

Zeitschrift: Archives des sciences [1948-1980]
Herausgeber: Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève
Band: 8 (1955)
Heft: 3

Artikel: La symbiose bactérienne intracellulaire chez la blatte, *B. Germanica*
Autor: Haller, Gérard de
Kapitel: 1: La symbiose intracellulaire de la blatte : historique
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-739854>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 02.02.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

CHAPITRE PREMIER

**La symbiose intracellulaire de la Blatte.
Historique.**

A. LES CORPUSCULES DE BLOCHMANN.

En 1887, BLOCHMANN signala la présence de corpuscules en forme de bactéries dans les tissus et les œufs de divers insectes. Il les étudia spécialement chez les Blattes. Leur forme, leur mode de multiplication et leur comportement vis-à-vis de différents réactifs l'amènèrent à les considérer comme des Bacilles. Il les trouvait régulièrement, sous forme de bâtonnets de 6 à 8 μ de longueur, d'une part dans les œufs, d'autre part dans les cellules centrales du corps adipeux. Ces dernières en étaient bourrées au point que seuls leur noyau et leur membrane étaient encore visibles. Toutefois c'est en vain que BLOCHMANN chercha à cultiver ces organismes. KORSCHOLT et CUÉNOT signalèrent également ces corpuscules énigmatiques.

Leur localisation dans le corps adipeux fut précisée par FRÄNKEL (1918). Les cellules contenant les bactéries, les bactériocytes, ne présentent jamais ni les gouttelettes de graisse, ni les concrétions d'urates, que renferment les autres cellules du corps adipeux. Elles sont rangées, chez *Periplaneta orientalis*, sur une ligne, longitudinale par rapport aux lobes adipeux. *Blatella germanica* présenterait trois ou quatre de ces lignes, qui peuvent atteindre le nombre de vingt chez d'autres espèces. Chez *Blatta aethiopica*, les bactériocytes sont au contraire dispersés sans ordre dans le corps adipeux. Enfin, on peut aussi trouver les micro-organismes massés tous ensemble dans un lobule de cet organe. Ces bactériocytes ne se trouvent jamais à la surface du corps gras. Ils sont toujours recouverts d'une couche au moins de cellules adipeuses, sauf au contact des gonades, qu'ils côtoient directement. On en trouve même parmi les cellules conjonctives qui tapissent ces

organes (MERCIER, 1907; GIER, 1936). C'est ce qui permet la transmission des symbiotes aux descendants. En effet, si chez les mâles l'on ne trouve jamais de bactéries dans les testicules, dans l'ovaire des femelles, en revanche, les ovocytes en sont couverts.

MERCIER découvrit des symbiotes dans les cellules de la gaine ovarienne, puis dans des cellules folliculaires. BLOCHMANN avait déjà signalé le passage des bacilles du corps adipeux dans les œufs. WHEELER, en 1889, montra que les ovocytes jeunes présentent à leur surface une couche mince de ces micro-organismes, alors que chez les ovocytes plus âgés, les symbiotes sont beaucoup plus nombreux et forment des amas épais repoussant la couche des cellules folliculaires. Dans les ovules mûrs, ils se trouvent par paquets dans des enclaves du cytoplasme. WHEELER les vit également sur des coupes et des frottis d'embryons. Selon FRÄNKEL, la contamination des œufs a lieu lorsque ceux-ci ont 0,13 mm de long, pour *P. orientalis*. Les bactéries passeraient entre les cellules folliculaires, puis se rangeraient en une couche superficielle tout autour de l'œuf, et en épaisses calottes à chacun de ses pôles.

C'est le cas chez toutes les Blattides, sauf chez *B. germanica* où il n'y a, outre la couche superficielle, qu'une petite calotte à l'un des pôles. Après que la membrane de l'ovocyte s'est dissoute en un endroit, les symbiotes pénètrent dans le protoplasme. Chez *Heterogomia aegyptica*, ils pénètrent par les pôles, grâce à de profonds replis creusés dans le protoplasme. KOCH décrit le comportement des symbiotes pendant le développement embryonnaire de la façon suivante: A la fin de la croissance de l'œuf, on trouve les bactéries groupées en îlots dans le protoplasme superficiel, tout autour de l'œuf. Au début du développement, elles se déplacent toutes vers la face ventrale où elles se groupent autour de certains noyaux, émigrés à la surface. Lorsque la ligne primitive est achevée, les symbiotes sont répartis juste au-dessous d'elle, dans le vitellus. Plus tard, on les retrouve au centre de l'œuf, en un amas irrégulier. Après l'apparition des segments, de l'intestin antérieur et postérieur et des appendices, les bactéries quittent le vitellus, gagnent la cavité abdominale, où elles pénètrent dans

certaines cellules du tissu adipeux. Ces cellules se distinguent d'avance par leur noyau énorme et par la limpidité de leur protoplasme. Les bactériocytes s'enfoncent alors dans la profondeur du corps adipeux, s'y accroissent et se multiplient par amitose. HEYMONS pense qu'il pourrait s'agir d'un mouvement actif de la part des bactéries.

Le nombre de ces micro-organismes double en dix jours chez l'embryon et la larve jeune. Dès le stade de la maturité de l'insecte, et jusqu'à sa mort, il diminuera, sauf dans les ovaires.

Quant à la forme de ces symbiotes, elle peut varier. Ils sont beaucoup plus longs chez les adultes, et notamment chez les mâles, que chez les larves. D'après FRÄNKEL, leur longueur varie entre 1,6 et 9 μ . On trouve des formes ovoïdes, ou des bâtonnets plus ou moins longs, légèrement courbes, selon l'âge et selon l'état de nutrition de l'insecte. Ils prennent dans l'œuf la même forme courte, ovoïde, qu'ils ont lors de l'inanition de l'hôte. STEINHAUS, citant différents auteurs, indique qu'ils existent parfois aussi sous forme de courtes chainettes. Leur endoplasme contient des vacuoles. L'inanition de la Blatte, ajoute-t-il, fait diminuer leur nombre et leur fait prendre une forme renflée aux extrémités. MERCIER prétendait qu'ils forment des spores, ce qui a été confirmé par GROPENGIESSER, mais contesté par JAVELLY. TÓTH, en 1946, a signalé la présence de plusieurs formes différentes de symbiotes dans le corps adipeux d'un même individu. Les contradictions entre divers auteurs s'expliquent donc par cette variété de formes. GROPENGIESSER (1925) suppose même que ce n'est pas toujours la même espèce qui vit en symbiose avec un hôte déterminé. Les bacilles peuvent d'ailleurs, comme il l'a constaté, être remplacés dans les bactériocytes par des levures.

B. NATURE DES CORPUSCULES DE BLOCHMANN.

La nature bactérienne de ces organismes a été longtemps contestée. CUÉNOT, PRENANT, BOUIN, MAILLARD, entre autres, les considéraient comme des produits du métabolisme. HENNEGUY les comparait à certains cristoïdes qui se trou-

vent parfois dans les tubes de Malpighi. SCHNEIDER les prenait pour des mitochondries. Mais BLOCHMANN, FORBES, MERCIER et bien d'autres se prononcent pour la nature microbienne des symbiotes, se basant pour cela sur leur examen microscopique, sur diverses expériences (culture des symbiotes, action d'antibiotiques, etc.) et sur des théories que nous examinerons plus loin.

MILOVIDOV (1928) et KOCH (1930) montrèrent que les corps de BLOCHMANN ne sont pas des mitochondries. Ces auteurs purent en effet colorer séparément symbiotes et mitochondries dans les bactériocytes. Ce ne sont pas non plus de simples produits du métabolisme, car on distingue en eux un ectoplasme, très colorable, un endoplasme, contenant des vacuoles et des granulations, et l'on voit même des divisions se produire (BUCHNER). WOLF, en 1924, décrit des micro-organismes symbiotiques à granulations, et d'autres qui en sont dépourvus (sans compter de petites bactéries en forme de grains, dans toutes les cellules du corps adipeux, mais qui sont sans rapport avec la symbiose). En 1927, NEUKOMM les colore à la safranine, au violet de gentiane, au liquide de Ziehl, au bleu de méthylène phéniqué, etc. Il traite des Blattes aux rayons UV. Au cours de toutes ces opérations, les symbiotes se comportent comme des bactéries. Enfin, GLASER les décrit, en 1930, de la manière suivante: « L'examen microscopique montre des organismes pléomorphes, semblables à des bactéries, que leurs caractères feraient placer dans le genre *Corynebacterium* (diphthéroïdes): sans capsules, immobiles, ils sont Gram-positifs, non acido-résistants. Leurs dimensions vont de 2 à 5 μ de long sur 0,5 à 1 μ de large. On trouve des formes coccoïdes de 0,5 à 1 μ de diamètre, et également des formes de bourgeonnement. Dans les œufs et les embryons, les formes courtes ou coccoïdes se trouvent plus fréquemment que les autres. » (Traduction libre.) HOLLANDE et FAVRE (1931) donnent également une description de ces organismes.

Leur apparence sous le microscope et leur façon de se colorer, de même que leurs réactions à des agents extérieurs semblent donc bien indiquer qu'il s'agit de bactéries. Une preuve en est d'ailleurs fournie, me semble-t-il, d'une manière irréf-

table, par une expérience intéressante que BRUES et DUNN firent en 1945: ils injectèrent de la pénicilline à des Blattes de grande taille, *Blaberus cranifer*, et constatèrent une forte diminution, voire la disparition complète des symbiotes. Quels autres organismes que des Bactéries auraient présenté une réaction aussi nette ? Citons en passant une autre expérience prouvant indirectement que les corpuscules de Blochmann sont des organismes distincts de leur hôte. NEUKOMM, en 1932, inocule à des lapins, d'une part du tissu adipeux débarrassé de ses symbiotes, d'autre part une suspension pure de « bactéroïdes » symbiotiques. Les sérums présentent alors des anticorps différents, ce qui prouve que les antigènes proviennent d'organismes différents.

Plusieurs auteurs affirment avoir cultivé sur milieu artificiel les bactéries symbiotiques de la Blatte. Mais nombreux furent ceux qui s'y sont vainement efforcés. MERCIER, le premier, annonça en 1906 la réussite d'une culture de ces bacilles — qu'il appela *Bacillus cuenoti* — sur bouillon, gélatine, gélose, pomme de terre glycinée, lait. Une très vive réaction se produisit toutefois de la part de nombreux chercheurs qui crurent à une erreur d'interprétation. (JAVELLY, 1914; GLASER, 1920; HERTIG, 1921, etc.) NEUKOMM expliquait leur échec — il n'avait lui-même pas obtenu de culture — en disant que le milieu symbiotique est tellement complexe et spécial qu'un milieu artificiel ne peut en aucun cas convenir à des bactéries adaptées à la symbiose. Pourtant, en 1925, GROPENGIESSER affirme à son tour avoir réussi cette culture sur agar nutritif, dans des conditions très semblables à celles de MERCIER. Plus récemment encore, GLASER (1930), qui en 1920 niait la possibilité de cultiver ces symbiotes, attribua tous les échecs précédents à un manque de persévérance de la part des chercheurs. Il avait en effet obtenu des cultures après repiquage des premiers milieux inoculés, sur un deuxième milieu. Il utilisait un mélange d'agar (10 p.), de sang défibriné de cheval (3 p.) et d'une solution de dextrose à 10% (2 p.). Il en conclut qu'il fallait aux bactéries un certain temps pour s'adapter aux milieux artificiels. Il baptisa le bacille *Corynebacterium periplanetae*. Mais là encore il y eut contestation. En 1937, GIER, ayant

échoué lui-même dans toutes ses tentatives, pensait que tous les résultats soi-disant positifs n'étaient dus qu'à des infections accidentelles. GUBLER (Zurich, 1947) a essayé à nouveau toutes les méthodes classiques pour cultiver ces symbiotes « in vitro » et « in vivo » sans y parvenir. Enfin, dernièrement, KELLER (1950) dit avoir réussi la culture des symbiotes de la Blatte sur un milieu d'agar-agar contenant de l'acide urique. Malgré une différence morphologique, la réaction sérologique semblait confirmer l'identité des organismes cultivés et des symbiotes. KELLER les nomma *Rhizobium uricophilum*.

S'il est donc difficile, à la seule lecture de ces rapports contradictoires, de se faire une opinion catégorique quant à la possibilité de cultiver les corps de Blochmann, on est au contraire en droit d'admettre avec certitude qu'il s'agit bien de bactéries. Tous les auteurs sont actuellement d'accord sur ce point.

C. SYMBIOSE, COMMENSALISME OU PARASITISME ?

Cette présence de bactéries dans le corps adipeux des Blattes n'est pas pathologique. Les Blattes n'en souffrent nullement. Les cellules atteintes se modifient, certes, elles ne se divisent plus que par amitose, mais l'organe même n'est pas altéré. Le parasite est-il donc inoffensif ou l'hôte est-il immunisé ? S'agit-il d'un simple commensalisme ? Prenons en considération les critères de Ries (voir page 230). La première condition est incontestablement remplie: la présence des symbiotes est régulière. On ne trouve jamais de Blatte sans ces bactéries ni de bactéries de cette espèce ailleurs que dans une Blatte. D'autre part, je crois qu'on est en droit de considérer les bactériocytes des Blattes comme un organe spécifique. En effet, chez l'embryon, ces cellules se distinguent des autres par la grande dimension de leur noyau et la limpidité de leur protoplasme déjà bien avant leur infection par les symbiotes. Voilà donc le deuxième argument en faveur d'une symbiose. Qu'en est-il de la troisième condition ? Les Blattes n'ont pas d'organe spécial pour transmettre les symbiotes à leurs descendants; nous ne savons pas si le mouvement des bactéries pendant l'infection des ovaires est autonome ou s'il est dû à une

action quelconque de l'insecte. Si l'hôte en est responsable, ne serait-ce que pour une part, la troisième condition est remplie. Mais ce point demeure incertain. Il s'agirait encore de savoir si les deux partenaires sont indispensables l'un à l'autre.

Que la vie des bactéries dépende totalement de cette symbiose ne fait en tout cas pas de doute. La peine qu'on a à les cultiver artificiellement le prouve suffisamment; de plus elles n'ont jamais été trouvées ailleurs dans la nature. Sans la réinfection constante des générations successives de l'insecte, cette espèce de bactéries aurait disparu. Toutefois l'insecte agit encore sur les bactéries d'une autre manière moins favorable. Il possède en effet un facteur antibactérien encore inconnu, qui empêche le nombre de symbiotes de dépasser une certaine limite; on a constaté que ce nombre est toujours proportionnel au poids de l'hôte au cours de son développement (BUCHNER, TÓTH). Mais cette action régulatrice n'est là que pour protéger l'insecte contre un envahissement général.

Il est en revanche très difficile de dire si l'insecte, à son tour, retire quelque avantage de la présence des symbiotes dans les cellules de son corps adipeux. Le meilleur moyen de le savoir serait de priver des insectes de leurs bactéries symbiotiques; à ma connaissance cela n'a encore été obtenu chez les Blattes que sur quelques individus. Cependant il est intéressant d'apprendre que chez d'autres insectes, tels que les Scarabées, par exemple (КОСН), l'élimination des bactéries symbiotiques n'a aucun effet sur l'hôte, qui vit et se reproduit pendant au moins vingt-cinq générations. Des essais ont été faits pour « stériliser » des Blattes, pour les débarrasser de leurs symbiotes. BRUES et DUNN, notamment, procédaient à des injections de pénicilline. Nous avons déjà cité cette expérience. Lorsqu'ils arrivaient à faire disparaître complètement les bactéries, les Blattes mouraient peu après. Les deux auteurs en concluent que la présence des symbiotes est indispensable à l'hôte. Toutefois cette expérience n'est pas déterminante. Peut-être les insectes ne supportent-ils pas l'antibiotique lui-même et rien ne permet d'attribuer avec certitude les troubles constatés (liquéfaction de la graisse) à l'absence des bactéries. D'ailleurs ces essais n'ont été faits que sur un très petit nombre d'individus.

La chaleur a été utilisée avec plus de succès par GLASER (1946). Nous en parlerons en détail plus loin.

Sans savoir encore si l'hôte peut se passer de ses symbiotes, nous allons voir quel rôle physiologique divers auteurs ont pensé pouvoir attribuer à ces derniers.

D. RÔLE PHYSIOLOGIQUE DES BACTÉRIES SYMBIOTIQUES.

Les hypothèses qui ont été faites quant à la fonction des symbiotes intracellulaires sont variées. A ma connaissance, le nombre d'expériences probantes effectuées à ce sujet sur les Blattes est fort restreint. De toute façon, nous serons obligés, pour examiner ce problème, de nous adresser à d'autres groupes d'insectes, sans oublier pour autant qu'il s'agit peut-être d'une tout autre symbiose.

1. A cause de leur place, à l'intérieur et autour des gonades, et grâce à certaines observations, on a cru pouvoir attribuer aux bactéries symbiotiques un rôle dans les fonctions reproductrices. On constate, en effet, que dans la génération sexuée du puceron *Pemphigus*, le mâle n'a pas de symbiotes, et que la femelle n'en a que juste assez pour infecter son unique œuf. ASCHNER et RIES (1932-34) ont fait des expériences sur des poux qu'ils privaient de leurs symbiotes, soit en extirpant le mycétome, soit en faisant subir à l'œuf une centrifugation. Ces animaux « stérilisés »¹ vivaient moins longtemps et leur pouvoir de reproduction diminuait. Les femelles opérées après l'infection de leur ovaire se comportaient en revanche tout à fait normalement. Les mâles, qui perdent une partie de leurs symbiotes après la troisième mue, supportaient mieux l'absence de leurs mycétomes. Une injection intrarectale d'extrait de levure atténuait les conséquences de l'intervention.

Quoi qu'il en soit, est-il permis par analogie avec ce cas, de supposer que chez la Blatte aussi, les bactéries symbiotiques ont une influence sur la reproduction ? Les expériences que GLASER a publiées en 1946 appuient pleinement cette hypothèse. Chez toutes les Blattes femelles que l'auteur avait

¹ Nous emploierons toujours le mot « stérilisé » dans le sens de « exempt de bactéries symbiotiques ».

débarrassées de leurs symbiotes par un séjour prolongé à une température élevée (39°) ou par des injections d'antibiotiques, les ovaires étaient atrophiés. Pour le reste, les femelles ne semblaient nullement souffrir de l'absence des bactéries. Chez les mâles, aucune altération n'était perceptible. (Voir p. 288 les réserves qu'il convient de faire au sujet de ces expériences.) Chez d'autres insectes tels que *Pseudococcus citri* (selon FINK), la « stérilisation » entraîne des pontes stériles.

2. Les insectes ont besoin de vitamines, celles du complexe B, et de certains facteurs de croissance, pour pouvoir se développer normalement. Toutefois, ces besoins varient d'un groupe à l'autre. Si *Tribolium*, *Ptinus* et bien d'autres ne peuvent se passer, dans leur nourriture, des cinq principaux facteurs du complexe B (thiamine, riboflavine, acide nicotinique, pyridoxine, acide pantothénique), *Sitodrepa*, *Orizaephilus*, *Lasioderma*, par exemple, se développent facilement en l'absence d'une ou de plusieurs de ces substances (sauf la thiamine, indispensable à tous les insectes). Or les expériences que KOCH, FRÄNKEL et BLEWETT, PANT et FRÄNKEL ont faites de 1933 à 1950 ont montré que des larves de *Lasioderma* et *Sitodrepa*, sitôt privées de leurs symbiotes, cessent tout développement s'il leur manque une seule de ces vitamines. La croissance des insectes reprend dès qu'on leur réinocule des symbiotes. On peut même faire un échange de symbiotes entre les différentes espèces, leur fonction subsiste. L'absence des symbiotes peut être compensée en partie tout au moins par une adjonction de levure dans la nourriture. Chez *Coptosoma*, la croissance ne se fait de toute manière qu'en présence des symbiotes. D'après les études de BECKER, le développement des larves de *Hylotrypes*, xylophage sans symbiotes, dépend beaucoup plus de la teneur du bois en protéines et en vitamines B que celui des larves de xylophages porteurs de symbiotes. Les insectes piqueurs, suceurs de sang ou de sève, ne trouvent pas dans leur alimentation une dose suffisante de vitamines. Force est d'attribuer à leurs symbiotes la mission de fournir les substances indispensables.

En ce qui concerne les Blattes, NOLAND, LILLY et BAUMANN (1949) ont étudié de manière systématique leurs besoins en

vitamines. Ils comparaient des animaux élevés avec une nourriture complète à des séries dont la nourriture manquait d'une certaine vitamine. Si le développement des deux séries comparées était identique, ils concluaient que la vitamine en question n'était pas nécessaire aux insectes, c'est-à-dire que les symbiotes la leur fournissaient. C'est ainsi que ces auteurs établirent que les symbiotes ne produisent en tout cas pas de choline, d'acide pantothénique ni d'acide nicotinique. Toutefois, les Blattes peuvent transformer de la bétaine en choline. Les symbiotes produisent de la pyridoxine, de la thiamine, de la riboflavine. En effet, les insectes se passent de ces substances dans leur nourriture quoique leur développement se fasse alors plus lentement. Ils se passent de biotine et d'acide folique, substances qui sont indispensables à tous les insectes sans symbiose ou à ceux qu'on a privés de leurs symbiotes. On peut donc supposer que les symbiotes les produisent en quantité suffisante. En revanche l'inositol, la vitamine K et l'acide p-amino-benzoïque seraient inutiles à tous les insectes. Mais aucune de ces expériences n'a été faite sur des Blattes privées de symbiotes, ce qui serait le seul critère absolu.

3. SCHANDERL, en 1941, disait des levures symbiotiques qu'elles ne produisent pas seulement des vitamines, mais qu'elles assimilent encore l'azote moléculaire de l'atmosphère. Elles auraient ainsi une fonction analogue à celle de l'*Azotobacter* des Légumineuses qui capte l'azote atmosphérique et qui fait la synthèse des protéines nécessaires à son hôte. Cette comparaison a souvent été faite. Il faut reconnaître qu'il y a des analogies étonnantes entre les symbiotes des Légumineuses et ceux des Insectes. PEKLÓ, en 1912, plaçait ceux des Aphidiens dans le groupe de l'*Azobacter*. Il retrouva en 1946 cette même bactérie en symbiose avec le Bostryche (*Ips typographus*). Son rôle serait aussi, selon PEKLÓ, de capter l'azote atmosphérique et de faire la synthèse des protéines. En 1915 déjà, CLEVELAND pensa que les Insectes fabriquent eux-mêmes leurs protéines. De nombreux Insectes, en effet, se nourrissent de substances dépourvues d'azote ou ne contenant qu'une quantité de protéines nettement inférieure à leurs besoins. Cela ne concerne évidemment pas les Blattes, omnivores, qui

trouvent dans leur nourriture une surabondance de protéines. La présence des symbiotes n'est-elle donc indispensable que lorsque l'alimentation de l'hôte est pauvre en substances azotées ?

TÓTH, dans ses récents travaux, a cherché à démontrer cette assimilation d'azote par les symbiotes. Selon BUCHNER, dit TÓTH, l'endosymbiose bactérienne semble être en rapport avec une nutrition incomplète de l'hôte. En fait, tous les insectes xylophages ont des symbiotes¹. Or, ils trouvent dans leur nourriture une quantité insuffisante de protéines, et au surplus en rejettent une partie avec leurs matières fécales. D'autre part, leur quotient respiratoire, qui devrait être de 1 environ pour ce régime presque essentiellement glucidique, se trouve être en réalité de 0,86, ce qui indiquerait la présence de protides dans le métabolisme.

Les grands Flagellés de la flore intestinale des Termites procèdent à la décomposition de la cellulose (les Termites se nourrissent essentiellement de bois). Mais pour la transformer ensuite en acides aminés, il faut une source d'azote. L'accès de l'air vers les mycétomes ou les lobules du corps adipeux étant toujours assuré par un abondant réseau de trachées, les conditions seraient remplies pour que les symbiotes en captent l'azote. Reste à savoir s'ils en sont capables. BECKER a publié en 1943 des expériences qui appuient cette hypothèse. Les larves d'un Coléoptère, *Ergates faber*, porteuses de symbiotes, se passent d'albumines dans leur nourriture. De même celles d'un genre voisin, *Leptura*. Au contraire, celles de *Hylotrupes*, qui, lui, est dépourvu de bactéries symbiotiques, ne supportent pas cette carence. Certaines larves d'Anobiidae, d'autre part, présentent le même caractère.

TÓTH compare les symbiotes aux bactéries de la panse des Ruminants, qui peuvent, en culture artificielle, capter l'azote atmosphérique. Il se réfère ensuite aux cultures que MERCIER et GROPENGIESSER disent avoir faites des bactéries symbiotiques de la Blatte. Selon ces deux auteurs, les symbiotes peuvent être cultivés sur des milieux exempts d'azote; les

¹ Remarquons que BECKER cite *Hylotrupes* comme xylophage sans symbiotes.

milieux se chargent alors peu à peu de cet élément. Les bactéries assimileraient donc l'azote de l'air et le rendraient sous forme d'un composé à leur milieu. GROPENGIESSER précisait que la proportion d'azote atteignait toujours environ 3 mg/100 ml du milieu, mais ne dépassait jamais cette marge, même si le milieu en contenait déjà précédemment. Mais TÓTH n'a jamais effectué ces cultures lui-même. En revanche, il a pris des mycétomes de toute une série d'insectes, et les a maintenus en survie « in vitro » avec leurs symbiotes. Par la méthode micro-analytique de Kjeldahl, il mesurait à intervalles réguliers la quantité d'azote présente dans l'organe. L'action d'un « catalyseur », tel que les acides oxalo-acétique, fumarique ou succinique était indispensable à l'assimilation d'azote. Cette méthode me semble critiquable. Elle présente de nombreux inconvénients, notamment du fait que l'asepsie est très difficile à garder. Les conditions aussi sont bien différentes dans un liquide physiologique artificiel et « in situ ». D'autre part, si une augmentation de l'azote est constatée, est-elle vraiment due aux symbiotes ? Enfin le système en survie contient une forte proportion de composés azotés (de même que le milieu intérieur de l'insecte !), surtout en ce qui concerne le corps adipeux chargé d'acide urique. Or, d'après ce que nous venons de voir, les bactéries symbiotiques ne capteraient plus d'azote si le milieu en est richement pourvu (3 mg/100 ml). En 1948, TÓTH et ČSÁKY constataient même une perte d'azote dans les mycétomes en survie. Il y aurait libération d'azote gazeux ou d'un composé simple, mais jamais d'ammoniaque ¹.

La mise en survie de tissu adipeux s'avère donc inutilisable pour résoudre ce problème. Des mesures barométriques dans des récipients d'élevage fermés n'ont pas davantage indiqué une absorption d'azote atmosphérique. La pression baisse, mais la proportion d'azote reste constante ou ne diminue que très faiblement. SMITH, (Cambridge 1948), a tenté de suivre l'assimilation d'un isotope de l'azote: N¹⁵. Cette expérience, particulièrement intéressante, n'a donné que des résultats négatifs. Ce même auteur, qui a tenté de reproduire les expériences de

¹ TÓTH contredira plus tard cette dernière affirmation.

TÓTH, conteste aussi tout gain d'azote dans les milieux de culture. Enfin, il pense que, contrairement à l'opinion exprimée par TÓTH, les sucs végétaux contiennent une quantité bien suffisante de composés azotés pour la nutrition des insectes (il se réfère pour cela à l'analyse du liquide des tubes criblés du cotonnier, effectuée par MASKELL et MASON). C'est certainement le cas, sinon pour les protéines, du moins pour les acides aminés. Enfin, CHAUVIN et NOIROT ont élevé des Termites dans une atmosphère où l'azote était remplacé par de l'argon, sans que les symbiotes (il s'agit toutefois de la flore intestinale) en soient affectés.

D'ailleurs, à la suite de ces échecs, TÓTH admet que l'aptitude des bactéries à capter l'azote ne doit guère jouer de rôle dans la symbiose, et il élargit son hypothèse: les bactéries, pense-t-il, seraient les agents d'un cycle de l'azote dans le corps de l'insecte. Elles contribueraient à récupérer l'azote des substances de déchet et à reconstituer des protéines au moyen de cet azote. Précisons davantage.

4. Les bactéries symbiotiques produiraient une uréase, ferment décomposant l'urée par hydrolyse, pour en former de l'ammoniaque et du gaz carbonique. ($\text{CO}(\text{NH}_2)_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CO}_2 + 2\text{NH}_3$.) En effet, lors d'expériences où TÓTH maintenait des symbiotes dans des tissus en survie en présence d'urée ou d'acide urique, ces cultures dégageaient de l'ammoniaque; ce phénomène cessait après élimination des bactéries par filtration. Les symbiotes assimileraient alors eux-mêmes cet ammoniaque pour fabriquer les acides aminés, les peptides puis les protéines de leur propre protoplasme. Ce sont enfin les bactéries mortes qui, absorbées par l'organisme de l'insecte, restitueraient à celui-ci, sous forme des protéines de leur protoplasme, les substances de déchet récupérées. Certains symbiotes, cultivables sur milieu sans azote, dégradent les composés azotés (peptone, sulfate d'ammonium, urée, acide urique) si l'on ajoute ces produits au milieu. On constate d'abord, dit TÓTH, une forte synthèse de protéines plasmatiques des bactéries, puis un dégagement d'ammoniaque. Des bactéries symbiotiques de Termites et de Fourmis, même mortes, agissent encore par leur uréase.

Toujours selon TÓTH, cela permettrait de comprendre deux faits: d'abord la fréquente localisation de symbiotes dans les tubes de Malpighi, ensuite l'absence des tubes excréteurs chez certains insectes, notamment les Pucerons, dont les mycétomes serviraient en quelque sorte de reins. Les cellules animales ne synthétisent jamais d'enzymes qui puissent éliminer les produits d'excrétion. Cette tâche incomberait tout naturellement aux micro-organismes symbiotiques. Les recherches que SCHNEIDER, élève de Koch, a faites sur les symbiotes de *Mesocercus marginatus* lui ont effectivement montré qu'en culture artificielle ils décomposent l'acide urique¹ en ammoniac et CO₂. KOCH pense qu'il n'y a pas de raison pour que cela se passe autrement « in vivo ». Il est probable que dans ce processus l'élimination des déchets a plus d'importance que la récupération de l'azote, en tout cas en ce qui concerne les Blattes.

Par ailleurs, on trouve des symbioses bactériennes de l'organe excréteur chez d'autres animaux, notamment le Lombric, la Sangsue, le gastéropode *Cyclostoma*. Mais la fonction peut en être fort différente.

5. Que l'on suppose chez les symbiotes une production de vitamines ou de facteurs de croissance, une assimilation de l'azote atmosphérique, une récupération des composés azotés, ou que l'on considère la présence des symbiotes comme inutile, le fait est certain que les nombreux corps bactériens résorbés par l'organisme de l'insecte après leur mort lui sont un apport notable de protéines. En effet, FINK trouve sur des frottis d'organes prélevés sur des insectes de tout âge une proportion de 46,7% de bactéries en dégénérescence et de 53,3% en voie de multiplication. Une récente expérience de GRAEBNER citée par BUCHNER est plus spectaculaire. Il s'agit de l'observation de symbiotes de *Ernobius* et de *Rhagium* selon la méthode de STRUGGER. Après coloration par une solution très diluée d'acridine orange, le protoplasme vivant se voit vert clair au microscope à fluorescence, alors que le protoplasme mort y apparaît rouge vif. Dans les mycétomes que GRAEBNER a examinés ainsi, une partie des cellules ne contiennent que des

¹ Il s'agirait donc d'une « uricase ».

levures mortes. Plus rarement, il trouvait quelques levures mortes parmi les vivantes.

6. BUCHNER, à la fin de son chapitre sur la symbiose des Blattes, attire l'attention sur le fait que les bactéries symbiotiques produisent, outre une uréase, encore une lipase. Selon FINK, celles de *Pseudococcus citri*, *Corynebacterium dactylopii*, qui vivent dans un mycétome séparé de l'intestin, fabriquent encore bien d'autres ferments : une désaminase des acides aminés; des enzymes de transamination; une desmolase, car elles attaquent aussi les monosaccharides. D'ailleurs, selon la concentration d'azote dans le milieu, les ferments destructeurs des sucres peuvent diminuer en faveur des désaminases. Il semble, conclut KOCH qui rapporte ces faits, que l'on soit en présence d'un « système adaptatif de ferments » (adaptatives Fermentensystem), selon l'expression de VIRTANEN.

7. WIGGLESWORTH propose encore une autre hypothèse: les symbiotes produiraient un antibiotique qui préserverait l'hôte de toute infection par d'autres microbes. *Actinomyces rhodnii*, symbiote intestinal d'un insecte piqueur, *Rhodnius*, sécrète des substances antibiotiques. En fait, on ne constate dans l'intestin de *Rhodnius* la présence d'aucun autre micro-organisme.

E. RÉSUMÉ ET CONCLUSION DE L'ÉTUDE THÉORIQUE.

La symbiose bactérienne intracellulaire des Blattes est donc déjà bien connue. Nous pouvons affirmer que les corpuscules de Blochmann sont des bactéries; qu'on ne les trouve jamais à l'état libre, ni chez aucun hôte différent; que les Blattes en ont toutes, et cela dans toutes les espèces du genre. Mais leur nombre est limité chez chaque individu à une proportion précise. Il existe dans le corps adipeux de ces insectes des cellules spéciales, spécifiques, les bactériocytes, qui hébergent les symbiotes. Les bactériocytes s'approchent des ovaires et les bactéries pénètrent dans les ovocytes de l'insecte, assurant ainsi la survivance de leur espèce chez ses descendants. Peut-on parler là d'un système de transmission propre à l'insecte et spécialement adapté à sa fonction? De toute manière cette

association a toutes les apparences d'une symbiose vraie. Mais dans une symbiose vraie, il y a action réciproque des deux partenaires; l'association est indispensable à l'un comme à l'autre. Or nous ne savons pas d'une manière certaine si dans le cas des Blattes la présence des bactéries est utile à l'insecte.

C'est une symbiose très ancienne. Ne peut-elle avoir perdu son utilité et n'avoir subsisté que grâce à l'infailibilité de son système de transmission interne ? Ne faudrait-il pas rechercher ce qu'a pu être le rôle de cette symbiose, plutôt que chez les Blattes, chez leur ancêtre du Carbonifère ? Certaines symbioses sont en régression. Ne sommes-nous pas devant un cas semblable ? Il est de nombreux exemples d'associations inutiles entre insectes et micro-organismes. L'espèce *Calandra granaria*, ainsi que l'a montré MANSOUR, a une race qui possède des symbiotes et une autre, la variété *aegypta* vivant en Egypte, qui n'en a pas et qui s'en passe fort bien. KOCH a privé certains insectes, des Scarabées, de leurs symbiotes sans pouvoir constater de différence dans leur comportement ou leur biologie à la suite de cette intervention. Il est vrai que de nombreux auteurs, et KOCH lui-même, ont fait des expériences semblables sur d'autres espèces, et ont obtenu un résultat opposé. Qu'en est-il chez les Blattes ?

Les expériences de GLASER permettent de considérer comme presque certaine l'action des symbiotes dans les fonctions de reproduction de l'Insecte femelle. Celles de HOLMAN, LILLY et BAUMANN font fortement présumer que les bactéries fournissent certaines vitamines à leur hôte. On peut être sûr en tout cas que ces micro-organismes constituent pour l'Insecte une source appréciable de protéines. D'où les microbes prennent-ils l'azote nécessaire à la synthèse de ces substances, dont est composé leur protoplasme ? Nous avons vu que c'est très probablement l'acide urique accumulé dans le corps adipeux de la Blatte qui leur sert de source d'azote. Enfin il n'est pas impossible que les bactéries symbiotiques produisent une sorte d'antibiotique évitant à l'Insecte une infection par d'autres microbes.

Ainsi, si certaines hypothèses sont à rejeter à la suite d'expériences négatives, telle l'idée de l'assimilation par les symbiotes de l'azote moléculaire de l'atmosphère, il faut en

revanche en retenir plusieurs autres. Les bactéries remplissent peut-être toutes ces diverses fonctions à la fois. C'est à cette conclusion qu'arrive BUCHNER à la fin de son ouvrage.

Je ne pense pas qu'il soit possible d'affirmer catégoriquement quoi que ce soit sans avoir réussi à priver des insectes de leurs partenaires, à déterminer l'insuffisance qui résulterait de cette absence, et surtout à remédier à la dite insuffisance par un traitement approprié. Mais c'est cela même qui, sur le plan expérimental, se heurte aux plus grandes difficultés.

C'est pourquoi je me suis donné comme tâche de tenter de réaliser la dissociation de cette symbiose.
