

tatives lui servaient à distinguer les genres (*Micrococcus*, *Bacterium*, *Bacillus*, *Spirillum*, etc.). Mais, il faut bien le dire, car on a trop souvent méconnu l'idée directrice de cette classification, l'auteur avait simplement voulu donner un classement provisoire et il avait expressément laissé de côté la question de savoir si les genres et les « espèces d'après la forme » correspondent réellement aux genres et aux espèces qu'on observe dans la Nature.

On sait comment, en opposition avec les idées de F. Cohn, Nægeli et d'autres observateurs ont mis en doute l'existence d'espèces distinctes chez les Bactéries, en prétendant que les formes observées proviennent les unes des autres par des variations successives et que, chose plus grave encore, la fonction physiologique est également variable, les mêmes formes pouvant provoquer toutes les fermentations et les maladies infectieuses. Déjà, les expériences de Pasteur étaient en contradiction formelle avec une semblable théorie. On ne tarda pas à reconnaître qu'il existe des unités biologiques auxquelles on doit attribuer le caractère d'espèces, et les Bactéries les plus soigneusement étudiées se montrèrent relativement uniformes.

Toutefois, il parut bientôt nécessaire d'apporter des modifications au système de Cohn. Tout en admettant la possibilité de fonder des espèces en prenant pour base les caractères morphologiques, Zopf s'attaqua à la délimitation des genres de la classification de cet auteur et à la constance des formes bactériennes. Ayant observé, dans quelques espèces, des stades de développement rappelant les formes caractéristiques des divers genres de Cohn, il en conclut que ces genres ne sont que des stades, des formes de végétation d'espèces polymorphes.

En réalité, Zopf n'avait vu ce polymorphisme que dans quelques Bactéries relativement élevées en organisation, les *Beggiatoa* et les *Cladothrix*; ce qui ne l'empêcha pas de généraliser et d'affirmer que « la théorie de la constance des formes bactériennes n'avait plus qu'un intérêt historique ». Pour cet auteur, ce qui n'avait pas paru polymorphe était « insuffisamment connu », et il se réservait de faire connaître ultérieurement « les conditions exactes de tous ces phénomènes morphologiques ».

Acceptés d'abord avec confiance par nombre d'auteurs et vulgarisés par l'enseignement, ces résultats furent presque aussitôt étendus par quelques-uns à des Algues bleues voisines des *Beggiatoa*, les Oscillariées. Toutefois, l'assentiment ne fut pas absolument général; un algologue des plus éminents, E. Bornet, pensa qu'il était d'autant plus prudent de faire des réserves qu'un simple coup d'œil sur les planches de Zopf, représentant des Algues d'organisation plus complexe et de dimension plus grande que les Bactéries, montre que l'auteur a commis des confusions inexplicables. Partout il a représenté des états juxtaposés de formes plus ou moins analogues d'êtres différents, et nulle part la continuité de ces formes sur un même individu. Certains caractères, tels que la couleur de la gaine chez les Cyanophycées, qui sont importants à considérer pour la distinction des genres, ont été entièrement négligés par cet auteur. « Il n'est peut-être pas inutile de faire remarquer, disent Bornet et Flahaut, que ni Zopf, ni Hansgirg ne tiennent compte de la fixité de la couleur des gaines, lorsqu'ils rattachent les unes aux autres des formes diversement colorées. »

Plus tard, dans une remarquable monographie des Oscillariées, Gomont s'exprimait en ces termes, au sujet du polymorphisme de ces Algues : « Nous ne chercherons pas à réfuter en détail une théorie qui nous paraît reposer

surtout sur un vice de raisonnement, la filiation supposée des formes étant déduite de leur concomitance ou de leur succession dans un même milieu, et non de l'observation directe. Les cultures auxquelles nous nous sommes livré dans des milieux convenablement stérilisés, et qui nous ont permis plus d'une fois de propager et de conserver à l'état de pureté, pendant plusieurs mois, une forme unique, en faisant varier à diverses reprises les conditions d'existence, n'ont jamais produit dans les plantes en expérience aucun changement qui puisse fournir un argument quelconque en faveur des théories polymorphistes. »

5^e RECHERCHES DE WINOGRADSKY

Cependant, comme on attendait toujours les preuves annoncées par Zopf, dont les cultures avaient été faites dans « l'eau de marais fraîche », Winogradsky reprit cette étude sur les organismes même signalés comme les plus polymorphes. Il établit que les deux prétendues espèces de *Beggiatoa* (*B. alba* et *B. roseo-persicina*) sont en réalité deux groupes d'organismes qui comprennent, l'un les Sulfobactéries incolores, l'autre les Sulfobactéries rouges, embrassant au total plus de 20 espèces. Dans le premier groupe, par exemple, les espèces les plus polymorphes, appelées aujourd'hui *Thiothrix*, sont constituées par des filaments pourvus d'une gaine gélatineuse, fixés à la base, rigides et immobiles; ils se divisent à leur extrémité libre en une série de tronçons comparables aux homogonies des Nostocacées, qui sortent de la gaine, se détachent et s'éloignent en rampant, pour se fixer ensuite par un bout et s'accroître en un nouveau filament. Ce mode de multiplication les rapproche des Oscillariées. Avec cette espèce, comme avec les autres Sulfobactéries, la végétation ne se fait bien que dans une eau sulfureuse : tous les milieux différents essayés par Winogradsky n'ont rien montré de plus ou arrêtaient la végétation.

L'un des exemples de polymorphisme qui semblait le plus digne de foi, celui des *Beggiatoa*, se trouvant ainsi ramené à un exemple de confusion d'espèces autonomes, il restait à examiner le *Cladothrix dichotoma*, réputé aussi comme polymorphe au plus haut degré. En effet, Zopf admettait qu'il pouvait revêtir successivement la forme de filaments droits et spiralés, se fragmentant en bâtonnets, en vibrions, en arthrospores, tous capables de se mouvoir et de s'agglomérer en zooglées; il y aurait, en plus, à l'intérieur des filaments, formation d'endospores et de microcoques. Or, en cultivant longtemps cette plante sous le microscope, Winogradsky n'a pu voir que la formation de bâtonnets mobiles, analogues à ceux de la Sulfobactérie mentionnée plus haut, et la production de coccus analogues aux arthrospores. Quant à la formation zoogléique, elle est commune, comme on sait, à beaucoup de Bactéries. Les formes spiralées, qu'on peut d'ailleurs rencontrer, comme on l'a vu, chez des espèces d'Oscillariées normalement filamenteuses, et les formes de vibrion figurées par Zopf et par d'autres, résultent simplement d'une ondulation, que Büsgen considère même comme accidentelle et qu'il attribue au défaut d'oxygène. Ce dernier observateur, qui a fait récemment des cultures pures de *Cladothrix* sur gélatine nutritive, croit pouvoir dire que les arthrospores des auteurs précédents ne sont, en réalité, que des éléments très courts; quant aux endospores et aux microcoques, ce seraient tout simplement des globules de matière grasse! Le polymorphisme du *Cladothrix* est donc tout aussi limité que celui des *Beggiatoa*; les théories de Zopf ne reposaient que sur des erreurs d'observation.

Est-ce à dire que, chez toutes les Bactéries, le cycle du développement n'offrirait pas de variations plus étendues que dans les cas précédents, où il avait semblé pourtant si compliqué? Ce serait aller trop loin. D'ailleurs, la question se présente sous deux aspects différents, suivant qu'il s'agit des variations que l'on peut obtenir expérimentalement, ou de celles qui se présentent au cours du développement normal.

4 POLYMORPHISME EXPÉRIMENTAL ET POLYMORPHISME NORMAL

Il n'est guère de bactériologistes qui n'aient eu l'occasion de remarquer, dans des cultures absolument pures, des changements de forme dont la cause a paru souvent assez obscure. Mais on sait que la composition des milieux change avec l'âge, avec les conditions de la culture; il n'y a donc rien d'étonnant à ce que ces changements retentissent sur les caractères des microbes, qui ne sont pas plus insensibles que les Champignons à l'influence des conditions extérieures. Schottelius, Wasserzug, Roger ont vu que le *Bacillus* ou *Micrococcus prodigiosus*, peut s'allonger en filaments plus ou moins longs et se renfler sous l'influence d'une température de 57 degrés, ou d'une réaction acide du milieu de culture, ou encore de divers agents chimiques. Ræser a observé un bacille de l'eau qui présentait quelques-uns des caractères du Bacille typhique, mais qui se changeait, quand on élevait la température, en filaments d'une longueur démesurée.

En cultivant dans les mêmes conditions les formes modifiées du *Micrococcus prodigiosus* et du *Bacillus pyocyaneus*, Wasserzug a pensé qu'on arriverait à les fixer définitivement et, par suite, à réaliser un véritable transformisme; mais cette fixation d'une forme nouvelle reste encore à obtenir. Avant lui, Guignard et Charrin avaient montré que le Bacille pyocyanique, en présence de divers composés chimiques, peut revêtir presque toutes les formes connues chez les divers microbes; mais ils avaient eu soin de faire remarquer que l'une quelconque d'entre elles, replacée dans les conditions normales, reproduit toujours la forme typique ordinaire du Bacille, et ils ajoutaient que si le polymorphisme « doit attirer de plus en plus l'attention sur l'influence des milieux, et en particulier des antiseptiques, et mettre en garde contre certaines tendances à multiplier les espèces en se fondant sur des données morphologiques insuffisantes, au point de vue botanique, il n'ébranle en rien la notion généralement admise pour l'espèce ». Il ne s'agit donc pas de transformisme, mais d'une variation d'origine expérimentale, obtenue dans des conditions que l'on doit considérer comme anormales.

Intéressantes à connaître parce qu'elles montrent que l'espèce microbienne est beaucoup plus plastique qu'on ne l'avait cru jusque-là, ces variations ne peuvent être invoquées contre la constance du développement des espèces bactériennes. Winogradsky a insisté avec raison sur ce point. La considération des formes n'est valable que quand l'espèce se trouve dans des conditions favorables à son existence. Dans de mauvaises conditions, sous des influences délétères, s'il n'y a pas arrêt de végétation ou formation de spores, il y a végétation pénible accompagnée de phénomènes morbides, qui se traduisent souvent par des formes involutives. On ne peut les mettre sur le même rang que les phénomènes normaux, et ils ne sauraient, au point de vue botanique, faire qualifier de variables les espèces qui les subissent.

Toutefois, si, dans les exemples qui précèdent, les nouveaux caractères morphologiques obtenus expérimentalement n'ont pu se maintenir lorsque le microbe se trouvait replacé dans des conditions normales, il semble aujourd'hui qu'il existe des cas où ces caractères acquis peuvent offrir une constance relativement grande. C'est ce qui résulte des récentes observations de Metchnikoff sur divers bacilles du choléra.

En étudiant des vibrions cholériques d'origine différente, ce savant a constaté que les uns présentent la forme de virgules courtes, les autres celle de bâtonnets ou filaments courts. Maintenu pendant un mois et demi dans l'eau peptonisée, à la température de 56°, un bacille de la première forme a pris la seconde, et celle-ci s'est reproduite sur divers milieux nutritifs, ainsi que dans la cavité péritonéale du cobaye; mais l'auteur n'indique pas le nombre des cultures et des passages successifs. D'autre part, il a vu lui-même des formes allongées, de provenance diverse, revenir à la forme courte de virgule dans certaines conditions telles que des passages répétés à travers le cobaye. « Le moyen le plus facile, dit Metchnikoff, pour transformer le vibrion du type allongé et mince en une forme courte et recourbée, c'est de le faire passer par le corps des leucocytes », par inoculation à des cobayes vaccinés.

Contrairement à d'autres auteurs, ce savant bactériologiste est d'avis que les deux formes dont il s'agit ne correspondent pas à deux espèces distinctes, mais seulement à deux races qui peuvent se transformer l'une dans l'autre suivant les circonstances extérieures. Sans admettre les idées de Zopf, « il est incontestable, dit-il, que plus on approfondit l'étude des formes bactériennes, plus il devient difficile de les séparer en espèces bien distinctes : au lieu de celles-ci, on trouve des groupes plus ou moins vastes.... On peut donc admettre en général que, s'il existe des espèces dans le groupe des Bactéries, elles ne correspondent pas à des « bona species » en Botanique et en Zoologie, mais à de mauvaises espèces, comme le *Planorbis multiformis* de Hilgendorf et d'autres encore. »

Nous pouvons faire remarquer, à ce sujet, que, même en Phanérogamie, la bonne espèce, dans le sens où la prend Metchnikoff, c'est-à-dire invariable, reconnaissable par tout le monde et en tout état, n'est pas des plus communes. En réalité, l'espèce ordinaire est une collection de micromorphes que les uns distinguent, les autres réunissent, et dont les limites varient suivant l'étendue de la flore que l'on envisage. Il n'en va pas autrement pour les Algues. Présentée sous une forme aussi générale, la conclusion du savant bactériologiste paraîtra sans doute exagérée. Les espèces ne sont pas moins bonnes chez les Bactéries que chez les autres organismes : elles peuvent comprendre des races ou des variétés caractérisées par des formes ou des propriétés différentes, comme on le voit si souvent chez les plantes cultivées pour l'ornementation ou l'alimentation; les bacilles cholériques en fournissent précisément un exemple, et l'on pourrait en citer bien d'autres.

Ces races et variétés dérivent d'un type spécifique caractérisé par un certain nombre de propriétés; elles se forment sous l'influence de conditions diverses que l'on connaît ordinairement pour les microbes; elles se rattachent au type par une filiation régulière.

D'autres micro-organismes peuvent être mentionnés plus avantageusement à l'appui du polymorphisme de l'espèce. Sans parler des Algues où l'on trouverait facilement des exemples (*Ulothrix*, *Stichococcus*, etc.), nous rappellerons les observations de Kurth sur un saprophyte, le *Bacillus Zopfi*. Ce microbe se déve-

loppe sur la gélatine en longs filaments qui se contournent et se tordent par suite de la résistance que leur oppose le milieu; ils forment ensuite des pelotes compactés et se divisent en articles. Puis le développement cesse et il se produit une division en éléments globuleux, que l'auteur considère comme une simple forme de coccus. Mais, en raison de leur résistance à la dessiccation et de la conservation très longue du pouvoir germinatif, même dans les milieux épuisés, ces éléments sont évidemment des spores. Ils germent, d'ailleurs, en donnant des bacilles.

Un autre saprophyte, le *Bacillus allantoides*, trouvé par L. Klein dans une eau stagnante, et suivi pendant tous les stades de son évolution, sous le microscope, dans diverses solutions nutritives, offre d'abord la forme de bacilles immobiles réunis bout à bout, qui se divisent en donnant des chapelets de microcoques. Ces chapelets conservent l'orientation des bâtonnets primitifs et passent à l'état de zoogléas, qui peuvent ensuite reproduire les bacilles. Ici, la formation zoogléique n'est nullement accidentelle; elle ne représente pas davantage un processus pathologique: car elle succède constamment, et d'une façon normale, à l'apparition des éléments arrondis, et on la trouve à côté des autres formes. L'évolution de cette espèce est tout à fait régulière; mais on peut se demander si les éléments arrondis ne représentent pas, comme dans le cas précédent, une forme de conservation.

Dans ces deux exemples, nous voyons des formes différentes se succéder régulièrement; mais elles restent comprises, en somme, dans des limites assez étroites. Il n'en serait plus de même, d'après Metchnikoff, dans le *Spirobacillus Cienkowski*, parasite observé dans une Daphnie. Ce microbe présente d'abord la forme de cellules ovoïdes ressemblant plus à des levures qu'à des Bactéries, mais se rattachant aux Bactéries par la scissiparité, puis celle de bacilles droits et de grands bacilles courbes, ensuite celle de spirilles, qui se dissocient en filaments de très petites dimensions. Il n'a pu être cultivé en dehors de l'organisme.

En présence de ces derniers résultats, dont la portée est grande au point de vue qui nous occupe, Winogradsky pense qu'on est en droit de se montrer exigeant sur les preuves; il ne considère pas comme suffisantes des séries d'observations microscopiques faites sur le contenu des Daphnies malades. On ne peut s'empêcher de remarquer avec lui que, seule, l'observation directe des phénomènes de développement dans leur continuité pourra forcer la conviction.

Les faits dûment constatés montrent, en somme, que le polymorphisme des Bactéries en général n'est nullement démontré. Dans les conditions normales du développement, la variation morphologique est très limitée, et, quand il s'agit de Bactéries parasitaires, il faut tenir compte des conditions spéciales où on les observe. Mais cela ne veut pas dire qu'il ne puisse exister des Bactéries polymorphes comme il y a des Algues et des Champignons polymorphes: admettre ce fait, ce n'est nullement admettre les théories erronées dont il a été précédemment question. Il importe aussi de distinguer, dans le polymorphisme, les conditions où il se manifeste, si l'on veut en apprécier exactement la valeur.

5° VARIATIONS PHYSIOLOGIQUES; FORMATIONS DES RACES

Il nous reste maintenant à jeter un coup d'œil sur les variations physiologiques dans leurs rapports avec la morphologie et avec la fixité de l'espèce.

C'est l'étude des variations physiologiques qui a conduit Pasteur à introduire

la notion de race en microbiologie. « Une levure, dit-il dans ses *Études sur la bière*, est une réunion de cellules qui ne sauraient être individuellement identiques. Chacune de ces cellules a des propriétés d'espèce ou de race qu'elle partage avec les cellules voisines, et, en outre, des caractères propres qui la distinguent et qu'elle est susceptible de transmettre dans des générations successives. Si donc on parvenait à isoler, dans une levure déterminée, les diverses cellules qui la composent, et qu'on pût cultiver à part chacune d'elles, on obtiendrait un nombre égal de levures, qui vraisemblablement seraient distinctes les unes des autres, parce qu'elles participeraient chacune des propriétés individuelles de leur cellule d'origine.... Ce serait probablement un moyen de créer des races de levures distinctes. »

Plus tard, la découverte de l'atténuation des virus a réalisé la création de races chez les Bactéries pathogènes. Le microbe du choléra des poules peut être pris à un stade quelconque de l'atténuation due à l'oxygène de l'air et transmettre à des générations successives le degré de virulence où il était parvenu, et qui est la seule caractéristique de la race ainsi formée. Pasteur a constaté « qu'il n'existe pas de correspondances morphologiques entre le parasite et les diverses virulences qu'il accuse; les cultures sont pareilles pendant toutes les virulences ». Avec la Bactérie charbonneuse, les virulences diverses sont fixées dans la spore, et la stabilité des races correspondantes est ainsi assurée dans le temps, sans qu'il soit besoin de les laisser en contact avec les agents qui leur ont donné naissance.

Les microbes chromogènes nous fournissent aussi des exemples dans lesquels la diminution et la disparition de la fonction ne s'accompagnent pas de changements morphologiques apparents. Le Bacille du pus bleu, le Bacille du lait bleu et d'autres microbes peuvent, dans certaines conditions, donner des races incolores, tout en conservant leur forme ordinaire. Le premier garde, en outre, comme l'ont montré Charrin et Phisalix, sa virulence à l'égard des animaux; c'est seulement une partie des propriétés physiologiques qui se trouve atteinte.

Cultivé dans le bouillon de bœuf salé ou phosphaté, le Streptocoque de la septicémie puerpérale conserve sa virulence et sa forme pendant plusieurs générations; mais, d'après Arloing, il perd la première et non la seconde, après deux ou trois cultures dans le bouillon de poulet. La Bactérie charbonneuse, soumise à une température dysgénésique, le microbe du choléra des poules et celui du rouget du porc, exposés à l'air, sont plus ou moins atténués, tout en gardant leur forme fondamentale. Inversement, la virulence peut être exaltée, comme lorsqu'on fait passer le microbe du rouget du porc par l'organisme du lapin.

D'autres fois, le cycle évolutif peut être modifié sans que la virulence disparaisse: tel est le cas de la Bactérie charbonneuse rendue asporogène par le bichromate de potasse ou l'acide phénique. E. Roux a montré qu'un grand nombre de passages à travers le cobaye ou le lapin, ainsi que la culture dans les milieux les plus favorables à la formation des spores, tels que l'humeur aqueuse de l'œil du lapin ou du mouton, ne pouvaient faire réapparaître la sporulation, et cependant la Bactérie restait virulente. Toutefois, par une action plus prolongée des antiseptiques, on arrive en outre à diminuer la virulence et par suite à obtenir une Bactérie asporogène et atténuée, de sorte que la modification porte à la fois sur les deux ordres de caractères.

D'autres conditions peuvent vraisemblablement conduire au même résultat,