



**ANNALES**  
DE LA  
**SOCIÉTÉ BOTANIQUE**  
DE LYON

Paraissant tous les trois mois

---

TOME XXIV (1899)

---

NOTES ET MÉMOIRES

---

COMPTES RENDUS DES SÉANCES



SIÈGE DE LA SOCIÉTÉ

AU PALAIS-DES-ARTS, PLACE DES TERREAUX

---

GEORG, Libraire, passage de l'Hôtel-Dieu, 36-38.

---

1899

SUR LE

POLYMORPHISME DE L'APPAREIL CONIDIEN

DU *Sclerotinia Fuckeliana* (de Bary) Fuckel

Le *Botrytis cinerea* (Persoon) et la maladie de la Toile

PAR

J. BEAUVERIE

---

Le *Sclerotinia Fuckeliana* est une espèce de champignon ascomycète fort répandue dans la nature. Le cycle de son développement est complexe et l'on a été assez longtemps avant d'en réunir les éléments que l'on croyait nettement séparés et autonomes. On connaît généralement cette espèce par sa forme conidienne dont Persoon avait fait une espèce distincte sous le nom de *Botrytis cinerea*, appelé encore *Polyactis cinerea* par Link. Cette moisissure, de couleur gris cendré, se rencontre fréquemment et abondamment sur toutes sortes de végétaux en voie de décomposition ; elle est généralement saprophyte.

Le *Sclerotinia Fuckeliana* forme encore de petits sclérotés noirs de 2 à 4 mm.  $\times$  1 à 2,5 mm., on les trouve en automne et en hiver sur les feuilles mortes de la vigne ; ils se produisent encore facilement dans les cultures sur carotte par exemple. Il peut arriver que plusieurs sclérotés voisins se fusionnant donnent d'importantes masses noires mamelonnées. Fuckel avait décrit cette forme comme espèce sous le nom de *Sclerotium echinatum*. Mais si après quelque temps de vie latente de ces sclérotés, on les dépose sur le sable humide, ils entrent en germination et donnent le *Botrytis cinerea* s'ils sont superficiels, et, s'ils sont enfoncés à plusieurs millimètres de profondeur, de telle sorte que la quantité d'air soit insuffisante pour permettre

la production de l'appareil conidien, ils produisent une petite Pezize de couleur brunâtre, de consistance céracée, d'abord fermée en boule, s'ouvrant ensuite en forme de coupe, puis de plat finement bordé. La surface est recouverte par un hymenium constitué d'asques cylindriques, octospores, entremêlés de paraphyses filiformes; les ascospores ont de  $9 \text{ à } 10 \mu \times 5 \text{ à } 6 \mu$ . Cette cupule est supportée par un pied cylindrique de 2 à 10 mm. de long.

C'est à de Bary (1) que revient l'honneur d'avoir fait l'identification du *Botrytis cinerea* avec la forme ascosporee *Peziza Fuckeliana* de By, qu'il vaut mieux ranger dans le genre *Sclerotinia* que Fuckel a créé pour les Pezizes portées par un sclérote et appeler *Sclerotinia Fuckeliana* (de By) Fuck.

Certains auteurs émettent encore quelques doutes sur cette identification; M. Brefeld a cultivé des sclérotés qui lui ont donné la forme conidienne, mais jamais la fructification ascosporee. Les observations récentes de M. Ravaz (2) qui a vu des sclérotés produire simultanément les formes *Botrytis* et *Sclerotinia*, nous paraissent lever les doutes à cet égard. Toujours est-il qu'il y a une tendance très nette au maintien d'une seule et même forme chez les descendants et que le passage de l'une à l'autre est tout-à-fait exceptionnel. Ces deux formes *Botrytis* et *Sclerotinia* sont nécessaires pour que le cycle évolutif de l'espèce se trouve fermé.

#### DU POLYMORPHISME CHEZ LES CHAMPIGNONS.

D'aucuns refusent d'appeler ceci polymorphisme, prétendant que l'évolution de ces êtres inférieurs est en définitive la même que celle de tous les végétaux, même les végétaux supérieurs, qui revêtent des apparences différentes suivant qu'ils passent par les phases de la nutrition, de la multiplication asexuée, du repos végétatif et de la reproduction par gamètes, « de sorte que nous ne saurions dire en quoi les mucédinées diffèrent sous ce rapport de la Betterave ou du Lis blanc (3) ».

---

(1) De Bary. *Morph. und Phys. der Pilze* (1866), 201.

(2) In Viala. *Maladies de la vigne*, 2<sup>e</sup> édit., p. 392.

(3) Rapport de M. Morren sur le mémoire de M. Gilkinet sur le Polymorphisme de champignons. *Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, t. XXXVIII, 1874, p. 719.

Nous pensons qu'alors même que nous n'accorderions au mot polymorphisme qu'une acception restreinte, ne s'appliquant pas aux phases d'une évolution normale, il n'en faudrait pas moins reconnaître qu'il existe à cet égard une nuance entre les végétaux supérieurs et les champignons. Chez ceux-là, les différentes phases du développement sont toujours les mêmes (1) et se reproduisent dans un ordre invariable, elles sont incapables de se perpétuer à l'exclusion des autres. Le végétal s'est presque totalement affranchi de l'influence du milieu. Un très grand nombre de champignons passent au contraire par des phases qui ne sont pas forcément identiques, et dont l'ordre d'apparition est intimement lié aux circonstances ambiantes ; de plus, chacune de ces formes pourra souvent se perpétuer à l'exclusion des autres, comme par exemple les formes *Botrytis* et *Sclerotinia*.

On pourrait ranger comme suit les différentes acceptions dans lesquelles a été pris le mot polymorphisme chez les champignons.

Il y a d'abord le polymorphisme ancien conçu par Hallier et une nombreuse pléiade de mycologues célèbres en leur temps, tombés aujourd'hui dans l'oubli le plus profond, dont les élucubrations seraient plaisantes à lire si elles ne devenaient fastidieuses par leur longueur et l'incessante accumulation de faits merveilleux.

Ils admettent la transformation des espèces les unes dans les autres, transformation qui s'opérerait le plus facilement du monde. Une spore tiendrait latentes en elle quantité d'espèces, elle donnerait l'une ou l'autre suivant les circonstances de sa germination. Poussant la logique jusqu'au bout ils adoptent, sans hésiter, la théorie de la génération spontanée.

Cette école eut des précurseurs avec Turpin (1837, 40), Kützing (1837) ; elle fleurit avec Bail (1857, 60, 61, 67), Spring (1852), Pouchet (1861, 64), Salisbury (1864), Hallier (1865 et sans interruption jusqu'en 1868), Hoffmann (1867, 69), Trécul (1868).

Enfin elle dépérit sous le coup des exagérations de Hallier lui-même, qui termine par la « Phytopathologie » (1868) où il a condensé toutes ses extravagances. L'ouvrage de M. le chanoine

---

(1) Nous ne parlons pas ici des quelques cas très nets de polymorphisme des plantes supérieures. Polymorphisme de la fleur, etc.

Carnoy (1), savant distingué d'autre part, en est le chant du cygne ; le botaniste de Louvain dit avoir dans ses notes assez de données pour affirmer d'une manière catégorique que tous les champignons cultivés dans certaines conditions se transforment en un *Penicillium* à peu près identique partout et dans tous les pays.

L'illustre mycologue allemand de Bary avait dès 1866 porté des coups terribles à cette théorie. Il eut d'ailleurs fort à lutter pour ramener les choses dans les limites de la saine raison.

Tulasne, de Bary, Van Tieghem, Brefeld, établissent ce que nous pourrions appeler le polymorphisme classique : les champignons peuvent avoir plusieurs formes d'appareils reproducteurs, mais toujours les mêmes et en petit nombre. Ils constatent que l'ancien groupe des Hyphomycètes est constitué par des formes inférieures de champignons d'organisation plus ou moins élevée, principalement les Ascomycètes, puis les Basidiomycètes et certains Phycomycètes. Le *Peziza Fucheliana* (de By) est un bel exemple de ce polymorphisme.

Le plus grand mérite des illustres savants, de Bary, Van Tieghem et Brefeld, est encore d'avoir doté la mycologie d'une technique et d'une méthode vraiment scientifiques qui l'ont fait entrer dans une voie nouvelle et féconde.

Enfin nous arrivons à l'époque actuelle caractérisée par le rôle prépondérant qu'a pris l'expérimentation dans l'étude des organismes inférieurs. On s'est mieux rendu compte de la grande influence du milieu cosmique sur l'évolution de ces êtres. Les champignons inférieurs, sans cesse ballotés à cause de la légèreté de leurs organes reproducteurs et de leur exiguité, d'un milieu sur un autre différent, sans pouvoir se fixer définitivement sur aucun d'eux, n'ont pu constituer une force héréditaire suffisante pour conserver les caractères acquis temporairement. Il y a évidemment là un groupe moins évolué que les autres et mal fixé dans ses formes. Les faits découverts par les nombreux savants tels que MM. Costantin, Klebs et Bachmann, Matruchot, Ray, Lendner, Wasserzug, Laurent, etc., entrés dans cette voie, montrent la nécessité qu'il y a d'élargir la notion d'espèce chez les champignons.

---

(1) Rech. morphologiques et physiologiques sur les champignons. (*Bull. de la Soc. royale de botanique de Belgique*, t. IX, p. 157, 1870).

Chez le *Botrytis cinerea* nous trouverons, à côté du polymorphisme normal, un polymorphisme adventif plus étroitement lié que le premier aux circonstances de milieu, sorte de polymorphisme anormal.

#### LE BOTRYTIS CINEREA.

La forme normale en est bien connue. Elle est constituée par un mycelium cloisonné sur lequel se développent des filaments fructifères de 1 à 2 mm. de long, qui se ramifient quelquefois sur leur parcours, mais bien plus souvent à leur extrémité, en grappe composée ou panicule dont les rameaux ultimes sont renflés et portent les spores. Link a même groupé ces formes, dont les filaments fructifères se terminent en boule, en un genre *Polyactis* qu'il oppose au genre *Botrytis* dont les représentants ont des arbuscules terminés en pointe. Ces têtes renflées sont couvertes de conidies assez volumineuses,  $8 \text{ à } 9 \mu \times 6 \mu$ . Après sa maturité et la chute des spores, le premier panicule se flétrit, l'axe continue de croître et donne un deuxième panicule au-dessus du premier, il s'en forme ainsi une série les uns au-dessus des autres, les anciens ne sont plus indiqués que par une branche desséchée ou même un simple renflement de l'axe.

#### TECHNIQUE ET MÉTHODE EMPLOYÉES.

Nous nous sommes servi pour l'étude du *Botrytis cinerea* de la méthode que nous expérimentons depuis plus de deux années pour des recherches sur le polymorphisme des champignons et l'influence du milieu sur ces organismes. Elle consiste à cultiver l'espèce considérée dans des conditions les plus variées possible.

Il y a lieu d'étudier l'influence de la composition chimique du substratum qui, en modifiant la nutrition, a souvent un retentissement sur la forme du champignon.

Ce milieu peut être :

A) Complet : liqueur de Raulin.

B) Azote dominant :

I. Minéral. Ex. solutions d'azotate d'ammoniaque, liqueur de Raulin où l'on augmentera la proportion des azotates au détriment des hydrates de carbone.

II. Organique : bouillon de viande, solution de peptone, décoction de crottin de cheval, urine, blanc d'œuf, lait, alcalis organiques, etc.

C) Azote exclu. Soit une liqueur composée de : eau distillée, 1,000 ; sucre, 40 ; sulfate de magnésie, 0,5 ; sulfates de fer, de manganèse et de zinc, 0,05 ; acide tartrique, 2 ; phosphate de potasse, 1.

D) Les substances hydrocarbonées dominent :

I. Minérales.

II. Organiques. 1° avec azote : fruits acides ou sucrés, tranches de pommes de terre (sucre et amidon, celui-ci domine) ou de carotte (amidon et sucre, celui-ci domine) ; 2° sans azote : amidon, tanin, glycérine, huiles, solutions sucrées (glucose, saccharose), acides organiques.

E) Le milieu nutritif est additionné d'antiseptiques. Beaucoup de champignons inférieurs peuvent supporter des substances toxiques à des doses élevées s'ils se trouvent pourvus, d'autre part (1) d'une riche alimentation, mais ils subissent fréquemment de ce chef des modifications intéressantes.

On peut ensuite faire varier la *constitution physique* des milieux dont nous venons de donner la composition chimique. S'ils sont liquides, on en modifiera la *concentration*, en ajoutant, par exemple, au liquide nutritif, des doses croissantes de chlorure de sodium, sel qui agira en augmentant la concentration de la solution sans en modifier la valeur nutritive. On pourra encore en constituer des milieux : 1° *solides*, par addition de gélose ou de gélatine, par coagulation des substances albuminoïdes, par utilisation directe des corps organisés (fruits, écorce, feuilles, etc.) ; 2° *poreux*, en les répandant sur du plâtre, de la pierre ponce, des éponges, de la ouate, etc. ; 3° *pâteux*, colle à la caséine, amidon, etc.

Sur ces milieux de composition chimique et de structure variées, on modifiera les conditions : 1° de *chaleur*, en étudiant surtout l'action de hautes températures de 30 à 40° et en se servant d'une chaleur constante ou à variations périodiques

---

(1) Voir J. Beauverie. *Hygroscopicis et Penicillium glaucum*. (Société botanique de Lyon, séance du 11 mai 1898).

régulières ; 2° de *lumière*, influence de la lumière continue ou discontinue, de l'obscurité, des diverses radiations par l'emploi des cloches à double paroi renfermant des solutions ayant des propriétés électives pour telle ou telle radiation ; 3° d'*humidité*.

Pour constituer à volonté un état hygrométrique déterminé, nous pouvons nous appuyer sur les données physiques suivantes :

a) La tension de la vapeur d'eau au-dessus des solutions salines est moindre que sur l'eau ordinaire à la même température et diminue à mesure que la concentration de la solution augmente;

b) A une solution de chlorure de sodium donnée correspond un état hygrométrique constant, quelle que soit la température. Cette dernière notion permet de rendre comparables des expériences de durées très longues, sans préoccupation des variations de température. On peut, en outre, calculer rapidement l'état hygrométrique au moyen de la formule 1 —  $na$  tirée d'une formule de Wülner ;  $n$  représente le nombre de grammes de sel dissout dans 100 grammes d'eau ;  $a$ , un facteur constant à 0,00601 pour NaCl (1).

4° *Atmosphère confinée*. — L'air des cultures peut se renouveler, comme cela a lieu dans les boîtes de Petri et dans les différents récipients bouchés avec des tampons de ouate, ou se trouver confiné, comme cela se produit dans des vases à couvercle luté au moyen de différentes cires ou dans des tubes dont les tampons de ouate ont été recouvert de paraffine après l'ensemencement.

5° *Pression atmosphérique*. — Cultures dans l'air raréfié.

#### TRANSFORMATION DE LA FORME CONIDIENNE DU SCLEROTINIA FUCKELIANA EN UNE FORME STÉRILE STABLE.

En cultivant le *Botrytis cinerea* à la température constante de 30°, sur la plupart des substratum ayant les compositions physiques et chimiques que nous venons d'indiquer, nous avons pu constater la production de curieuses transformations s'effectuant de façons diverses et avec des intensités variables suivant les milieux.

---

(1) Voir Pierre Lesage : Recherches expérimentales sur la germination des spores de *Penicillium glaucum*. (*Ann. des sc. nat.*, 8° série, t. I).

En général, à côté de têtes fructifères normales, on en voit dont les spores sont allongées et quelquefois cloisonnées, mais dont l'aspect rappelle encore la forme primitive; d'autres têtes fertiles se hérissent de filaments courts encore, présentant à leur base un renflement qui indique que la spore a subi une

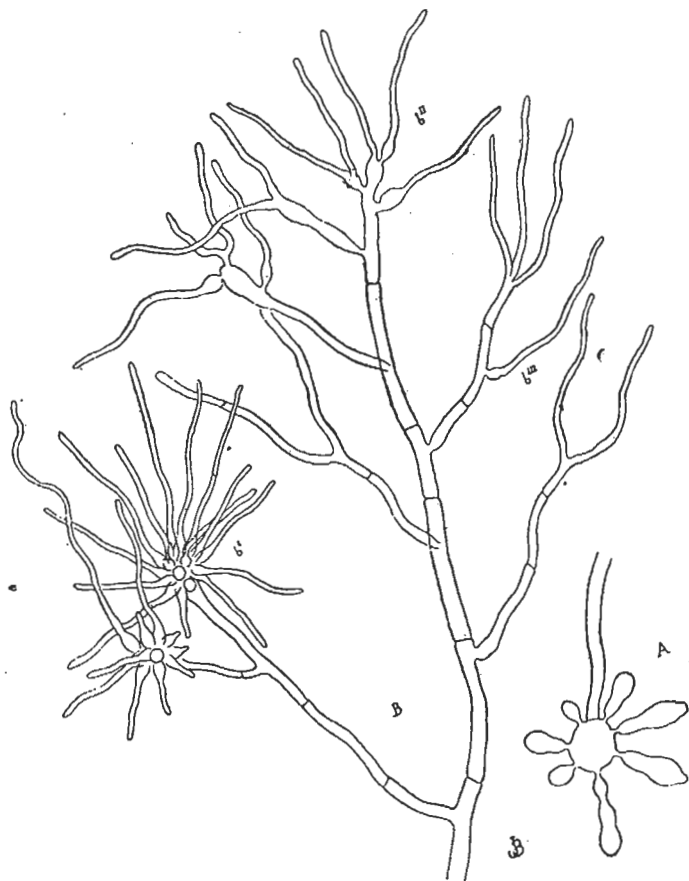


FIG. I. — Stades de passage du *Botrytis cinerea* à sa forme stérile.  
Têtes fructifères peu modifiées en A, beaucoup plus en B ( $b^1$ ,  $b^2$ ,  $b^3$ ).  
Grossissem. 400.

sorte de germination sur place; d'autres têtes portent des filaments beaucoup plus longs et cloisonnés sans trace de renflement basilaire; déjà alors, mais surtout dans des générations ultérieures, on voit les éléments de ces têtes s'allonger, si bien

que l'on ne reconnaît plus la position des appareils fructifères que par l'abondance plus grande des ramifications en certains points. Cette dernière indication disparaît elle-même sur certains milieux, et l'on n'a plus qu'un mycelium irrégulièrement ramifié.

LA FORME STÉRILE DU BOTRYTIS CINEREA CONSTITUE L'AFFECTION PARASITAIRE DES VÉGÉTAUX APPELÉE TOILE PAR LES HORTICULTEURS.

Avant de donner le détail des expériences qui nous ont conduit à faire cette identification, nous voudrions rappeler ce qu'est cette maladie, qui cause, dans les serres à multiplication et sous châssis de culture, des ravages considérables, et les discussions qu'elle a provoquées chez les botanistes.

Elle est constituée par les filaments mycéliens d'un champignon qui courent sur le sol, forment un lacis, une sorte de toile à sa surface et pénètrent plus ou moins profondément entre les particules de la terre. Ce mycelium détruit les semis et les boutures en les coupant au niveau du sol. Le végétal ainsi sectionné devient rapidement l'hôte des organismes de la décomposition, bactéries ou champignons. Ce mycelium ne porte pas de fructifications.

C'est l'absence de fructification du champignon auteur de la maladie qui a longtemps déconcerté les mycologues qui se sont occupés de la *Toile* et qui fait de celle-ci un cas particulièrement intéressant au point de vue scientifique pur comme au point de vue pratique.

Plusieurs savants botanistes ont déjà étudié la *Toile* (1).

MM. Prillieux et Delacroix disent que lorsque la plante est attaquée par la *Toile*, elle languit, se fane, ses feuilles noircissent et bientôt elle se putréfie complètement et « se couvre alors de fructifications du *Botrytis cinerea* qui est véritablement le parasite qui, à l'état stérile, a pénétré dans son collet et ses parties souterraines et l'a tuée ».

---

(1) Mangin : Sur la *Toile*, affection parasitaire de certains végétaux. (*Bulletin de la Société de biologie*, mars 1894 et C. R., avril 1894). — Prillieux et Delacroix : Comptes rendus de l'Académie des sciences, avril 1894. — M. R. Gérard, qui s'est livré à plusieurs reprises à d'intéressantes considérations sur la *Toile* dans le *Journal de la Société d'horticulture pratique du Rhône*, notamment en 1897, pages 98 et 103.

On sait combien les spores du *Botrytis cinerea* sont répandues dans l'atmosphère et avec quelle facilité elles germent et se développent sur les végétaux en décomposition. On ne peut donc pas dire *a priori* que le *Botrytis cinerea*, que l'on voit apparaître sur le végétal tué par la Toile, provienne de celle-ci. M. Mangin, qui le premier avait attribué la Toile à un *Botrytis*, fait judicieusement cette remarque dans une note postérieure à celle des éminents agronomes que nous venons de citer.

Plus tard un journal d'horticulture belge rend l'*Acrostagmus albus* (Preuss) responsable des méfaits de la Toile. Cette délicate mucédinée d'un blanc éclatant, se rencontre assez fréquemment dans la nature où elle vit en saprophyte. Nous l'avons rencontrée aussi à plusieurs reprises sur des cultures âgées de Toile où elle était toujours associée à la forme *Chlonostachys* qui en est d'ailleurs très proche. Il nous a été facile de nous convaincre que ces moisissures vivent aux dépens de la Toile, mais sans continuité réelle avec elle.

Il y a deux ans, notre excellent Maître, M. R. Gérard voulut bien nous conseiller d'étudier cette maladie.

Il fallait d'abord élucider la question controversée de la spécification de la Toile. Le moyen le plus simple était de cultiver le mycelium en question, et de suivre dans ces cultures pures le développement ultérieur de la Toile en attendant qu'elle fructifiât. En général, et surtout quand l'on varie les conditions de végétation d'un mycelium ainsiensemencé, il ne tarde pas à donner des fruits qui permettent de fixer son état-civil. Pour la Toile ces fructifications ne se sont pas montrées après deux ans de culture et cependant nous avons varié les conditions d'humidité, de température, d'éclairage et de substratum. Nous observions seulement quelques modifications dans la forme et les dimensions des cellules et la condensation fréquente du mycelium en énormes stroma bruns noirâtres.

Nous avons pensé alors à suivre une marche inverse, c'est à dire à réaliser la Toile en partant du *Botrytis cinerea*, car notre insuccès nous faisait penser que nous avions dans le mycelium constituant la maladie, une véritable race stérile devenue incapable de retour à sa forme primitive. Cette méthode nous a pleinement réussi comme nous l'avons indiqué ci-dessus. Nous avons pu transformer le *Botrytis cinerea* en une forme stérile dont l'identité avec la Toile ne peut laisser de doute, car

elle en possède absolument les caractères et produit les mêmes effets destructeurs sur les semis et les boutures.

CONDITIONS QUI PRÉSIDENT A LA PRODUCTION DE LA TOILE  
ET AUTRES FORMES STÉRILES DU BOTRYTIS CINEREA.

Examinons dans quelles conditions s'opère le passage de la forme conidienne Botrytis aux formes stériles. Le tableau ci-dessous résume pour quelques cas l'influence de la composition chimique et physique du substratum et celle de la température. Les observations sont faites 5 ou 6 jours après l'ensemencement.

COMPOSITION DU SUBSTRATUM	TEMPÉRATURE CONSTANTE DE 30°	TEMPÉRATURE DU LABORATOIRE (14 à 18°)
Liqueur de Raulin.	Développement très abondant. — Toutes les têtes fructifères sont transformées.	Développement très abondant. — Toutes les têtes fructifères sont normales.
Pierre ponce imbibée de liqueur de Raulin.	Développement abondant. — Transformation presque générale. — Tendance à la production de spores normales quand la culture se dessèche.	
Solution de peptone, 25 et 40 ‰.	Développement abondant. — Toutes les têtes transformées.	Développement plus abondant. — Toutes les têtes normales.
Bouillon de viande.	Développement abondant. — Pas de spores normales. — Parois fréquemment ondulées. — Formation de cellules géantes (voir fig. II, c).	Développement plus abondant. — Toutes les têtes normales.
Gélatine nutritive.	Transformation presque générale.	Développement normal.
Lait.	Développement abondant. — Transformation générale. — Les têtes fructifères donnent lieu à un bourgeonnement particulier (voir fig. II, a et b).	Développement plus abondant et normal.
Eau de levure.	Développement faible et anormal.	Développement moins faible. — Rares fructifications normales.
Raulin sans azote.	Développement très faible et anormal.	

COMPOSITION DU SUBSTRATUM	TEMPÉRATURE CONSTANTE DE 30°	TEMPÉRATURE DU LABORATOIRE (14 à 18°)
Amidon.	Développement assez faible. — Transformation des têtes fructifères presque générale.	Développement normal et plus abondant.
Carotte.	Transformations deviennent très fréquentes vers la quatrième ou cinquième culture. — Le développement redevient plus ou moins normal quand la culture se dessèche.	On trouve quelquefois, mais très rarement, des têtes modifiées, surtout au bout d'un grand nombre de cultures.
Pomme de terre.	Comme ci-dessus, mais transformation plus tardive.	Fructification normale.
Solution glucose 40/1000	Développement peu abondant. — Transformation générale. — Formation de nombreux paquets adhésifs sur les parois latérales ou sur le fond du récipient.	Développement un peu plus abondant. — Mycelium produit quelques rares fructifications normales. — Nombreuses gouttelettes huileuses. — Pas de sporidies.
Solution glucose 10/1000	Développement faible. — Le mycelium ne donne aucune trace de fructification.	Développement assez abondant d'un mycelium grêle produisant des sporidies. — Pas de fructifications normales. — Plus tard fructifications anormales particulières, les filaments et spores modifiés s'allongent brusquement en filaments extrêmement minces. — La membrane produit un abondant mucilage.
Terre humide imbibée avec liqueur de Raulin.	Transformation totale. — Le mycelium très irrégulièrement ramifié a l'aspect floconneux et est plus ou moins dressé.	Transformation moins complète. — Présence de pieds fructifères modifiés et stériles, mais reconnaissables, puis normaux.
Terre humide.	Transformation totale. — Le mycelium est rampant et présente absolument l'aspect et la structure de la Toile. — Cette Toile expérimentale, cultivée sur d'autres milieux, pomme de terre, carotte, etc., présente l'aspect habituel des cultures de Toile authentique et est incapable de retour à la forme type. — Elle détruit rapidement les semis et les boutures.	Développement total plus abondant que ci-contre. — Têtes transformées, production d'un mycelium floconneux s'étendant sur le substrat. — Cultivée sur d'autres milieux fait retour à la forme Botrytis. — Maintenu à basse température elle est peu dangereuse.

Ce tableau nous montre la grande influence de la température. Il nous apprend aussi que la terre humide est malheureusement le substratum qui convient le mieux à la transformation du *Botrytis*, qui produit sur ce milieu une Toile, imparfaite il est vrai, même à basse température. Il nous fait voir encore qu'un substratum médiocrement nutritif est nécessaire puisque si l'on arrose la terre avec le liquide de Raulin on n'a plus quelque chose d'identique à la Toile, et qu'avec des substratum très nutritifs on a, vers 30°, production de formes stériles qui ne sont point la Toile, on y reconnaît toujours plus ou moins la ramification du *Botrytis*.

#### *Influence de la lumière.*

Les travaux de Rindfleisch, de Ludwig Klein (1) tendent à établir que le *Botrytis cinerea* forme ses conidies exclusivement à l'obscurité; les expériences de Lendner (2) confirment en partie cette donnée, avec cette réserve que l'obscurité ne favorise pas autant leur production que la lumière rouge. Nous avons voulu voir si l'obscurité complète serait un obstacle à la réalisation de la forme stérile. Lesensemencements sur lait, liqueur de Raulin, bouillon de viande en flacons d'Erlenmeyer enduits d'une épaisse couche de vernis noir et maintenus à 30°, ont donné un abondant développement de la forme transformée, avec quelques particularités. Dans les cultures sur liqueur de Raulin et sur lait, les parois présentent fréquemment d'énormes épaississements, de plus dans les cultures sur lait les filaments des têtes fructifères modifiées présentent le curieux enroulement figuré en II, *d*. Sur bouillon de viande on a avec exagération les modifications indiquées sur le tableau pour la température de 30° (3).

---

(1) Ueber die Ursachen der ausschliesslich natürlichen sporenbildung von *Botrytis cinerea*. (*Bot. Zeit.*, 1885).

(2) Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des champignons. (*Ann. des sc. nat.*, 8<sup>e</sup> série, t. III, 1897, p. 42).

(3) Nous ferons remarquer que si l'on maintient à 30° les semis ou boutures tués par la Toile, on ne voit pas apparaître sur eux les conidies du *Botrytis*. Il n'en est pas de même pour des débris végétaux placés sur terre humideensemencée avec le *Botrytis*, à la température ordinaire. Il se produit alors de la Toile sur le sol et un abondant développement de conidies sur le végétal.

*Influence d'une atmosphère confinée.*

Des cultures sur gélatine nutritive, sur carotte et pomme de terre, faites dans des tubes de Roux dont le tampon de ouate a été repoussé vers le milieu du tube pour en diminuer la contenance, puis recouvert d'une couche épaisse de paraffine, donnent lieu :

A 30° : développement très faible de la forme anormale.

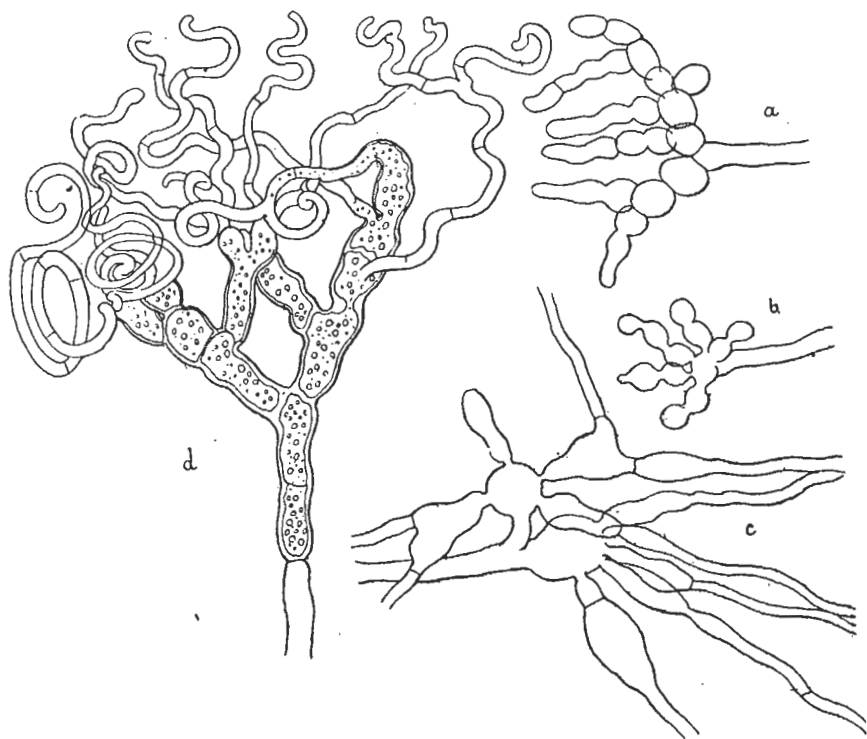


FIG. II.— Têtes modifiées et stériles du *Botrytis cinerea* : a et b, sur lait à 30° ; c, sur bouillon de viande à 30° ; d, sur lait à 30° et à l'obscurité.

Grossissem. 500

A la température ordinaire : développement un peu moins faible de la forme anormale. Les filaments mycéliens sont plus minces que de coutume et pénètrent plus profondément dans le substratum. Ici l'humidité ajoute son effet favorable, mais le manque d'air fait que le développement s'arrête rapidement.

*Influence de l'humidité.*

Nous avons mis en œuvre, pour déterminer cette influence, la notion des tensions des vapeurs au-dessus des solutions salines, notion que nous avons exposée plus haut. Nous faisons une série d'ensemencements des spores de Botrytis sur des plaques de gélatine nutritive placées au-dessus de l'eau pure et de solutions diversement concentrées de chlorure de sodium, ces plaques étaient enfermées dans des vases parfaitement clos. Il y avait deux séries de cultures dont l'une fut mise à l'étuve à 30° et l'autre maintenue à la température ordinaire. Examinées 6 à 7 jours après l'ensemencement, nous constatons les faits suivants :

LE RÉCIPIENT CONTIENT :	TEMPÉRATURE DE 30°	TEMPÉRATURE ORDINAIRE (14 A 18°)
Eau pure.	Toutes les têtes fructifères sont transformées.	Le développement total est plus abondant. — A côté de têtes nettement transformées se trouvent des têtes à spores normales.
Eau avec 10 % NaCl.	La plupart des têtes fructifères sont normales, quelques-unes transformées.	Presque toutes les têtes sont normales.
Eau avec 20 % NaCl.	Faible développement. — Têtes généralement normales.	Toutes les têtes sont normales.
Eau saturée de NaCl.	Développement nul.	Développement nul.

Ce tableau nous montre que si la température a une grande influence, l'état hygrométrique en a une plus grande encore, puisque la transformation (partielle il est vrai) du Botrytis en Toile, peut se produire même à la température ordinaire pourvu que l'atmosphère soit très humide. L'aptitude du végétal à se transformer diminue brusquement si la sécheresse de l'atmosphère augmente.

En résumé : état hygrométrique voisin de la saturation, température de 30° au plus, atmosphère confinée (sans qu'il y ait manque d'air), sont les conditions qui réunies favorisent au plus haut degré la production de la Toile. L'humidité agissant seule peut provoquer également cette transformation, mais partielle-

ment et en donnant une Toile moins dangereuse. Nous avons constaté ce dernier fait en ensemençant la Toile obtenue à basse température sur des pots contenant des boutures et des semis.

LA TOILE PRODUITE DANS CERTAINES CONDITIONS CONSTITUE UNE RACE FIXÉE, ISSUE DU *BOTRYTIS CINEREA*.

Nous avons dit comment nous avons pu cultiver pendant plusieurs mois de la Toile prise dans des serres à multiplication, sans qu'elle jamais elle se modifiât. En sera-t-il de même de la Toile artificiellement obtenue ?

Si l'on fait des cultures du mycelium produit sur terre humide à 30° on le voit se comporter, sur quelque milieu que ce soit, d'une façon identique à la Toile des serres et ne donner jamais de fructifications, même si on le place à la température ordinaire. Il n'en est plus ainsi si l'on fait des cultures avec le mycelium obtenu sur terre humide à la température ordinaire. Dans ce cas, au bout de quelque temps se montrent des têtes d'abord très modifiées puis normales. Le retour à la forme type s'effectue au bout d'une période de temps à peu près égale à celle qu'a nécessité sa transformation. Les formes moins modifiées obtenues à 30° sur milieux autres que la terre, font retour dans les mêmes conditions (1), si elles sont ensemençées sur les milieux correspondants maintenus à la température ordinaire.

En somme, une haute température et comme substratum la terre humide, sont les conditions nécessaires et suffisantes pour l'obtention d'une Toile *fixée*.

PROPHYLAXIE DE LA MALADIE (2).

La connaissance de la transformation du *Botrytis cinerea* en Toile nous permet d'établir rationnellement les moyens préventifs capables d'empêcher la Toile de se produire dans les cultures.

---

(1) Ces faits, qui indiquent un commencement de fixation, concordent avec ceux qu'a signalé M. J. Ray dans son intéressant travail sur les « Variations des champignons inférieurs sous l'influence du milieu ». (*Revue générale de botanique*, 1897).

(2) Le travail que nous donnons ici complète et met au point deux notes antérieurement parues soit dans les Comptes rendus de l'Académie des sciences, séance du 27 mars 1899 ; soit dans l'*Horticulture nouvelle*, n° du 25 avril 1899.

Le terreau employé en horticulture, chargé de détritux végétaux renfermant du *Botrytis cinerea*, est le principal agent d'infection ; ce sera donc une excellente chose, pouvant prévenir de nombreux cas de Toile, que de le stériliser en le maintenant dans l'eau bouillante pendant un temps suffisant, ou en le calcinant, de veiller à une parfaite propreté des serres et engins quelconques et de séparer immédiatement des cultures tout végétal ou portion de végétal tendant à se décomposer. Il faudrait aussi supprimer dans les nouvelles installations les châssis chauffés par le procédé antique de la fermentation du fumier et faire emploi du thermosiphon ou de tout autre mode de chauffage : air chaud, fumée, etc., pour opérer à l'abri des matières organiques, car le fumier est le rendez-vous d'une multitude d'organismes dangereux qui se trouvent ici dans des conditions de chaleur, d'atmosphère confinée, d'humidité, qui facilitent leur propagation et exaltent encore leur virulence.

Les succès obtenus par M. Opoix (1), au Luxembourg, pendant une expérience de six années durant laquelle il ne faisait usage que de terreaux stérilisés, employés dans des installations dont la bonne tenue est notoire, est pour nous un garant de l'efficacité du procédé que nous préconisons plus haut.

Nous reconnaissons que les moyens de stérilisation, ci-dessus indiqués, ont le défaut d'être coûteux.

Nous ajouterons qu'en vertu même des résultats de nos recherches, si les soins d'une méticuleuse propreté ne sont pas observés, si des spores ou du mycelium de *Botrytis* viennent au contact des cultures, le dangereux cryptogame fera sa réapparition, malgré la stérilisation du terreau, quatre ou cinq jours après la nouvelle infection. Il n'y aura plus d'autre remède alors que des aspersions ou pulvérisations avec la solution suivante : sulfate de cuivre 2 gr. 50, ammoniacque liquide, 2 gr. 40 pour un litre d'eau, solution dite de Rozain, du nom de son auteur, qui donne au Parc de la Tête-d'Or, à Lyon, des résultats très satisfaisants (2).

Il est à remarquer que la Toile n'a commencé à faire des ravages dans les cultures lyonnaises que depuis une quinzaine

---

(1) M. Opoix, chef de culture des jardins du Luxembourg. Communication à la Société d'horticulture de France, le 11 mars 1897.

(2) Voir le *Journal de la Société d'horticulture pratique du Rhône*, 1894, p. 42 et 167 ; 1896, p. 113 ; 1897, p. 99.

d'années, à partir du moment où les horticulteurs ont pris l'habitude de chauffer fortement couches et châssis pour faciliter les germinations ou la reprise des boutures (1).

Sans insister sur ce point que les températures élevées ne sont pas toujours les plus convenables pour la germination, car il existe pour chaque graine un optimum de température au-delà duquel la germination est retardée, nous ferons remarquer que nos résultats, en ce qui concerne l'action d'une chaleur de 30 à 35° c. et celle d'une grande humidité sur le développement rapide de la *Toile*, se trouvent confirmés par l'observation, due à des praticiens, que nous venons de relater.

Comme conclusion, il serait sage dans les établissements sujets à la *Toile*, de revenir aux anciennes méthodes de bouturage, de ne point agir avec des températures dépassant 25° c., et surtout d'aérer le plus possible; cela pour éviter les hautes températures et l'excès d'humidité atmosphérique si favorables, surtout lorsqu'ils coïncident, au développement du parasite.

#### FORMES SPORIDIFÈRES DU BOTRYTIS CINEREA.

Dans des conditions que nous énumérerons plus loin, les conidies de *Botrytis cinerea* donnent en germant, par un ou plusieurs points de leur surface, un mycelium blanc, très grêle, cloisonné. Ce mycelium produit des « sporidies » fort petites, rondes, présentant fréquemment à leur centre un point réfringent (gouttelette d'huile?), elles sont généralement disposées en chapelet. Ces sporidies sont quelquefois presque sessiles et solitaires à la façon des fructifications de *Dematium* (fig. III, a); le plus souvent elles sont placées à l'extrémité de stérigmates (fig. III, b, c) ou de véritables pieds fructifères ramifiés à la façon des *Penicillium* (fig. III, d, e, g, k), des *Aspergillus* comme en l et des *Sterigmatocystis* comme en f.

De Bary (2) a déjà signalé l'existence et décrit sommairement quelques formes de ces appareils, qu'il appelle spermaties, se produisant sur le mycelium qui provient de la germination d'ascospores de *Sclerotinia Fuckeliana*. Il ne fixe point les

---

(1) Nous devons cette communication à l'obligeance de M. Viviant-Morel, président de la Société botanique de Lyon.

(2) De Bary. *Vergleichende*, 1884, p. 263, fig. 116.

conditions de leur germination. D'ailleurs, ces curieuses formations ont été rencontrées chez beaucoup de *Pezizes*, particulièrement chez celles qui composent les groupes très voisins des *Sclerotinia* (Fuckel) et *Stromatinia* (Boudier).

Tulasne (1) en obtient par germination des ascospores de *Peziza tuberosa* (Hedw.) Fuck., *P. bolaris* (Batsch) et *Durienana* (Tul.), *P. cyclichnium* (Tul.).

De Bary (2) a constaté la présence de fructifications analogues sur de vieilles cultures de *P. tuberosa*, *P. sclerotiorum* et chez des *Sordaria* (*S. curvula*, *minula*, *decipiens*).

M. Brefeld (3) en observe, après de Bary, dans une culture de *Peziza* (*Sclerotinia*) *tuberosa*, il les décrit et les figure avec détail.

Woronine (4) les retrouve dans la germination de diverses spores des *Stromatinia* des fruits de *Vaccinium*.

M. Prillieux (5) les obtient par germination des conidies et ascospores du *Stromatinia Linhartiana* (Pr. et Del.).

Aucun de ces auteurs n'a pu obtenir de germination de ces sporidies.

#### CONDITIONS DE LA PRODUCTION DES SPORIDIES.

Nous avons fréquemment constaté la production de ces sporidies sur des germinations de spores de *Botrytis cinerea* s'effectuant dans des conditions défavorables; dans l'eau pure, dans des solutions faiblement nutritives, quelquefois dans de vieilles cultures sur carotte et aussi dans des gouttelettes suspendues de liquides très nutritifs comme le bouillon de viande ou des solutions de peptone. Il est certain que dans ce cas l'atmosphère confinée qui règne dans ces cellules parfaitement closes crée des conditions défavorables; on n'observe par ses sporidies sur les mêmes liquides dans des cultures en grand aérées.

Nous avons obtenu le plus riche développement de sporidies

---

(1) *Ann. des sc. nat.*, 3<sup>e</sup> série, t. XX, p. 174 et *Carpologia*, III, pl. XXII.

(2) *Loco citato*.

(3) *Schimmel.*, IV, p. 113, 1871, pl. IX, fig. 16, 17, 18.

(4) Ueber die Sclerotienkrankheiten der Vaccinien-Beeren. *Mém. de l'Ac. imp. des sc. de Saint-Petersbourg*, VII<sup>e</sup> série, t. XXXVI.

(5) *Maladies des plantes agricoles*, t. II, 1897, p. 448, fig. 455.

dans une culture sur solution de glucose à 10/1000 en flacon d'Erlenmeyer. Les spores du *Botrytis* germaient en filaments très grêles et ramifiés (fig. III, *k*). Nous y avons observé une fois le cas curieux d'une spore ayant donné simultanément la fructification normale du *Botrytis* et un filament portant des sporidies (fig. III, *i*), cet individu établit nettement le passage entre les deux formes. Cette culture, poursuivie dans un deuxième flacon, a donné des appareils conidiens généralement modifiés de la façon particulière que nous avons décrite page 50

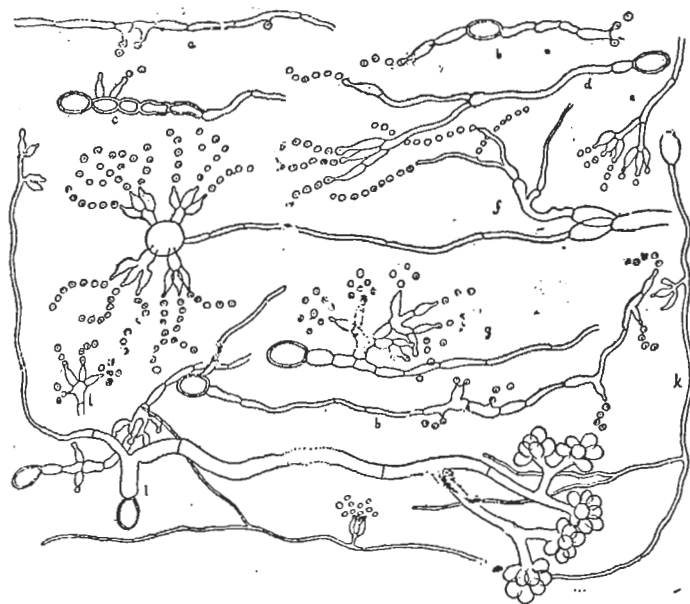


FIG. III. — Formes à sporidies du *Botrytis cinerea*.  
Grossissem. 350.

et plus tard les membranes produisent un mucilage abondant qui donne à la culture l'aspect d'une gelée épaisse.

Des cultures sur même solution de glucose à 10/1000 placées à l'étuve à 30° n'ont pas donné de sporidies, non plus que dans des solutions à 40/1000 faites soit à 30°, soit à la température ordinaire.

Un substratum peu nutritif et une température assez basse, nous semblent réaliser les conditions les plus favorables à la production des sporidies.

Le *Botrytis* ensemencé dans une solution de peptone à 20/1000, dans du bouillon de viande liquide ou solidifié par l'agar-agar et maintenu à la température ordinaire, donnait bientôt un abondant développement de la forme normale. Examinées après un mois, ces cultures montraient les filaments fructifères désorganisés et les spores libres, beaucoup de celles-ci avaient germé au sein du liquide, dont la valeur nutritive était notablement amoindrie, en donnant non plus de grêles filaments, mais des tubes de la dimension du *Botrytis cinerea* proprement dit. Ils produisent sur leur trajet ou à leur extrémité de riches romifications sporidifères. On obtient ainsi des cultures luxuriantes de la forme à sporidies. Ces organismes à mycelium volumineux et de couleur foncée établissent une transition entre la forme conidienne normale et la forme habituelle à sporidies, caractérisée par des filaments grêles et réfringents.

SIGNIFICATION DES FORMES A SPORIDIES. — LA CONVERGENCE  
DES FORMES CONIDIENNES.

Pas plus que les savants qui ont étudié ces sporidies chez différentes *Pezizes*, nous n'avons réussi à obtenir leur germination. Nous nous croyons donc autorisé à considérer ces organes, absolument inutiles actuellement, comme des restes ou témoins d'une organisation antérieure plus simple, en voie de disparition, qui se révèle encore facilement à nous par retour atavique, lorsque le végétal vit dans des conditions défavorables.

La phylogénie des *Sclerotinia*, s'étant produite par passages successifs du simple au plus complexe, comme cela est la loi générale, a dû commencer par des formes en *Dematium* (fig. III, *a*) : spores sessiles ou supportées sur une faible protubérance du mycelium, celle-ci s'allongeant a constitué des stérigmates (fig. *b*, *c*). Puis le mycelium a poussé, au-dessous de ce stérigmate, une branche latérale qui l'élève et lui permet de porter plus loin ses spores. Ce nouveau pied fructifère se ramifiant portera plusieurs stérigmates sporifères et revêtera des formes penicilloïdes (fig. *e*, *g*) ; mais chaque branche ultime ne peut porter qu'un très petit nombre de stérigmates, un nouveau perfectionnement sera réalisé par le renflement de ces branches en boules capables de supporter de nombreux stérigmates, ceci

donnera lieu à des formes en *Aspergillus*. Enfin les stérigmates eux-mêmes pourront se ramifier pour constituer un appareil conidien capable de supporter un nombre plus grand encore d'organes reproducteurs, c'est la forme *Sterigmatocystis* (fig. f.)

Cette succession de formes se retrouve d'ailleurs fréquemment dans l'ontogénie des champignons ; beaucoup d'Ascospores donnent en germant des conidies de forme *Dematium*. Nous avons très nettement obtenu avec des *Sterigmatocystis* d'*Eurotium* les formes *Aspergillus*, *Penicillium* et plus simples encore (1).

Des raisons d'équilibre mécanique ont dû faire ces formes très nombreuses à l'origine, ou elles se sont produites en allant de la plus simple à la plus complexe, puis une spore a donné à la fois cette forme primitive et une fructification nouvelle, ce phénomène ayant dû se produire à la suite de modifications survenues dans l'équilibre existant entre la plante et le milieu, celui-ci s'étant modifié. La conformation de la plante figurée en *i* (fig. III) nous autorise à supposer un pareil stade évolutif. Après une période de lutte pendant laquelle les deux formes ont pu exister simultanément et quelquefois sur le même mycélium, la forme *Botrytis*, mieux appropriée aux conditions nouvelles, subsistera seule, tandis que la forme primitive ne se manifesterà plus que lorsque les circonstances favoriseront l'atavisme.

La communauté des stades originels de la phylogénie d'espèces actuellement fort différente, doit expliquer selon nous la convergence de leurs formes conidiennes, convergence que nous observons fréquemment dans certaines conditions à l'époque actuelle. Tel est, par exemple, le cas des *Sclerotinia* et des *Eurotium*. Loin de nous la pensée que ce sont là des espèces très proches par le seul fait qu'elles peuvent produire dans leur ontogénèse des formes semblables, mais nous ne nous refusons point à dire que ces deux groupes ont eu au début de leur phylogénie un parcours commun.

---

(1) Voir aussi le travail de M. J. Ray. *Loc. cit.*

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Après une esquisse historique rapide de la question du polymorphisme chez les champignons, nous abordons l'étude particulière du *Sclerotinia Fuckeliana*.

A côté du polymorphisme habituel ou normal de cette espèce, existe, pour la forme *Botrytis cinerea*, un polymorphisme mal fixé ou anormal étroitement lié à l'existence de conditions particulières.

C'est ainsi que nous avons obtenu :

1° Une forme stérile susceptible d'être fixée, qui est précisément le mycelium qui constitue la maladie appelée *Toile* par les horticulteurs. Nous avons décrit une série de formes variées intermédiaires entre cette *Toile* et le *Botrytis*.

2° Une forme stérile à sporidies (déjà signalée par de Bary).

La transformation du *Botrytis cinerea* en *Toile* a lieu sur terre humide (substratum médiocrement nutritif pour le champignon), à une température optimum entre 30 et 35°, dans une atmosphère dont l'état hygrométrique est voisin de la saturation. Dans ces conditions cette forme est indéfiniment fixée. Elle se produit encore à basse température, toutes les autres circonstances étant égales d'ailleurs. Dans ce cas elle n'est pas fixée et est beaucoup moins dangereuse pour les végétaux. Sur des milieux plus nutritifs que la terre, placés soit à une température élevée, soit dans une atmosphère très humide, soit surtout quand ces conditions sont combinées, on obtient une série de transformations variées et la production de formes stériles, moins complètement modifiées que la *Toile*. Ces formes replacées dans les conditions favorables au développement du *Botrytis* normal, font retour au type au bout d'un temps à peu près égal à celui qu'a nécessité leur production. Ces faits de fixation de forme et de retour au type nous paraissent présenter un certain intérêt au point de vue biologique.

Les données obtenues nous permettent d'établir une prophylaxie de la maladie de la *Toile*.

Nous décrivons ensuite des formes particulières de productions sporidifères. Les sporidies se produisent dans des conditions notoirement défavorables : substratum pauvre en éléments nutritifs, atmosphère confinée, température peu élevée. Nous avons

réalisé des cultures en grand, dans des solutions de glucose à 10/1000 à la température ordinaire (14 à 18°), qui contenaient exclusivement ces sporidies.

Le fait de l'absence de la faculté germinative chez ses sporidies et leur étude morphologique, nous permettent de formuler certaines hypothèses sur leur signification.

*(Laboratoire de botanique de la Faculté des sciences  
de l'Université de Lyon.)*