à un nombre très restreint d'espèces. Deuxièmement, il n'existe paradoxalement, que très peu d'organismes piézosensibles caractérisés. Troisièmement, la plupart des données disponibles ont été obtenues sur des organismes piézosensibles, piéztolérants ou modérément piézophiles ($P_{opt} \sim 30$ MPa). La croissance dans cette gamme de pression ne demande pas d'adaptation structurale, ce qui peut expliquer pourquoi celles-ci n'ont pas été détectées. Enfin, les organismes piézophiles étudiés à ce jour sont principalement psychrophiles, ce qui rend difficile la distinction entre l'adaptation liée à la HPH et celle liée à la basse température. Pour éviter ces différents écueils, il est essentiel de développer de nouveaux modèles piézophiles thermophiles ou hyperthermophiles. Il devient par ailleurs crucial d'isoler et de caractériser de nouveaux organismes piézophiles modèles à partir de la biosphère profonde, marine ou continentale.

Références

- Abe F., Exploration of the effects of high hydrostatic pressure on microbial growth, physiology and survival : Perspectives from piezophysiology. *Biosci Biotech Biochem*, 2007, 71, 2347–2357.
- Alain K., Marteinsson V.T., Miroshnichenko M.L., Bonch-Osmolovskaya E.A., Prieur D., Birrien J.L., *Marinitoga piezophila* sp. nov., a rod-shaped, thermo-piezophilic bacterium isolated under high hydrostatic pressure from a deep-sea hydrothermal vent. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2002, 52, 1331–1339.
- Allen E.E., Facciotti D., Bartlett D.H., Monounsaturated but not polyunsaturated fatty acids are required for growth of the deep-sea bacterium *Photobacterium profundum* SS9 at high pressure and low temperature. *Appl Environ Microbiol*, 1999, 65, 1710–1720.
- Bastin E.S., Greer F.E., Merritt C.A., Moulton G., The presence of sulphate reducing bacteria in oil field waters. *Science*, 1926, 63, 21–24.
- Birrien J.-L., Zeng X., Jebbar M., Cambon-Bonavita M.-A., Quérellou J., Oger P., Bienvenu N., Xiao X., Prieur D., *Pyrococcus yayanosii* sp. nov., an obligate piezophilic hyperthermophilic archaeon isolated from a deep-sea hydrothermal vent. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2011, 61, 2827–2831.
- Bridgman P., The coagulation of albumen by pressure. *J Biol Chem*, 1914, 19, 511–512.
- Campanaro S., Vezzi A., Vitulo N., Lauro F., D'Angelo M., Simonato F., Cestaro A., Malacrida G., Bertoloni G., Valle G., Laterally transferred elements and high pressure adaptation in *Photobacterium profundum* strains. *BMC Genomics*, 2005, 6, 122.
- Canganella F., Gambacorta A., Kato C., Horikoshi K., Effects of hydrostatic pressure and temperature on physiological traits of *Thermococcus guaymasensis* and *Thermococcus aggregans* growing on starch. *Microbiol Res*, 2000, 154, 297–306.
- Canganella F., Gonzalez J.M., Yanagibayashi M., Kato C., Horikoshi K. Pressure and temperature effects on growth and viability of the hyperthermophilic archaeon *Thermococcus peptonophilus*. *Arch Microbiol*, 1997, 168, 1–7.
- Canganella F., Jones W.J., Gambacorta A., Antranikian G. *Thermococcus guaymasensis* sp. nov. and *Thermococcus aggregans* sp. nov., two novel thermophilic archaea isolated from the Guaymas basin hydrothermal vent site. *Int J Syst Evol Microbiol*, 1998, 48, 1181–1185.
- Cario A., Jebbar M., Kervadec N., Oger P., Influence of high hydrostatic pressure on the accumulation of mannosylglycerate in *Thermococcus barophilus*, a piezo-hyperthermophilic archaeon, in response to salt and heat stresses. *Environ Microbiol*, 2014, soumis.
- Certes A., Sur la culture, à l'abri des germes atmosphériques, des eaux et des sédiments rapportés par les expéditions du Travailleur et du Talisman. *Compt Rend Acad Sci*, 1884, 98, 690–693.
- Chilukuri L.N., Bartlett D.H., Isolation and characterization of the gene encoding single-stranded-DNA-binding protein (SSB) from four marine *Shewanella* strains that differ in their temperature and pressure optima for growth. *Microbiology*, 1997, 143, 1163–1174.

- Corliss J.B., Dymond J., Gordon L.I., Edmond J.M., von Herzen R.P., Ballard R.D., Green K., Williams D., Bainbridge A., Crane K., Submarine thermal springs on the Galàpagos rift. *Science*, 1979, 203, 1073–1083.
- DeLong E.F., Yayanos A.A., Biochemical function and ecological significance of novel bacterial lipids in deep-sea procaryotes. *Appl Environ Microbiol*, 1986, 51, 730–737.
- DeLong E., Franks D., Yayanos A., Evolutionary relationships of cultivated psychrophilic and barophilic deep-sea bacteria. *Appl Environ Microbiol*, 1997, 63, 2105–2108.
- Deming J.W., Somers L.K., Straube W.L., Swartz D.G., Macdonell M.T., Isolation of an obligately barophilic bacterium and description of a new genus, *Colwellia* gen. nov. *Syst Appl Microbiol*, 1988, 10, 152–160.
- Eisenmenger M.J., Reyes de Corcuera J.I., High pressure enhancement of enzymes. A review. *Enz Microb Technol*, 2009, 45, 331–347.
- Eloe E.A., Lauro F.M., Vogel R.F., Bartlett D.H., The deep-sea bacterium *Photobacterium profundum* SS9 utilizes separate flagellar systems for swimming and swarming under high pressure conditions. *Applied Environ Microbiol*, 2008, 74, 6298–6305.
- Eloe E.A., Malfatti F., Gutierrez J., Hardy K., Schmidt W.E., Pogliano K., Pogliano J., Azam F., Bartlett D.H., Isolation and characterization of a psychropiezophilic alphaproteobacterium. *Applied Environ Microbiol*, 2011, 77, 8145–8153.
- Fernandes P., Domitrovic T., Kao C.M., Kurtenbach E., Genomic expression pattern in *Saccharomyces cerevisiae* cells in response to high hydrostatic pressure. *FEBS Lett*, 2004, 556, 153–160.
- Fiess J.C., Kunkel-Patterson A., Mathias L., Riley L.G., Yancey P.H., Hirano T., Grau E.G., Effects of environmental salinity and temperature on osmoregulatory ability, organic osmolytes, and plasma hormone profiles in the mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *Comp Biochem Physiol : Mol Int Physiol*, 2007, 146, 252–264.
- Godfroy A., Meunier J.-R., Guezennec J., Lesongeur F., Raguene G., Rimbault A., Barbier G., *Thermococcus fumicolans* sp. nov., a new hyperthermophilic archaeon isolated from a deep-sea hydrothermal vent in the north Fiji basin. *Int J Syst Evol Microbiol*, 1996, 46, 1113–1119.
- Gross M., Jaenicke R., Pressure-induced dissociation of tight couple ribosomes. *FEBS Lett*, 1990, 267, 239–241.
- Heremans K., Smeller L., Protein structure and dynamics at high pressure. *Biochim Biophys Acta-Prot Struct Mol Enzymol*, 1998, 1386, 353–370.
- Huber H., Thomm M., König H., Thies G., Stetter K.O., *Methanococcus thermolithotrophicus*, a novel thermophilic lithotrophic methanogen. *Arch Microbiol*, 1982, 132, 47–50.
- Jannasch H.W., Taylor C.D., Deep-sea microbiology. *Annu Rev Microbiol*, 1984, 38, 487–514.
- Jones W., Leigh J., Mayer F., Woese C., Wolfe R., *Methanococcus jannaschii* sp. nov., an extremely thermophilic methanogen from a submarine hydrothermal vent. *Arch Microbiol*, 1983, 136, 254–261.
- Kallmeyer J., Pockalny R., Adhikari R.R., Smith D.C., D'Hondt S., Global distribution of microbial abundance and biomass in subseafloor sediment. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109, 16213–16216.
- Kasahara R., Sato T., Tamegai H., Kato C., Piezo-adapted 3-isopropylmalate dehydrogenase of the obligate piezophile *Shewanella benthica* db21mt-2 isolated from the 11,000 m depth of the Mariana trench. *Biosci Biotech Biochem*, 2009, 73, 2541–2543.
- Kato C., Sato T., Horikoshi K., Isolation and properties of barophilic and barotolerant bacteria from deep-sea mud samples. *Biodiv Cons*, 1995, 4, 1–9.
- Kato C., Li L., Nogi Y., Nakamura Y., Tamaoka J., Horikoshi K., Extremely barophilic bacteria isolated from the Mariana trench, Challenger deep, at a depth of 11,000 meters. *Appl Environ Microbiol*, 1998, 64, 1510–1513.
- Kawamoto J., Sato T., Nakasone K., Kato C., Mihara H., Esaki N., Kurihara T., Favourable effects of eicosa-pentaenoic acid on the late step of the cell division in a piezophilic bacterium, *Shewanella violacea* dss12, at high hydrostatic pressures. *Environ Microbiol*, 2011, 13, 2293–2298.
- Knorr D., Heinz V., Buckow R., High pressure application for food biopolymers. *Biochim Biophys Acta-Prot Proteom*, 2006, 1764, 619–631.
- Lauro F.M., Chastain R.A., Blankenship L.E., Yayanos A.A., Bartlett D.H., The unique 16s rRNA genes of piezophiles reflect both phylogeny and adaptation. *Appl Environ Microbiol*, 2007, 73, 838–845.
- Le Châtelier H.L., Sur un énoncé général des lois d'équilibres chimiques. *Compt Rend Acad Sci*, 1884, 99, 786–789.
- Marteinsson V.T., Moulin P., Birrien J.L., Gambacorta A., Vernet M., Prieur D., Physiological responses to stress conditions and barophilic behavior of the hyperthermophilic vent archaeon *Pyrococcus abyssi*. *Appl Environ Microbiol*, 1997, 63, 1230–1236.
- Marteinsson V.T., Birrien J.L., Reysenbach A.L., Vernet M., Marie D., Gambacorta A., Messner P., Sleytr U.B., Prieur D., *Thermococcus barophilus* sp. nov., a new barophilic and hyperthermophilic archaeon isolated under high hydrostatic pressure from a deep-sea hydrothermal vent. *Int J Syst Evol Microbiol*, 1999a, 49, 351–359.
- Marteinsson V.T., Reysenbach A.L., Birrien J.L., Prieur D., A stress protein is induced in the deep-sea barophilic hyperthermophile *Thermococcus barophilus* when grown under atmospheric pressure. *Extremophiles*, 1999b, 3, 277–282.
- Martin D., Bartlett D.H., Roberts M.F., Solute accumulation in the deep-sea bacterium *Photobacterium profundum*. *Extremophiles*, 2002, 6, 507–514.

- Michels P.C., Hei D., Clark D.S., Pressure effects on enzyme activity and stability at high temperatures. *Adv Prot Chem*, 1996, 48, 341–376.
- Morita R.Y., Effect of hydrostatic pressure on succinic, formic, and malic dehydrogenases in *Escherichia coli*. *J Bacteriol*, 1957, 74, 251–255.
- Nagle J.F., Theory of the main lipid bilayer phase transition. *Annu Rev Phys Chem*, 1980, 31, 157–196.
- Nogi Y., Kato C., Taxonomic studies of extremely barophilic bacteria isolated from the Mariana trench and description of *Moritella yayanosii* sp. nov., a new barophilic bacterial isolate. *Extremophiles*, 1999, 3, 71–77.
- Nogi Y., Kato C., Horikoshi K., *Moritella japonica* sp. Nov., a novel barophilic bacterium isolated from a japan trench sediment. *J Gen Appl Microbiol*, 1998a, 44, 289–295.
- Nogi Y., Kato C., Horikoshi K., Taxonomic studies of deep-sea barophilic *Shewanella* strains and description of *Shewanella violacea* sp. Nov. *Arch. Microbiol*, 1998b, 170, 331–338.
- Nogi Y., Kato C., Horikoshi K., *Psychromonas kaikoe* sp. Nov., a novel from the deepest piezophilic bacterium cold-seep sediments in the Japan trench. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2002, 52, 1527–1532.
- Nogi Y., Hosoya S., Kato C., Horikoshi K., *Colwellia piezophila* sp. nov., a novel piezophilic species from deep-sea sediments of the Japan trench. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2004, 54, 1627–1631.
- Nogi Y., Hosoya S., Kato C., Horikoshi K., *Psychromonas hadalis* sp. nov., a novel piezophilic bacterium isolated from the bottom of the Japan trench. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2007, 57, 1360–1364.
- Oger P.M., Jebbar M., The many ways of copying with pressure. *Res Microbiol*, 2010, 161, 799–809.
- Oger P., Cario A., Adaptation of the archaeal membrane. *Biophys Chem*, 2013, 15, 42–56.
- Piccard J., Dietz R., *Seven miles down : The story of the bathyscap Trieste*. G.P. Putnams Sons, New York, 1962, 521p.
- Pledger R.J., Crump B.C., Baross J.A., A barophilic response by two hyperthermophilic, hydrothermal vent archaea : An upward shift in the optimal temperature and acceleration of growth rate at supra-optimal temperatures by elevated pressure. *FEMS Microbiol Ecol*, 1994, 14, 233–241.
- Regnard P., Recherches expérimentales sur l'influence des très hautes pressions sur les organismes vivants. *Compt Rend Acad Sci*, 1884, 98, 745–747.
- Sinensky M., Homeoviscous adaptation - a homeostatic process that regulates the viscosity of membrane lipids in *Escherichia coli*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1974, 71, 522–525.
- Takai K., Horikoshi K., *Thermosiphon japonicus* sp. Nov., an extremely thermophilic bacterium isolated from a deep-sea hydrothermal vent in Japan. *Extremophiles*, 2000, 4, 9–17.
- Takai K., Sugai A., Itoh T., Horikoshi K., *Palaeococcus ferrophilus* gen. Nov., sp. Nov., a barophilic, hyperthermophilic archaeon from a deep-sea hydrothermal vent chimney. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2000, 50, 489–500.
- Takai K., Nakamura K., Toki T., Tsunogai U., Miyazaki M., Miyazaki J., Hirayama H., Nakagawa S., Nunoura T., Horikoshi K., Cell proliferation at 122 °C and isotopically heavy CH₄ production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105, 10949–10954.
- Takai K., Miyazaki M., Hirayama H., Nakagawa S., Querellou J., Godfroy A. Isolation and physiological characterization of two novel, piezophilic, thermophilic chemolithoautotrophs from a deep-sea hydrothermal vent chimney. *Environ Microbiol*, 2009, 11, 1983–1997.
- Thomson C., The depths of the sea. 1873, Macmillan and Co, London, 20 volumes.
- von Wolzogen Kühr C., van der Vlugt L., The graphitization of cast iron as an electrochemical process in anaerobic soil. *Water*, 1934, 18, 147–165.
- Wang F., Wang J., Jian H., Zhang B., Li S., Wang F., Zeng X., Gao L., Bartlett D.H., Yu J., Hu S., Xiao X., Environmental adaptation : Genomic analysis of the piezotolerant and psychrotolerant deep-sea iron reducing bacterium *Shewanella piezotolerans* WP3. *PloS One*, 2008, 3, e1937.
- Welch T.J., Bartlett D.H., Identification of a regulatory protein required for pressure-responsive gene expression in the deep-sea bacterium *Photobacterium* species strain SS9. *Mol Microbiol*, 1998, 27, 977–985.
- Welch T.J., Farewell A., Neidhardt F.C., Bartlett D.H., Stress response of *Escherichia coli* to elevated hydrostatic pressure. *J Bacteriol*, 1993, 175, 7170–7177.
- Whitman W.B., Coleman D.C., Wiebe W.J., Prokaryotes : The unseen majority. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95, 6578–6583.
- Winter R., Jeworrek C., Effect of pressure on membranes. *Soft Matt*, 2009, 5, 3157–3173.
- Wolff T., Galathea report : Scientific results of the Danish deep-sea expedition round the world 1950–52, Scandinavian Science Press, 1956.
- Xiao X., Wang P., Zeng X., Bartlett D.H., Wang F., *Shewanella psychrophila* sp. nov. and *Shewanella piezotolerans* sp. nov., isolated from west pacific deep-sea sediment. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2007, 57, 60–65.
- Xu Y., Nogi Y., Kato C., Liang Z., Rüger H.-J., De Kegel D., Glansdorff N., *Moritella profunda* sp. Nov. and *Moritella abyssi* sp. Nov., two psychropiezophilic organisms isolated from deep Atlantic sediments. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2003a, 53, 533–538.
- Xu Y., Nogi Y., Kato C., Liang Z., Rüger H.-J., De Kegel D., Glansdorff N., *Psychromonas profunda* sp. Nov., a psychropiezophilic bacterium from deep Atlantic sediments. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2003b, 53, 527–532.
- Yayanos A.A., Dietz A.S., Vanboxtel R., Obligately barophilic bacterium from the Mariana trench. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1981, 78, 5212–5215.
- Zobell C.E., The role of bacteria in the formation and transformation of petroleum hydrocarbons. *Science*, 1945, 102, 364–369.