

> largement supérieur à celui des proies, mais cela reste anecdotique. Le cycle épibiotique, de son côté, est plus «partageur»: plusieurs Balo peuvent s'attacher à la paroi d'une proie et consommer simultanément son contenu. Les autres prédateurs, comme *Myxobacteria* ou *Lysobacter*, se différencient par une prédation facultative – ils ne s'attaquent aux autres bactéries que lorsque les ressources en nutriments sont au plus bas – et par une stratégie de chasse en meute (voir l'encadré page 69). Par ailleurs, les études de l'ADN des Balo les séparent clairement des autres prédateurs bactériens.

UN LARGE CHOIX DE PROIES

En matière de proie, la majorité des études ont confirmé que les Balo préfèrent se nourrir de bactéries à Gram négatif. Et si on leur donne le choix, ils consomment d'abord celles qu'ils rencontrent habituellement dans leur milieu de vie. Leurs proies sont de toutes sortes, pathogènes ou commensales des plantes, des animaux ou des humains. Toutefois, il y a quelques années, une équipe de l'université Sapienza, à Rome, sous la direction de Serena Schippa, a observé un nouveau phénomène: le Balo *Bdellovibrio bacteriovorus* arrive à cibler et à consommer des bactéries à Gram positif. En effet, en présence de proies à Gram positif comme *Staphylococcus aureus*, *Bdellovibrio bacteriovorus*, prédateur naturellement endobiotique, finit par s'adapter à son nouveau repas. En une vingtaine d'heures, il change de stratégie et opte pour une prédation épibiotique. Le temps nécessaire pour consommer *S. aureus* est comparable à une phase de latence durant laquelle le prédateur synthétise un nouvel arsenal d'enzymes hydrolytiques capables d'agir sur la paroi des bactéries à Gram positif. Plus surprenant encore, *Bdellovibrio bacteriovorus* est aussi capable de s'en prendre à des cellules mortes dont le contenu cellulaire est intact.

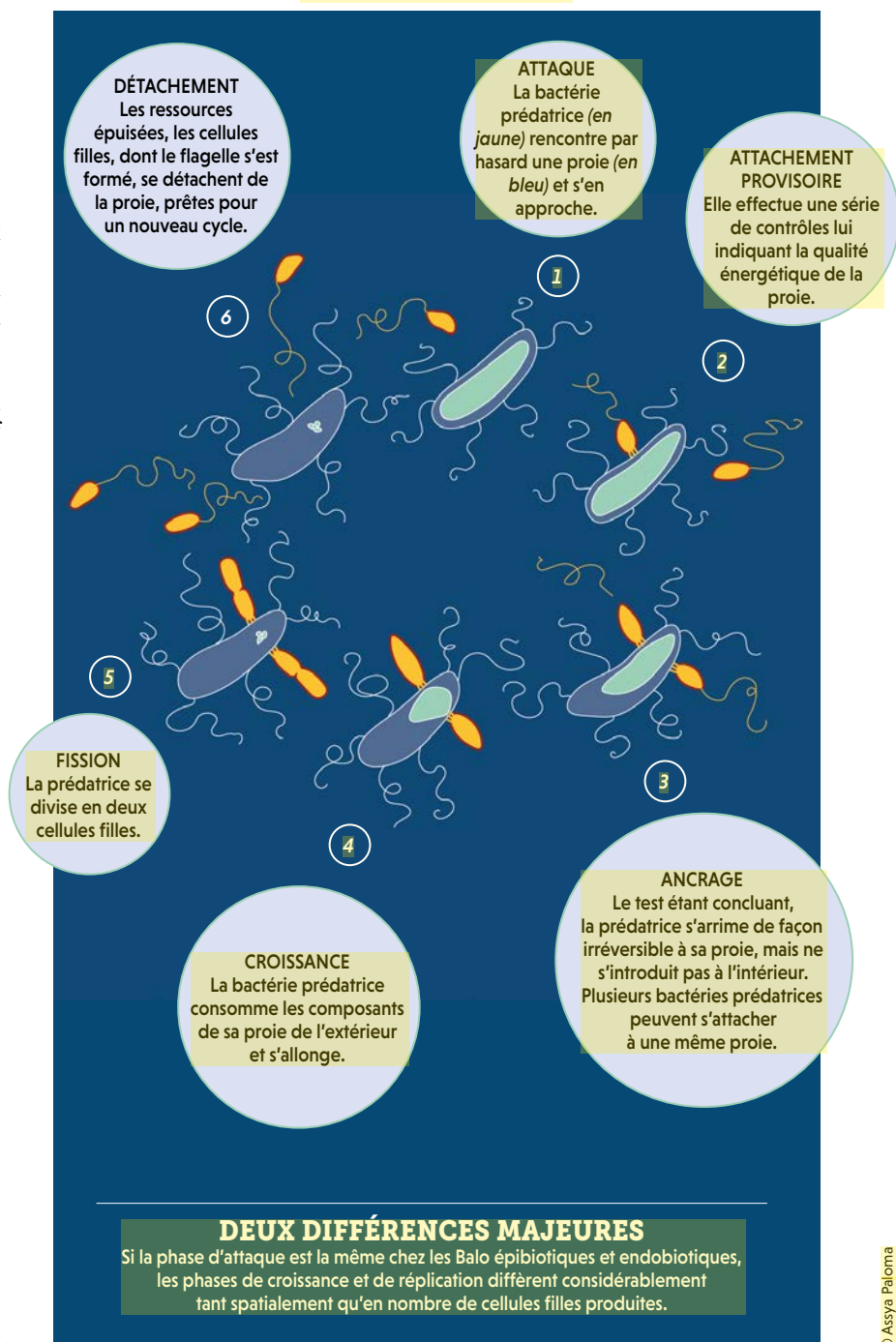
Le spectre de prédation des Balo varie selon les représentants. Certains sont semi-généralistes, avec un large choix de proies consommables, tandis que d'autres sont plutôt spécialistes d'un type de proie. Il arrive aussi que des Balo soient versatiles, c'est-à-dire à la fois semi-généralistes et spécialistes, optant pour un comportement ou l'autre selon l'environnement. Une stratégie gagnante? Pas sûr. Certes, elle offre un avantage indéniable: la bactérie qui la pratique est moins limitée par la compétition et est donc apte à dominer la population de Balo. Cependant, l'efficacité de prédation est plus faible et un Balo spécialiste d'une proie la consomme naturellement plus vite qu'un versatile... Les populations de Balo varient donc en fonction des proies présentes dans le milieu.

Toutes ces caractéristiques confèrent aux Balo une grande facilité d'adaptation aux milieux >

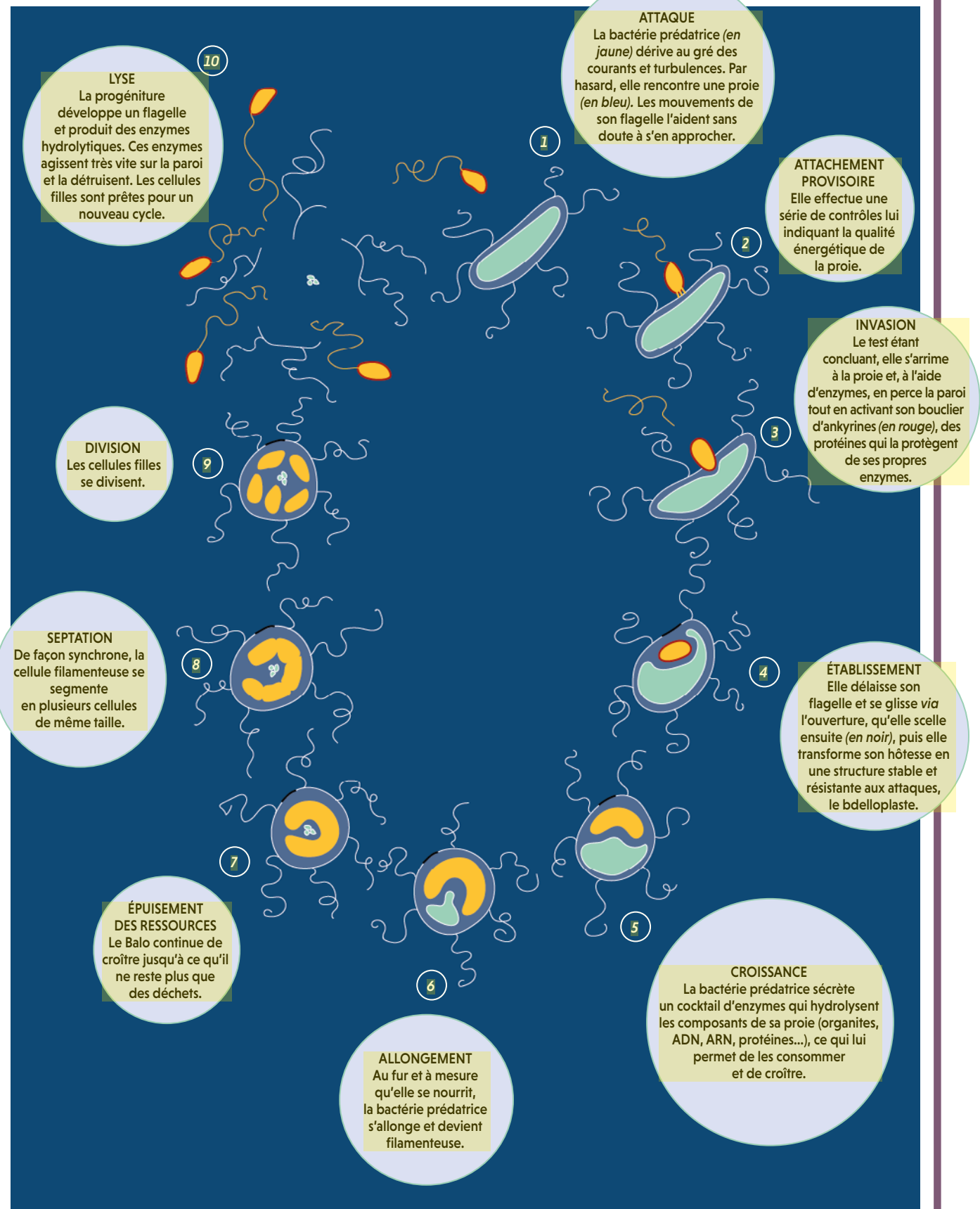
LE CYCLE DE VIE DES BALO

Les Balo ont développé deux cycles de vie différents. Certaines bactéries, comme *Peredibacter starrii* et *Bdellovibrio bacteriovorus*, ont un cycle de reproduction endobiotique, c'est-à-dire qui se déroule à l'intérieur de l'hôte (voir page ci-contre le cycle de *Bdellovibrio bacteriovorus*), tandis que d'autres, comme *Bdellovibrio exovorus*, ont un cycle de reproduction épibiotique: le prédateur reste en dehors de sa proie (ci-dessous le cycle de *B. exovorus*). Les deux cycles durent entre trois heures et demie et quatre heures.

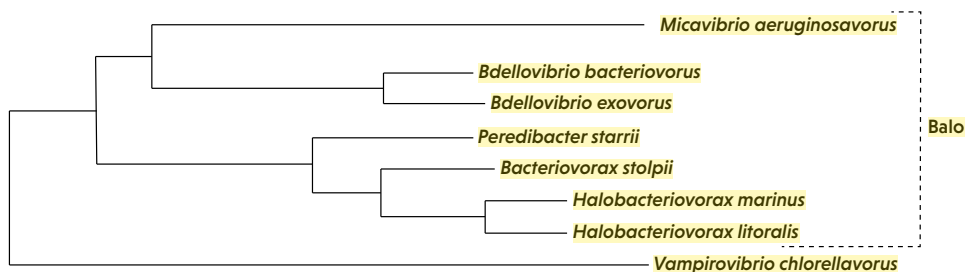
MODE ÉPIBIOTIQUE



MODE ENDOBIOTIQUE



UNE CLASSIFICATION MOUVANTE



La classification des bactéries évoluant sans cesse, celle des Balo a subi divers remaniements au cours de la dernière décennie. De nos jours, l'identification des bactéries et de leurs liens de parenté se fonde principalement sur l'étude du gène de l'ARNr 16S, une sous-unité du ribosome, le complexe qui synthétise les protéines dans les cellules. Cette sous-unité a en effet l'avantage d'être présente chez toutes les bactéries et de présenter une structure moléculaire très bien conservée dont l'évolution est très lente. On commence par extraire l'ADN des bactéries. Puis, des séquences d'ADN nommées amorces, reconnaissant des zones très conservées du gène, permettent d'amplifier par PCR (réaction de polymérisation en chaîne) une grande partie du gène, qui peut alors être séquencé. Les données sur sa séquence sont alors comparées avec des bases de données. Selon les auteurs, pour que deux bactéries appartiennent à la même

« espèce », leur degré d'homologie doit être supérieur à 97 %, voire à 99 %.

Sur la base de telles analyses, on s'est aperçu que les Balo constituent un groupe paraphylétique : dans l'arbre du vivant, ils ne sont pas seuls sur leur branche. Leur dernier ancêtre commun est aussi celui d'autres bactéries. En effet, ils appartiennent à deux classes distinctes. La première, nommée *Oligoflexia*, qui comporte cinq familles de Balo composées d'une ou plusieurs « espèces » répertoriées (voir ci-dessus), regroupe aussi de nombreuses autres bactéries (non représentées). Par exemple, la famille des *Halobacteriovoraceae*, typique des environnements halophiles (salés), est actuellement constituée de deux représentants, *Halobacteriovorax marinus* et *H. litoralis*. La seconde classe, « sans famille », contient un genre unique du nom de *Micavibrio*, représenté par deux « espèces », *M. aeruginosavorus* et *M. admirantus* (non montré).

➤ qu'ils colonisent et expliquent sans doute pourquoi on en trouve dans tous les milieux naturels et anthropisés. Cette ubiquité et le contrôle qu'ils opèrent sur des populations bactériennes entières en font de puissants régulateurs écologiques. En milieu aquatique, notamment, leur impact sur les bactéries hétérotrophes (non photosynthétiques) ne doit plus être négligé.

DES RÉGULATEURS NON NÉGLIGEABLES DES ÉCOSYSTÈMES

Les bactéries hétérotrophes jouent en effet un rôle central dans le réseau trophique de tout écosystème, c'est-à-dire dans le réseau des chaînes alimentaires qui y sont en jeu. Elles recyclent la matière organique dissoute dans le milieu, issue du phytoplancton, en la consommant. Puis elles deviennent le repas de protozoaires (animaux unicellulaires) – des flagellés et des ciliés –, qui transfèrent ainsi cette biomasse aux niveaux trophiques supérieurs.

Découverte dans les années 1970-1980 par Farooq Azam, de l'université de Californie de San Diego, et Tom Fenchel, de l'université de Copenhague, qui cherchaient alors à décrire le rôle des bactéries dans les cycles du carbone et des éléments nutritifs du milieu, cette « boucle microbienne » a une conséquence importante : toute altération qu'elle subit a des répercussions sur les niveaux trophiques supérieurs. Longtemps, on a pensé que les bactériophages et les protozoaires étaient les principaux acteurs de la mortalité bactérienne et du

renouvellement de cette communauté au sein des écosystèmes aquatiques. De fait, des études antérieures suggéraient que les virus étaient l'entité la plus abondante sur Terre, certaines avançant qu'un millilitre d'eau océanique contenait de 10^5 à 10^9 particules virales. Cependant, en 2014, une découverte a changé la donne : Steven Biller, de l'institut de technologie du Massachusetts, aux États-Unis, et ses collègues ont montré que les vésicules membranaires extracellulaires – des vésicules de 50 à 200 nanomètres de diamètre que sécrètent les cellules des trois domaines du vivant (archées, bactéries et eucaryotes) – sont bien plus abondantes dans les écosystèmes marins qu'on ne le pensait (voir l'encadré page 71). Or ces vésicules se confondent facilement au microscope avec les virus sans queue.

Depuis, le nombre et l'impact des virus sur les populations bactériennes sont donc revus un peu à la baisse. Et outre les bactériophages et les protistes, un nouvel acteur commence à prendre de l'ampleur : les bactéries prédatrices d'autres bactéries et, en particulier, les Balo. Certains chercheurs avancent l'hypothèse que, malgré leur infériorité en nombre par rapport aux bactériophages, ils seraient tout de même efficaces pour contrôler les populations bactériennes, voire plus efficaces encore dans certaines situations, les bactériophages ne pratiquant qu'une prédation spécifique.

Ces dernières années, avec la montée de la résistance des bactéries aux antibiotiques, les Balo, comme les bactériophages, sont ainsi