

ÉTUDE DE LA MORPHOGENÈSE DANS LE GENRE *GOSSYPIUM* L. (MALVACÉES)

PAR

Y. ATTIMS *

RÉSUMÉ

Cette étude concerne la morphogenèse de Gossypium hirsutum L. var. Allen qui est comparée à celle de 8 espèces sauvages et cultivées.

Chez le colonnier Allen, la croissance des axes orthotropes végétatifs est monopodiale et indéfinie. La reproduction est assurée par des sympodes florifères plagiotropes.

Au cours du vieillissement de la plante, il se produit une différenciation progressive des axes orthotropes et plagiotropes : 4 secteurs ont été définis en fonction du degré de sexualisation des bourgeons.

L'influence de l'apex dans la différenciation florale et la croissance sympodiale par articles a été mise en évidence expérimentalement.

Les variations morphogénétiques entre les espèces étudiées sont quantitatives ; elles portent sur le développement relatif des axes végétatifs et fructifères et le degré de différenciation de ces derniers. Les formes arborescentes et herbacées possèdent une architecture semblable.

SUMMARY

In this study the morphogenesis of Gossypium hirsutum L. var. Allen is compared with that of 8 wild and cultivated species.

In Allen cotton the growth of the orthotropic vegetative axes is monopodial and indefinite. Reproduction is provided for by flower-bearing plagiotropic sympodia.

As the plant ages there is a progressive differentiation of orthotropic and plagiotropic axes : 4 sectors have been defined as functions of the sexual differentiation of the buds.

The influence exerted by the apex on floral differentiation and articulate sympodial growth had been demonstrated experimentally.

The morphogenetic variations between the species were quantitative : they concerned the relative development of the vegetative and fruit-bearing axes and the degree of differentiation of the latter. Arborescent and herbaceous forms were similar in structure.

* Chargée de recherches. — Centre O.R.S.T.O.M. de Brazzaville, B.P. 181, Brazzaville (Congo).

1. INTRODUCTION

Les cotonniers sont originaires des régions arides tropicales et subtropicales d'Asie, d'Afrique, d'Amérique et d'Australie. Le genre comporte des espèces sauvages et des espèces cultivées.

Les cotonniers sauvages sont des plantes buissonnantes pérennes relativement rares, peu compétitives, qui vivent dans des formations ouvertes ; elles occupent des aires géographiques disjointes de sorte que l'on peut les considérer comme des plantes reliques (J. H. SAUNDERS, 1961). Les espèces cultivées, dont l'origine est très discutée, sont connues depuis la plus haute antiquité en Asie, en Afrique et en Amérique.

Le genre *Gossypium* a été créé par LINNÉ en 1735. Pendant longtemps sa systématique a reposé sur les seuls caractères morphologiques puis a été étayée par des critères biologiques et cytogénétiques.

La première étude taxonomique complète a été faite par G. WATT (1907) qui divise le genre en 29 espèces et 43 variétés en se basant sur des caractères morphologiques non structuraux.

En 1924, H. J. DENHAM donne les résultats d'une étude cytologique détaillée de 32 variétés cultivées de cotonniers. Il montre que les espèces cultivées appartiennent à deux groupes différents : celles de l'Ancien Monde sont diploïdes et possèdent toutes le même nombre de chromosomes : $n = 13$; celles du Nouveau Monde sont tétraploïdes ($n = 26$).

Les cotonniers sauvages du Nouveau Monde ont été à leur tour séparés en espèces diploïdes ($n = 13$) et en espèces tétraploïdes ($n = 26$) par S. C. HARLAND en 1932.

Les études cytologiques ultérieures (A. SKOVSTED, 1935 ; J. M. WEBBER, 1939 ; J. B. HUTCHINSON, 1939 ; N. N. KONSTANTINOV, 1939 ; J. O. BEASLEY, 1942,...) établissent que tous les *Gossypium* de l'Ancien Monde, qu'ils soient sauvages ou cultivés, sont diploïdes ($n = 13$).

La classification génotypique que l'on utilise actuellement a été établie par J. H. SAUNDERS en 1961 ; elle distingue 5 génomes A, B, C, D, E, chacun étant originaire d'une région géographique différente.

La diversité d'origine et d'évolution des espèces se traduit par une variabilité morphologique à l'intérieur du genre. Notre étude porte sur l'analyse de la morphogénèse de *Gossypium hirsutum* L. var. Allen et sur la comparaison des caractères morphogénétiques de cette variété cultivée avec ceux de 8 autres espèces cultivées et sauvages. Le matériel expérimental provient des collections de l'Institut de Recherche du Coton et des Textiles Exotiques de Bouaké et de celles du Centre O.R.S.T.O.M. d'Abidjan. Il comprend les espèces suivantes (tableau I) :

TABLEAU I

Nature	Nom	Génotype	Origine
1° Espèces sauvages	<i>G. anomalum</i>	B 1	Afrique
	<i>G. australe</i>	C 3	Australie
	<i>G. thurberi</i>	D 1	Arizona
	<i>G. raimondii</i>	D 5	Pérou
	<i>G. somalense</i>	E 2	Somalie
2° Espèces cultivées	<i>G. herbaceum</i>	A 1	Asie
	<i>G. arboreum</i>	A 2	Asie
	<i>G. hirsutum</i>	(AD) 1	Amérique
	<i>G. barbadense</i>	(AD) 2	Amérique

2. ÉTUDE MORPHOLOGIQUE D'UN COTONNIER CULTIVÉ *Gossypium hirsutum* var. Allen

2.1. — Morphologie descriptive.

2.1.1. — Schéma général (fig. 1, photo 1).

Le cotonnier Allen est une plante buissonnante pérenne de 1,50 m environ. Son architecture est simple. Il comporte un axe principal orthotrope d'où partent des rameaux « végétatifs » dressés et des rameaux « fructifères » horizontaux. Cette terminologie traditionnelle a été conservée bien que les « rameaux fructifères », qui portent de nombreuses feuilles assimilatrices, possèdent également un rôle très important dans la vie végétative de la plante.

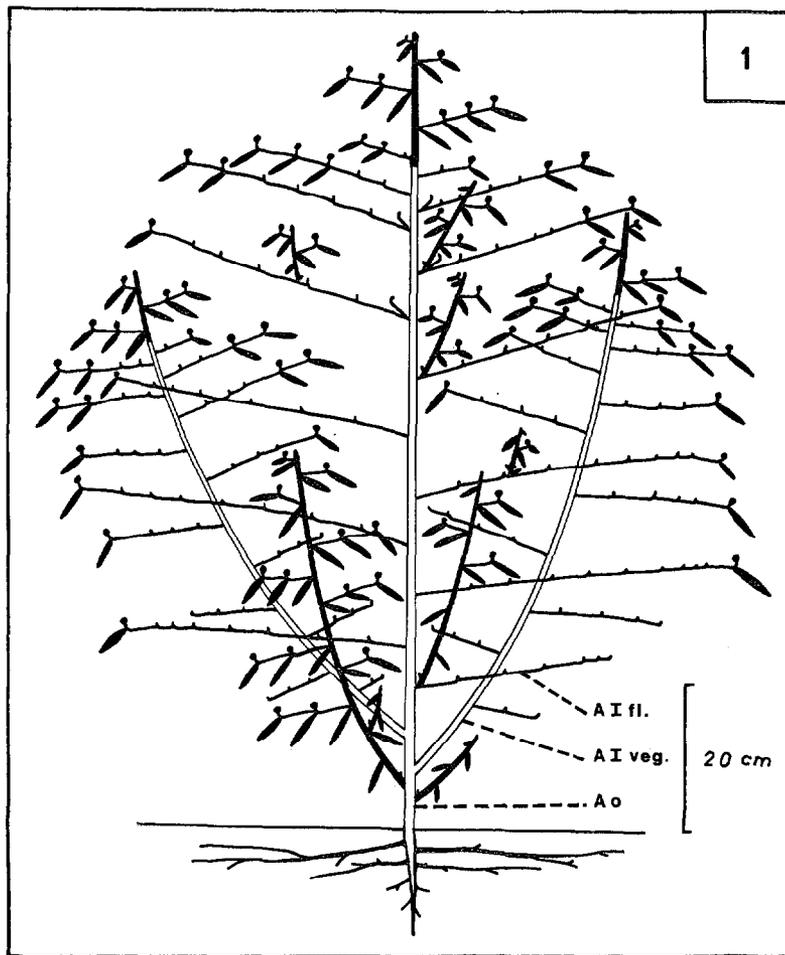


Fig. 1. — *Gossypium hirsutum* L. var. Allen.

Reprise de la croissance sur une plante âgée d'un an environ. Les rameaux nouvellement formés sont figurés en noir. Les feuilles et les capsules n'ont pas été représentées sur les rameaux qui se sont développés au cours du premier cycle de végétation

Ao : Axe principal. — A I veg. : rameau végétatif. — A I fl. : rameau florifère.

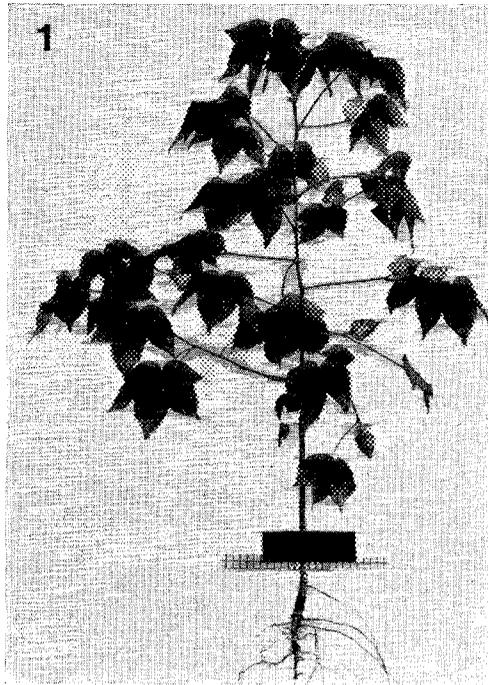


Photo 1. — *Gossypium hirsutum* L. var. Allen.
Plante entière âgée de 4 mois environ.

Le développement de cette plante est rapide : 2 à 3 mois après la germination le cotonnier commence à fleurir ; les premières capsules arrivent à maturité au bout de 5 à 6 mois de végétation.

La croissance des rameaux fructifères et des axes végétatifs est ralentie, puis interrompue pendant la période de fructification ; elle reprend lorsque les capsules arrivent à maturité ou lorsqu'on les retire. Les axes orthotropes et les rameaux fructifères supérieurs continuent alors leur développement normal ; de plus, certains bourgeons axillaires latents se développent en donnant des axes orthotropes à croissance rapide dont la vigueur augmente vers la base de la plante (basitonie ; W. TROLL, 1937).

En culture, *G. hirsutum* var. Allen est exploité comme une plante annuelle.

2.1.2. — *Enracinement.*

Le système racinaire du cotonnier Allen est constitué par un pivot vertical et des racines latérales horizontales. Son importance dépend de la nature et du taux d'humidité du sol. Dans les régions humides, comme celle où s'est déroulée notre expérimentation, le pivot est relativement court (0,50 m) et porte un grand nombre de racines latérales superficielles. Par contre, dans les régions sèches, les racines peuvent descendre jusqu'à 3 m de profondeur.

2.1.3. — *Axes végétatifs.*

L'axe principal et les rameaux végétatifs qui se développent à la base de la plante sont des axes orthotropes à croissance indéfinie. Ils portent des feuilles alternes, disposées

suivant une phyllotaxie d'indice 3/8. Ces feuilles sont simples dans les stades jeunes et possèdent 3 lobes chez la plante adulte.

La partie basale des axes orthotropes ne porte jamais de rameaux fructifères (secteur stérile). Les 6 à 9 premiers bourgeons axillaires sont végétatifs et restent généralement latents ; deux ou trois de ces bourgeons peuvent se développer chez les plantes vigoureuses et donner naissance à des axes orthotropes. A partir des feuilles 7, 8, 9 ou 10, les bourgeons axillaires de l'axe principal se développent en rameaux fructifères (secteur fertile).

Les bourgeons axillaires (A I) naissent en position médiane puis se trouvent déportés vers la droite chez les plantes à phyllotaxie dextre ou vers la gauche chez les plantes à phyllotaxie sénestre. Il apparaît alors un bourgeon A II à gauche (plantes dextres) ou à droite (plantes sénestres) du bourgeon axillaire, puis un troisième bourgeon lorsque A I se développe. L'origine de ces bourgeons surnuméraires, végétatifs ou floraux, a été très discutée.

Pour de nombreux auteurs (H. M. LEAKE, 1909 ; A. MAC LACHLAN, 1912 ; C. F. COOK, 1913 ; J. TEMPLETON, 1929 ; W. H. THARP, 1960) le premier bourgeon est un bourgeon axillaire, les deux autres sont extra axillaires ou collatéraux. J. M. HECTOR (1936) appelle le deuxième bourgeon « bourgeon accessoire » car « le vrai bourgeon axillaire a donné naissance, en se ramifiant, à un ou plusieurs bourgeons extra axillaires » (p. 824).

En 1959, J. R. MAUNEY et E. BALL démontrent que le « bourgeon accessoire » est le premier bourgeon axillaire de A I et prend naissance à l'aisselle de la préfeuille α 1 de cet axe ; le deuxième bourgeon accessoire se forme sur l'axe A II, à l'aisselle de α II.

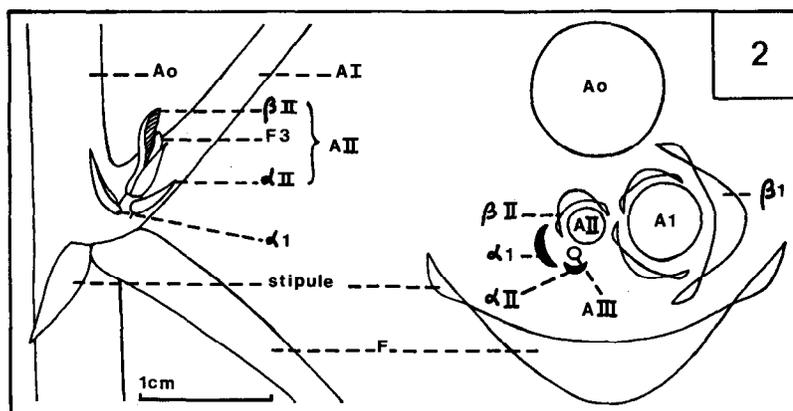


Fig. 2. — Schéma et diagramme d'un « bourgeon accessoire » A II situé à la base d'un axe végétatif (voir texte.)

La figure 2 (schéma et diagramme) montre la position d'un bourgeon accessoire A II sur l'axe principal A O. Le bourgeon axillaire de la feuille F s'est développé en un axe végétatif A I. La préfeuille α 1 de cet axe est une pièce écailleuse caduque placée à sa base ; elle axille un bourgeon végétatif (bourgeon accessoire) qui reste latent chez les plantes peu vigoureuses. Le « deuxième bourgeon accessoire » (A III) prend naissance à l'aisselle d'une écaille α II, à la base de A II.

Chez le cotonnier Allen il n'existe pas de bourgeons collatéraux. Les feuilles des axes végétatifs et des rameaux fructifères n'axillent toujours qu'un seul bourgeon ; les bour-

geons accessoires sont des bourgeons axillaires situés à la base des rameaux, à l'aisselle des préfeuilles α .

2.1.4. — Rameaux fructifères (fig. 3).

La nature sympodiale des rameaux fructifères a été mise en évidence par U. R. GORE (1935) : des coupes anatomiques effectuées dans les bourgeons floraux montrent que les fleurs sont terminales et que l'allongement du rameau est assuré par le développement du bourgeon situé à l'aisselle de la préfeuille assimilatrice.

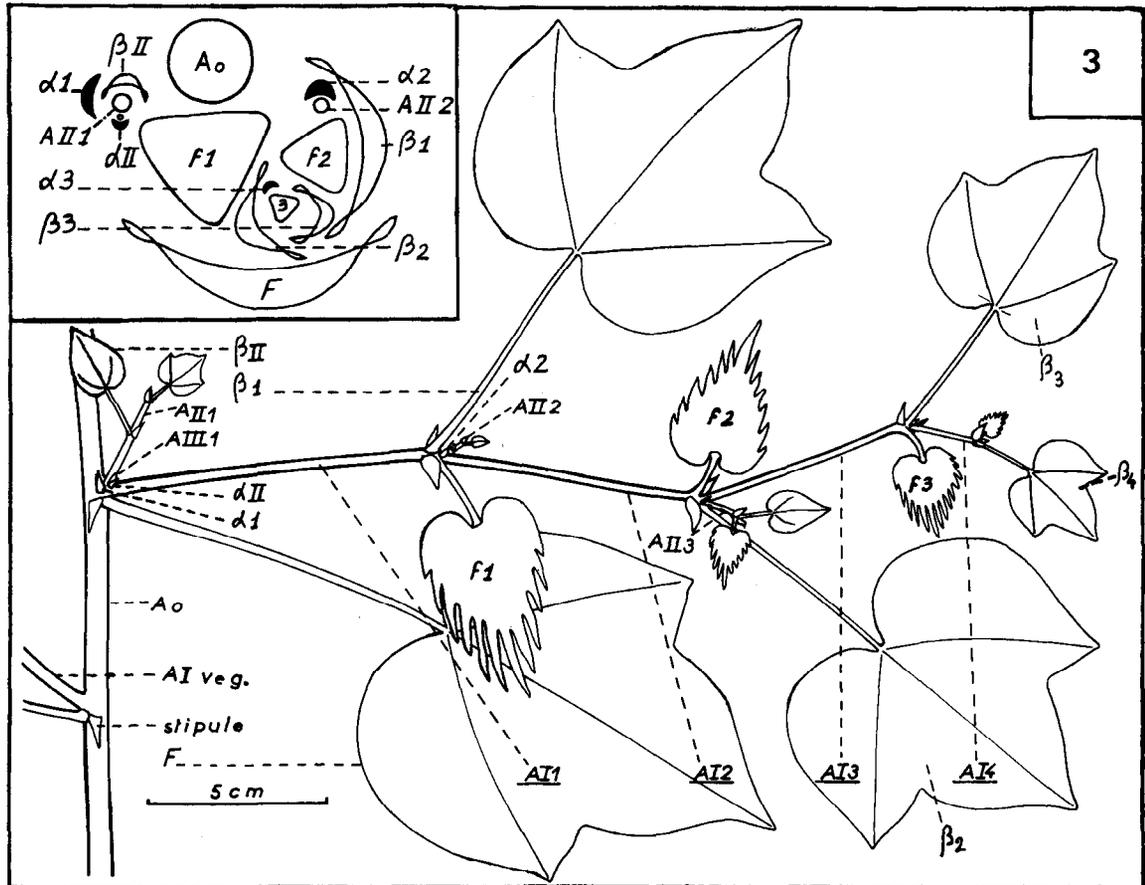


Fig. 3. — *Gossypium hirsutum* L. var. Allen.

Structure du premier sympode florifère (schéma et diagramme).

Sur cette figure et les figures suivantes nous adoptons les abréviations suivantes : Ao : Axe principal. — A I : bourgeon axillaire de l'axe principal ou rameau issu de ce bourgeon. — A I 1, A I 2, A I 3... : articles successifs d'un sympode florifère. — α 1, β 1, α 2, β 2... : préfeuilles des articles successifs d'un sympode florifère. — A II : bourgeon axillaire de A I ou rameau développé à partir de ce bourgeon. — A II 1 : premier bourgeon accessoire ou rameau développé à partir de ce bourgeon (α II et β II sont les préfeuilles de ce rameau). — A II 2 : bourgeon axillaire de la préfeuille α 2 ou rameau développé à partir de ce bourgeon. — A III : bourgeon axillaire de A II ou rameau développé à partir de ce bourgeon. — A III 1 : deuxième bourgeon accessoire. — A IV : bourgeon axillaire de A III. — f, f 1, f 2, f 3... : fleurs. — F : feuille d'un axe orthotrope. — fl. : floral. — vég. : végétatif.

Les rameaux fructifères sont plagiotropes. Ils sont constitués par une succession indéfinie d'axes à croissance limitée, se terminant par une fleur et portant deux préfeuilles α et β ; α est une écaille caduque placée tout à la base de l'axe, β une feuille assimilatrice. La croissance en longueur du sympode est assurée par le bourgeon axillaire de la préfeuille β qui se développe en un axe plagiotrope dont la structure est rigoureusement identique à celle de l'élément de sympode précédent. Il s'agit d'une croissance par articles (M. F. PREVOST, 1966) ; l'arrêt de croissance de chaque article est provoqué par la différenciation sexuelle du méristème apical.

Le bourgeon axillaire des préfeuilles α se développe plus rarement. Celui de la préfeuille α 1 (bourgeon accessoire) donne un axe végétatif orthotrope ou un sympode florifère. Les bourgeons axillaires des préfeuilles α des articles suivants restent généralement latents. Ils peuvent se développer chez les plantes vigoureuses : les premiers formés donnent naissance à des rameaux végétatifs, les bourgeons suivants sont floraux.

Le nombre des articles constituant les sympodes florifères est très variable ; il dépend de la position des branches sur la plante (fig. 1) et des conditions écologiques. Sur les plantes que nous avons observées les rameaux les plus longs comportent 8 à 10 articles. La longueur de ces articles et la taille des feuilles assimilatrices sont également variables : elles diminuent progressivement vers le sommet des sympodes.

2.2. — Morphologie expérimentale.

2.2.1. — Problèmes posés par l'étude morphologique du cotonnier Allen.

Les observations effectuées dans des plantations de cotonniers Allen nous ont permis de mettre en évidence les principaux caractères de la morphogenèse chez cette plante, puis nous ont incitée à réaliser quelques expériences pour en préciser certains aspects : corrélations d'inhibition entre les bourgeons, différenciation florale et croissance sympodiale.

2.2.1.1. — LES CORRÉLATIONS D'INHIBITION.

Sur un cotonnier, un grand nombre de bourgeons restent normalement latents ; il s'agit des premiers bourgeons axillaires de l'axe orthotrope et, sur les rameaux, de la plupart des bourgeons situés à l'aisselle des préfeuilles α . Ces bourgeons se développent quand ils sont placés dans des conditions particulières :

— Chez les plantes vigoureuses, le nombre de bourgeons développés est plus important que chez les plantes de vigueur moyenne ; les rameaux végétatifs de la base y sont plus abondants et les rameaux fructifères portent un plus grand nombre de fleurs non seulement parce qu'ils sont plus longs, mais aussi parce que les bourgeons floraux situés à l'aisselle des préfeuilles α sont fréquemment développés.

— Un ou plusieurs axes orthotropes de remplacement se développent quand l'apex de l'axe principal a été sectionné. Quand on supprime le sommet d'un sympode florifère, deux ou trois bourgeons axillés par des préfeuilles α donnent naissance à des rameaux végétatifs ou fructifères.

Lors de la reprise de croissance, après un arrêt causé par des conditions externes défavorables ou des facteurs internes tels que la maturation des capsules, les corrélations à l'intérieur de la plante sont changées et certains bourgeons latents se développent (fig. 1).

2.2.1.2. — LA DIFFÉRENCIATION FLORALE.

Chez les plantes à croissance normale, seuls deux types de rameaux sont présents. Nous n'avons observé aucun intermédiaire entre les axes végétatifs orthotropes à croissance indéfinie et les sympodes florifères plagiotropes.

Le méristème édificateur d'un axe végétatif présente une différenciation graduelle, qui se marque par une évolution de la potentialité des bourgeons axillaires le long de cet axe. Les bourgeons végétatifs, situés à la base de la plante, sont en nombre limité. Les bourgeons axillaires suivants se développent en rameaux fructifères pendant toute la vie de la plante, sauf exceptions : il arrive qu'un ou deux axes végétatifs se développent à la suite des premiers sympodes florifères, témoignant d'une différenciation florale assez labile chez la plante jeune.

Sur les rameaux fructifères, tous les bourgeons n'ont pas subi une différenciation florale. Certains d'entre eux donnent naissance à des axes orthotropes à croissance monopodiale. La localisation de ces bourgeons végétatifs a été précisée à la suite d'expériences de section (p. 105).

2.2.1.3. — CROISSANCE SYMPODIALE.

Dans le genre *Gossypium*, plagiotropie, croissance sympodiale et floraison sont strictement liées.

Les articles successifs des rameaux fructifères possèdent une structure constante : chaque article est un axe plagiotrope se terminant par une fleur et portant deux feuilles dissemblables : α est une écaille caduque, β une feuille assimilatrice identique aux feuilles des axes orthotropes.

La régularité de ce mode de croissance est remarquable ; nous n'avons rencontré aucune exception au cours de nos observations.

2.2.2. — Expérimentation.

Le but de ces expériences est de déterminer la potentialité des bourgeons latents sur les axes végétatifs et floraux. Nous avons aussi tenté de modifier le développement de certains de ces bourgeons en perturbant les corrélations à l'intérieur de la plante, soit par suppression de l'apex, soit par l'isolement de segments de tiges ou de rameaux par bouturage et par marcottage.

2.2.2.1. — EXPÉRIMENTATION SUR LES AXES ORTHOTROPES.

Nous avons étudié les conséquences de la suppression de la dominance apicale sur des plants très jeunes, avant floraison, et sur des cotonniers ayant atteint le stade adulte.

a) Sections apicales effectuées au-dessus de bourgeons latents de la base des épicotyles (secteur stérile).

Chaque série d'expériences porte sur 15 plants vigoureux âgés de 3 à 7 semaines. Le bourgeon terminal, long de 5 à 10 mm, est supprimé au-dessus des cotylédons, puis des feuilles F-3, F-4... F-10.

Les sections apicales déterminent le développement en axes orthotropes des 2 ou 3 bourgeons axillaires supérieurs. Ces axes ne sont pas tous identiques entre eux. Les variations observées sont en rapport avec la position des bourgeons latents sur l'axe épicotyle (fig. 4). Elles portent sur l'importance du secteur stérile à la base de ces axes. A mesure que l'on s'élève sur l'axe épicotyle, le nombre de bourgeons végétatifs de la base des axes A I diminue, comme l'indique le tableau II :

TABEAU II

Position des axes végétatifs	Nombre de bourgeons végétatifs à la base de ces axes
Axe épicotyle	7 à 9
Axes cotylédonaire F 1 et F 2	6 à 8
Axes naissant à l'aisselle des feuilles F 3 et F 4	6 à 7
F 5	5 à 6
F 6	4 à 6
F 7	3 à 5
F 8	1 à 3
F 9 et F 10	0 à 3

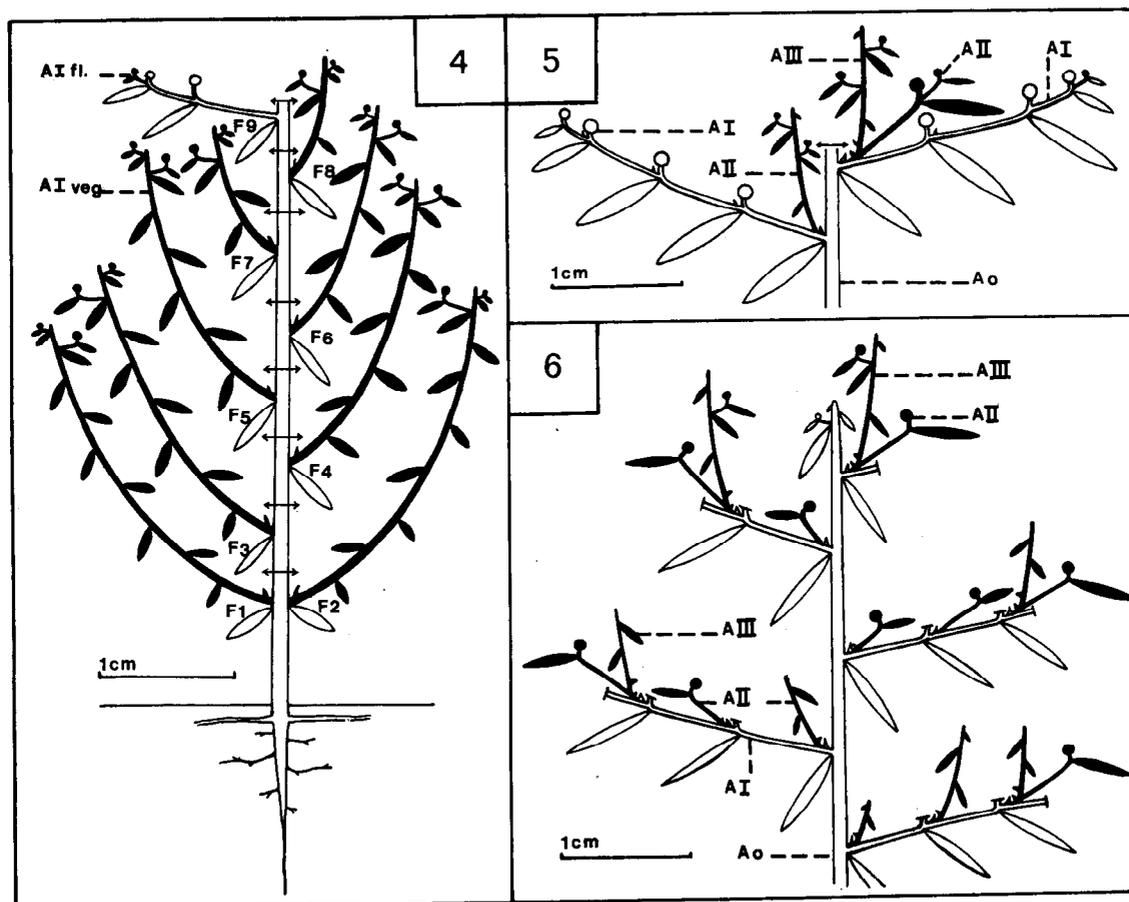


Fig. 4, 5 et 6. — *Gossypium hirsutum* L. var. Allen.

Résultat des expériences de sections apicales sur les axes orthotropes et les sympodes florifères.

Fig. 4. — Evolution des bourgeons latents de la base d'un axe épicotyle après sections apicales au-dessus des feuilles F 1, F 2, F 3... F 9.

Fig. 5. — Section apicale d'un axe orthotrope dans le secteur fertile (A I = sympode florifère). Deux bourgeons accessoires A II se sont développés, l'un en axe végétatif, l'autre en rameau fructifère. A la base du sympode supérieur, le deuxième bourgeon accessoire a donné un axe orthotrope A III.

Fig. 6. — Développement des bourgeons latents sur les sympodes florifères : les axes A II sont végétatifs à la base des deux premiers sympodes et floraux partout ailleurs ; les axes A III sont toujours végétatifs.

Des observations analogues ont été faites sur des rejets de souche et sur des plantes adultes, au moment de la reprise de croissance.

Lorsque la plante vieillit, le méristème apical des axes orthotropes subit une différenciation qui se manifeste par une sexualisation progressive des bourgeons axillaires.

b) Sections apicales dans la région fertile des axes orthotropes.

L'expérimentation a porté sur une cinquantaine de plantes. Les sections apicales ont été effectuées sur des cotonniers de 2 à 3 mois poussant en pleine terre et sur des rejets de souche.

Sur les plantes témoins, les bourgeons axillaires des axes épicotyles et des rejets de souche sont toujours floraux dans le secteur fertile et forment le premier article des sympodes florifères ; les bourgeons accessoires restent latents.

Les sections apicales provoquent le développement des bourgeons accessoires situés à la base des sympodes florifères. Ces bourgeons mesurent 0,2 à 1 mm au moment de l'expérimentation. Dans la partie inférieure du secteur fertile, les 4 à 6 premiers bourgeons accessoires sont végétatifs et évoluent en axes orthotropes (secteur 1). Les premiers bourgeons accessoires supérieurs sont toujours floraux. Dans ce secteur 2, deux bourgeons accessoires (A II et A III) se développent : le premier donne naissance à un sympode florifère, le deuxième forme un axe orthotrope de remplacement (fig. 5, photo 2).

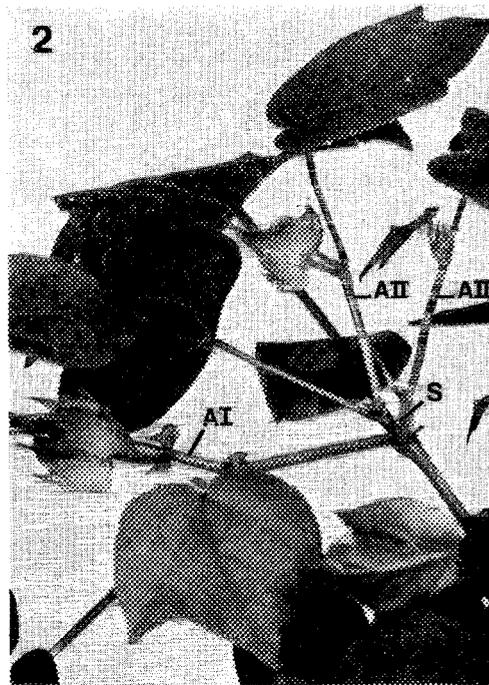


Photo 2. — *Gossypium hirsutum* L. var. Allen.

Après section apicale de l'axe principal en S, 3 rameaux se sont développés : 2 sympodes florifères A I et A II et un axe végétatif A III.

Le développement des bourgeons n'a pu être modifié à cause des contingences techniques. En effet, la présence de stipules et l'abondante pilosité protégeant le méristème terminal ont empêché de procéder à l'ablation des bourgeons terminaux mesurant

moins de 3 mm. Or, à ce stade, le déterminisme de l'évolution des bourgeons axillaires et des bourgeons accessoires semble déjà établi de façon irréversible.

2.2.2.2. — EXPÉRIMENTATION SUR LES AXES PLAGIOTROPES.

Deux types d'expérience ont été réalisés : nous avons, d'une part, retiré les bourgeons qui assurent normalement la croissance en longueur des axes plagiotropes et, d'autre part, étudié le comportement de ces axes lorsqu'ils sont isolés de la plante mère.

a) Sections apicales.

Les bourgeons axillaires des préfeuilles β ont été retirés alors qu'ils mesuraient 2 à 5 mm de long. A ce stade les bourgeons axillaires des préfeuilles α sont à peine visibles (0,1 à 0,5 mm).

Les expériences ont été faites sur toute la longueur des sympodes florifères et à différents niveaux de la plante, sur des rejets de souche et des plantes normales. Pour que la croissance des sympodes florifères ne soit pas ralentie par la maturation des capsules, nous avons retiré les boutons floraux.

Le résultat est le suivant (fig. 6) : en l'absence du bourgeon axillaire de β , la croissance en longueur du sympode florifère est assurée par le bourgeon axillaire de la préfeuille α de l'article terminal ; ce bourgeon A II est floral dans toutes les extrémités de sympodes. A la base des 4 ou 5 premières branches florifères (2 ou 3 sur les rejets de souche) les bourgeons A II donnent naissance à des axes végétatifs.

b) Boutures et marcottes.

Les branches florifères isolées de la plante mère et enracinées par bouturage ou marcottage continuent leur croissance sympodiale normale. Cette croissance est ralentie puis arrêtée par la floraison et la maturation des capsules. Des bourgeons végétatifs (A II ou A III) situés à la base du sympode florifère se développent alors et sont capables de reconstituer une plante entière (Y. ATTIMS, 1968).

2.3. — Caractères morphogénétiques de *Gossypium hirsutum* var. Allen.

Les observations et les expériences mentionnées ci-dessus mettent en évidence les caractères morphogénétiques de *Gossypium hirsutum* var. Allen. Cette plante possède deux types d'axes nettement différenciés, les uns orthotropes, végétatifs et à croissance indéfinie, les autres plagiotropes, florifères, à croissance sympodiale et indéfinie.

La différenciation florale apparaît très tôt dans les bourgeons axillaires ; une fois établie, elle est irréversible. Les sympodes florifères conservent leurs caractères morphologiques même lorsqu'ils sont séparés de la plante mère. Cependant la sexualisation des rameaux fructifères n'est pas complète : il existe toujours un bourgeon végétatif à la base de chaque article du sympode. Ce bourgeon reste généralement latent. Il peut se développer dès que cesse l'inhibition provoquée par une croissance apicale active ou après la maturation des capsules.

La connaissance des potentialités des bourgeons latents permet de définir, en fonction de leur âge et de leur position sur la plante, trois secteurs où la sexualisation est de plus en plus complète :

— Dans le secteur 0 (base de l'axe épicotyle et des axes végétatifs), les bourgeons axillaires sont végétatifs.

— Dans le secteur 1, le bourgeon axillaire est floral et le bourgeon accessoire végétatif. Ce secteur est limité à la base des premiers sympodes florifères.

— Dans le secteur 2, le bourgeon axillaire et le premier bourgeon accessoire sont tous les deux floraux. Le deuxième bourgeon accessoire est végétatif.

Nous verrons plus loin que chez d'autres espèces (*Gossypium herbaceum*, p. 107 et *Gossypium thurberi*, p. 111) un secteur 3, dans lequel les bourgeons A I, A II et A III sont floraux, peut se différencier sur les sympodes florifères, à la suite des secteurs 1 et 2.

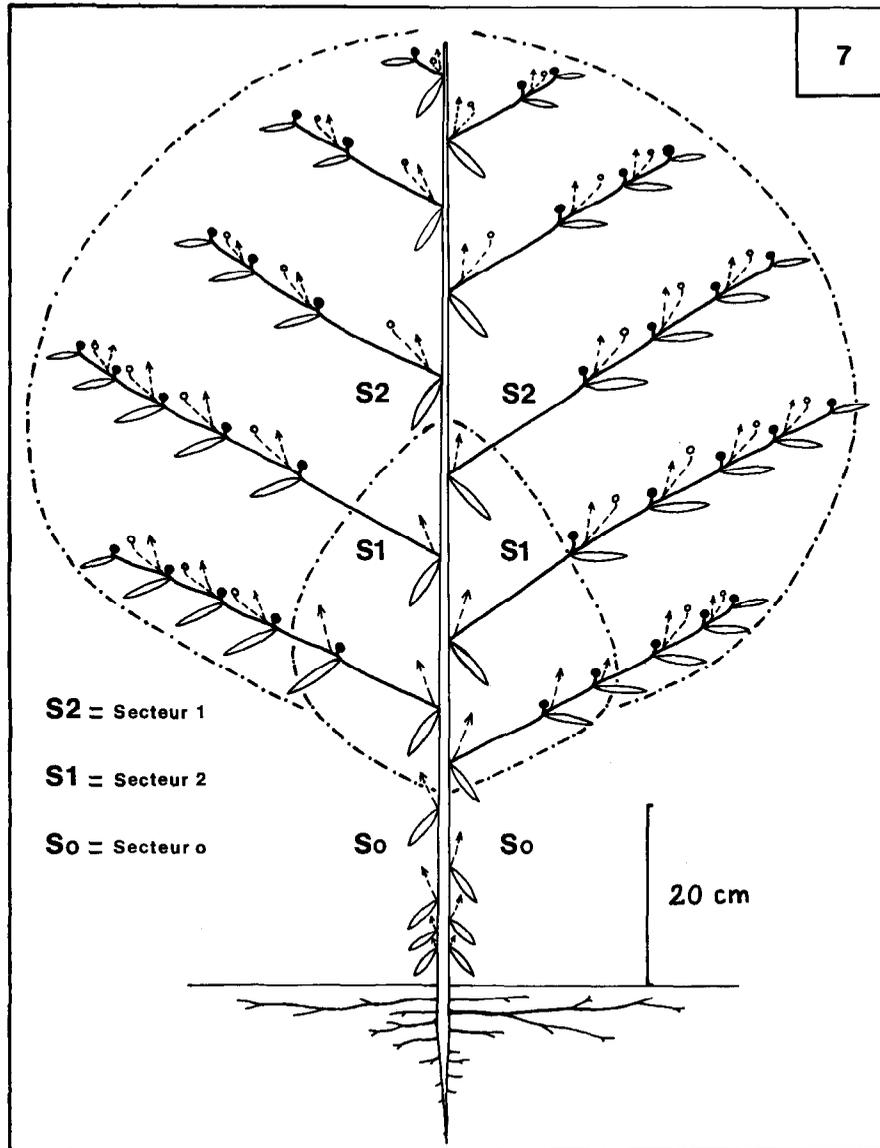


Fig. 7. — *Gossypium hirsutum* L. var. Allen.

Potentialité des bourgeons axillaires : les axes qui se développent spontanément sont figurés en traits pleins. Les axes figurés en pointillés ne se développent que chez certaines plantes vigoureuses ou après section apicale.

3. ÉTUDE COMPARATIVE DE LA MORPHOGENÈSE CHEZ DIX COTONNIERS APPARTENANT A DES ESPÈCES CULTIVÉES ET SAUVAGES

Les dix espèces de cotonniers étudiées correspondent aux génotypes AA, BB, CC, DD, EE, ADAD définis par J. H. SAUNDERS (1961). Pour chaque espèce nous donnons une brève description morphologique et un schéma général de la plante. Des essais de suppression de la dominance apicale sur des axes orthotropes et plagiotropes ont été effectués sur des lots réduits de plantes. Les résultats de ces expériences sont figurés sur les schémas et seules les différences entre les espèces étudiées et *Gossypium hirsutum* var. Allen sont signalées.

3.1. — Cotonniers cultivés du Nouveau monde (génotype ADAD).

3.1.1. — *G. hirsutum* var. *Marie Galante* (fig. 8 et 9).

Les plantes étudiées proviennent des collections du Collège Station, Texas, n° 373. Il s'agit d'une variété primitive de grande taille, mesurant environ 2 à 2,50 m de haut. Les rameaux florifères sont en général constitués de 4 à 8 articles ; comme pour le cotonnier Allen, on peut distinguer 3 secteurs le long de l'axe principal (secteur 0, 1 et 2).

Dans cette variété, la différenciation florale s'établit plus lentement que chez le cotonnier Allen et nous avons pu modifier le développement de certains bourgeons : des sections apicales, effectuées dans le secteur 2 où les bourgeons accessoires sont normalement floraux, ont entraîné le développement de ces bourgeons en axes végétatifs.

3.1.2. — *G. hirsutum* var. *punctatum* (fig. 10 et 11).

G. hirsutum var. *punctatum* est une race primitive américaine. Nous avons étudié des plantes qui proviennent des collections du Collège Station, Texas, n° 464. Elles mesurent 1,80 m environ et possèdent des sympodes florifères assez peu développés (4 à 6 articles en moyenne). Les bourgeons accessoires sont tous végétatifs (pas de secteur 2).

3.1.3. — *G. barbadense* L. (fig. 12 et 13).

Cette plante, originaire d'Amérique tropicale, est actuellement très largement distribuée. Le cultivar « Mono » mesure 1,50 à 2,50 m ou plus de haut. Ses rameaux floraux sont bien développée (10 à 12 articles) et forment un angle plus ou moins aigu avec l'axe principal.

Le long des axes orthotropes les bourgeons accessoires sont toujours végétatifs. Ils sont floraux dans la partie terminale des sympodes florifères (secteur 2).

3.2. — Cotonniers cultivés de l'Ancien monde (génotype AA).

3.2.1. — *G. herbaceum* L. (fig. 14 et 15).

La variété « boumi » que nous avons étudiée mesure 1 à 1,50 m de haut. Les rameaux fructifères sont longs (10 à 12 articles) et, fréquemment, ramifiés (A II = axes floraux).

La sexualisation des sympodes florifères est plus importante que chez les espèces précédentes. Les bourgeons A I, A II et III peuvent être floraux et seuls les axes A IV restent toujours végétatifs à l'extrémité des rameaux fructifères (secteur 3).

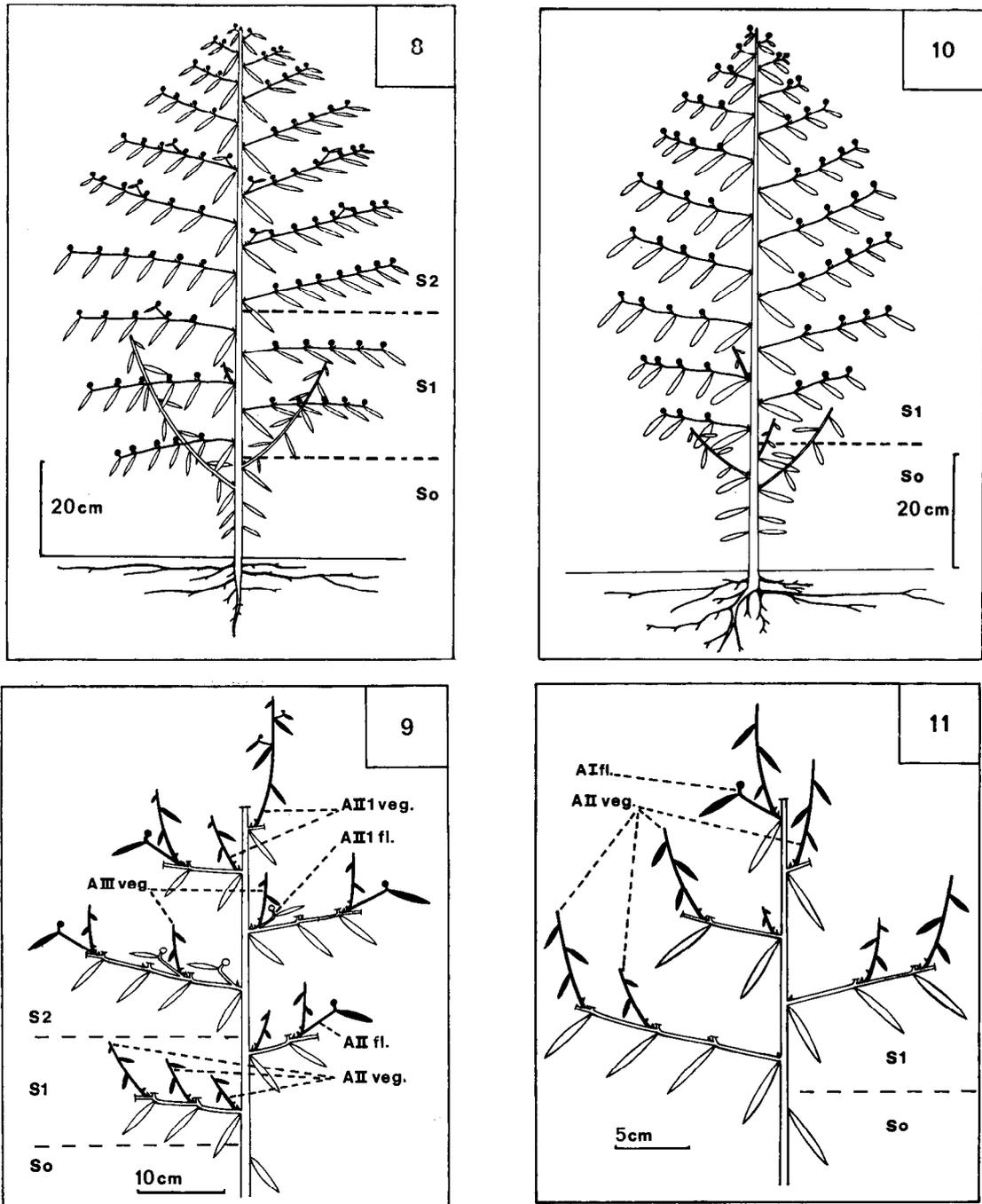


Fig. 8 et 9. — *Gossypium hirsutum* L., var. Marie Galante.

Fig. 8. — Schéma d'une plante âgée de 6 mois environ.

Fig. 9. — Expériences de section apicale effectuées dans le secteur 2, sur des rejets de souche : la différenciation florale des bourgeons accessoires ne se produit pas en l'absence du bourgeon terminal (A II 1 = axe végétatif).

Fig. 10 et 11. — *Gossypium hirsutum* L., var. *punctatum*.

Fig. 10. — Schéma d'une plante âgée de 5 à 6 mois.

Fig. 11. — Expériences de section apicale effectuées sur des rejets de souche : tous les axes A II sont végétatifs.

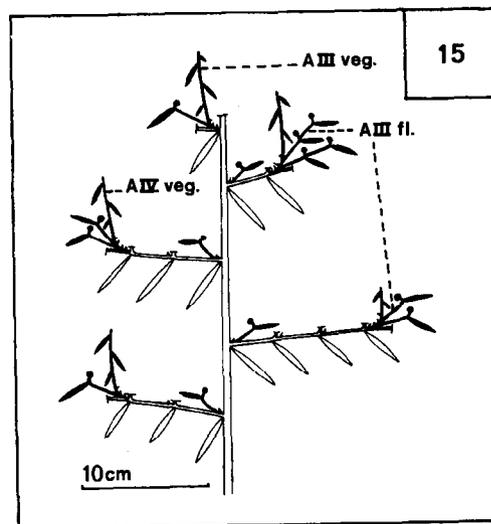
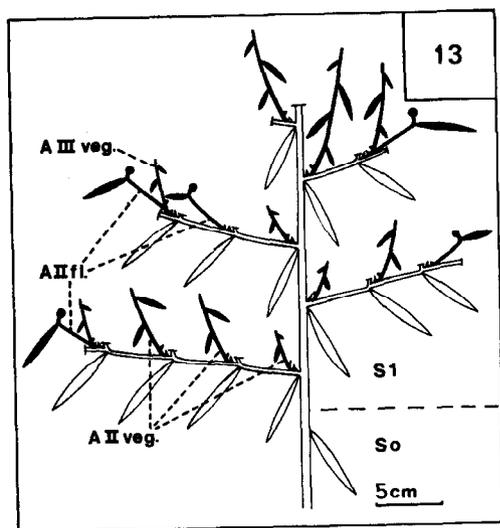
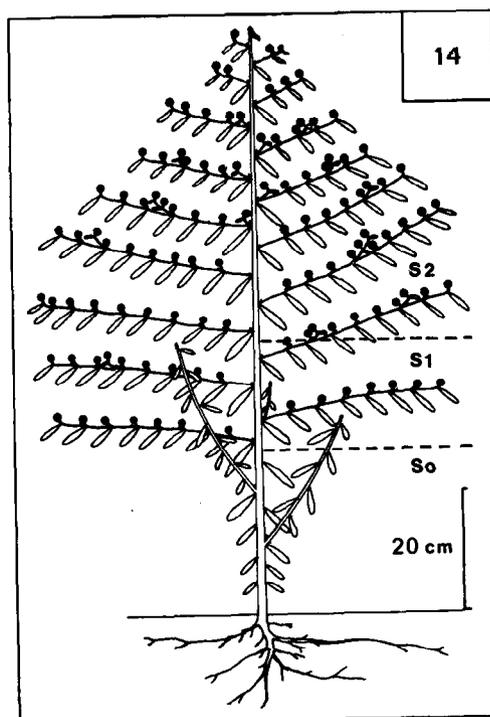
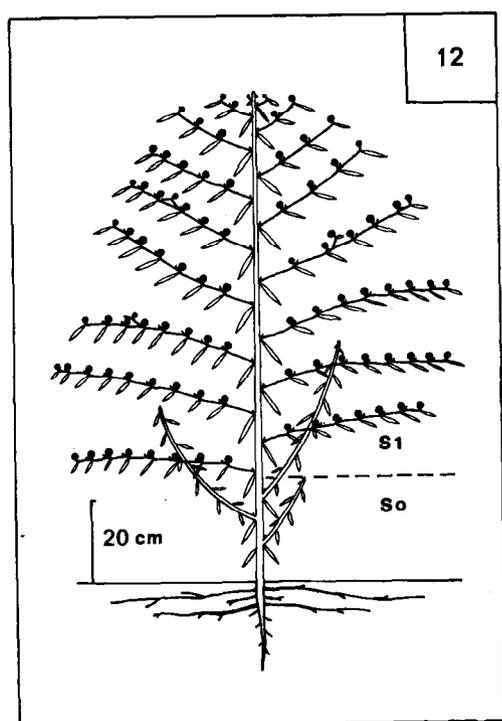


Fig. 12 et 13. — *Gossypium barbadense* L.

Fig. 12. — Schéma d'une plante âgée de 6 mois environ.

Fig. 13. — Expériences de section apicale effectuées sur des rejets de souche : les axes A II sont végétatifs à la base des 1, 2 ou 3 premiers articles des sympodes ; ils sont floraux ensuite.

Fig. 14 et 15. — *Gossypium herbaceum* L.

Fig. 14. — Schéma d'une plante âgée de près de 6 mois.

Fig. 15. — Expériences de section apicale effectuées sur des rejets de souche : les axes A III sont floraux à l'extrémité des sympodes (secteur 3).

3.2.2. — *G. arboreum* L. (fig. 16 et 17).

La première année, cette plante possède une structure très simple, avec très peu d'axes végétatifs. Les rameaux fructifères possèdent 4 à 6 articles en moyenne et ne sont pas ramifiés. Les premiers bourgeons accessoires sont végétatifs, les suivants sont floraux (3 secteurs).

La deuxième année, de nombreux rameaux végétatifs se développent à la base de la plante qui pourra atteindre plus de 2 m de haut.

Comme chez *Gossypium hirsutum* var. Marie Galante, la différenciation florale des bourgeons accessoires du secteur 2 a pu être interrompue au cours des expériences de section apicale. Dans cette espèce nous avons observé la formation de rameaux intermédiaires entre les axes végétatifs et les sympodes florifères : ce sont des axes orthotropes à croissance limitée, portant 3 feuilles et se terminant par une fleur (fig. 17 et photo 3). La préfeuille α est une écaille caduque basale, les feuilles suivantes sont assimilatrices. Les axes qui naissent à l'aisselle de β et F 3 sont des sympodes typiques et la croissance du rameau fructifère se poursuit normalement.

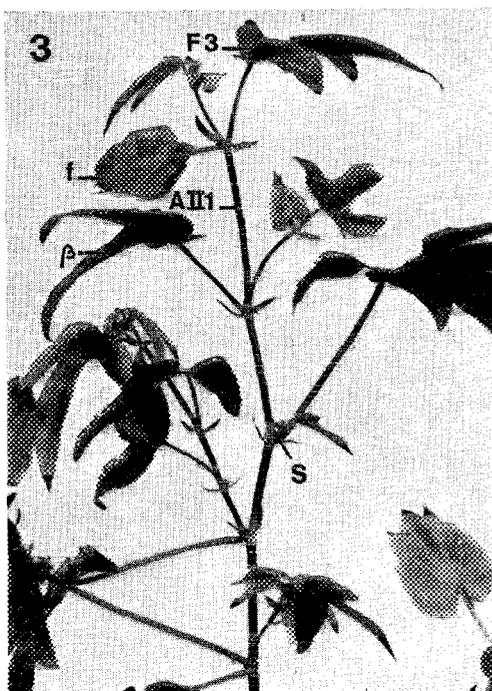


Photo 3. — *Gossypium arboreum* L.

La section apicale de l'axe principal en S et des deux sympodes florifères supérieurs a entraîné le développement des bourgeons accessoires. — L'axe A II 1 nouvellement formé possède une structure anormale : axe orthotrope terminé par une fleur f et portant deux feuilles assimilatrices β et F 3.

3.2.2. — *G. arboreum* L. (fig. 16 et 17).

La première année, cette plante possède une structure très simple, avec très peu d'axes végétatifs. Les rameaux fructifères possèdent 4 à 6 articles en moyenne et ne sont pas ramifiés. Les premiers bourgeons accessoires sont végétatifs, les suivants sont floraux (3 secteurs).

La deuxième année, de nombreux rameaux végétatifs se développent à la base de la plante qui pourra atteindre plus de 2 m de haut.

Comme chez *Gossypium hirsutum* var. Marie Galante, la différenciation florale des bourgeons accessoires du secteur 2 a pu être interrompue au cours des expériences de section apicale. Dans cette espèce nous avons observé la formation de rameaux intermédiaires entre les axes végétatifs et les sympodes florifères : ce sont des axes orthotropes à croissance limitée, portant 3 feuilles et se terminant par une fleur (fig. 17 et photo 3). La préfeuille α est une écaille caduque basale, les feuilles suivantes sont assimilatrices. Les axes qui naissent à l'aisselle de β et F 3 sont des sympodes typiques et la croissance du rameau fructifère se poursuit normalement.

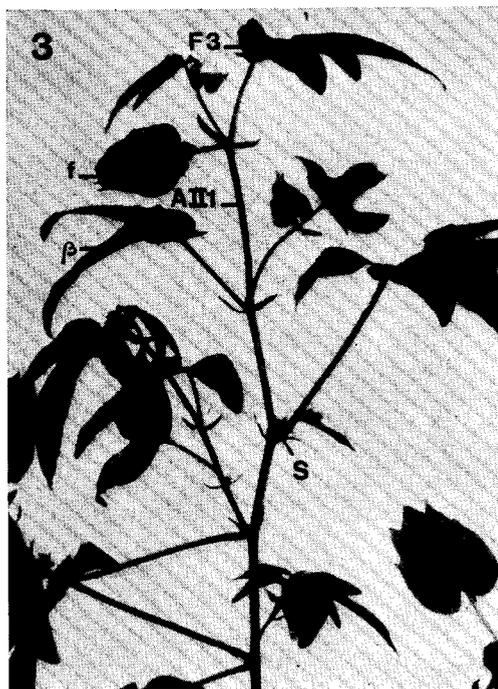


Photo 3. — *Gossypium arboreum* L.

La section apicale de l'axe principal en S et des deux sympodes florifères supérieurs a entraîné le développement des bourgeons accessoires. — L'axe A II 1 nouvellement formé possède une structure anormale : axe orthotrope terminé par une fleur f et portant deux feuilles assimilatrices β et F 3.

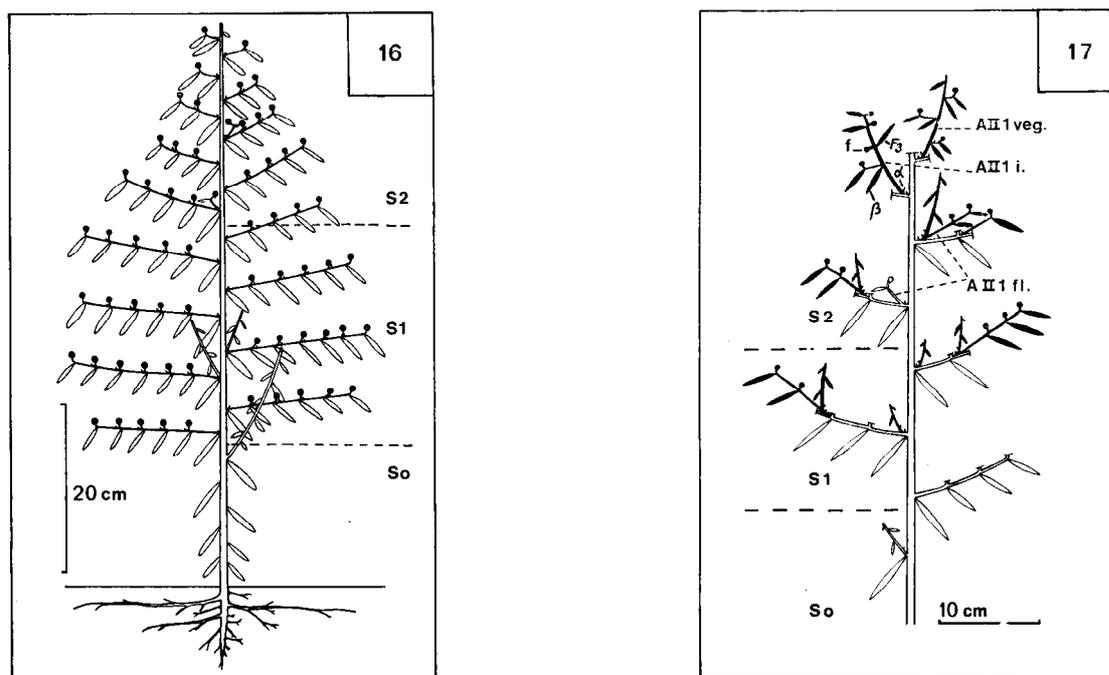

 Fig. 16 et 17. — *Gossypium arboreum* L.

Fig. 16. — Plante âgée de 6 mois environ.

Fig. 17. — Expériences de section apicale effectuées dans le secteur 2, sur des rejets de souche ; le développement des deux bourgeons accessoires supérieurs a été modifié. Ces bourgeons sont normalement floraux ; l'un d'eux a donné un axe orthotrope à croissance monopodiale, l'autre un axe A II 1 i, intermédiaire entre un article florifère et un monopode végétatif : il s'agit d'un axe orthotrope terminé par une fleur et portant 3 feuilles x, B et F 3.

3.3. — Cotonniers sauvages.

3.3.1. — Géotype BB : *G. anomalum* Wawra et Peyr (fig. 18).

Ce cotonnier sauvage africain se rencontre au Tchad, au Soudan, en Erythrée et en Angola. C'est une plante pérenne de 1 à 2 m de haut, peu ramifiée la première année. Les rameaux fructifères sont obliques, composés de 1 à 6 articles. Au sommet des axes orthotropes, les bourgeons accessoires sont floraux.

3.3.2. — Géotype CC : *G. australe* Mueller (fig. 19).

Cette plante est originaire d'Australie (Territoire du Nord). Il s'agit d'un petit buisson pérenne de 1 m de haut. Les sympodes florifères sont très peu développés (1 à 2 articles). Les bourgeons accessoires sont toujours végétatifs (pas de secteur 2).

3.3.3. — Géotype DD : cotonniers sauvages du Nouveau Monde.

3.3.3.1. — *G. thurberi* Todaro (fig. 20 et 21).

Cette plante est originaire d'Arizona et mesure 1,50 à 2 m de haut. A la base de la plante se développent plusieurs axes végétatifs vigoureux ; les rameaux fructifères ont une longueur assez réduite (1 à 5 articles) mais portent de nombreuses fleurs provenant

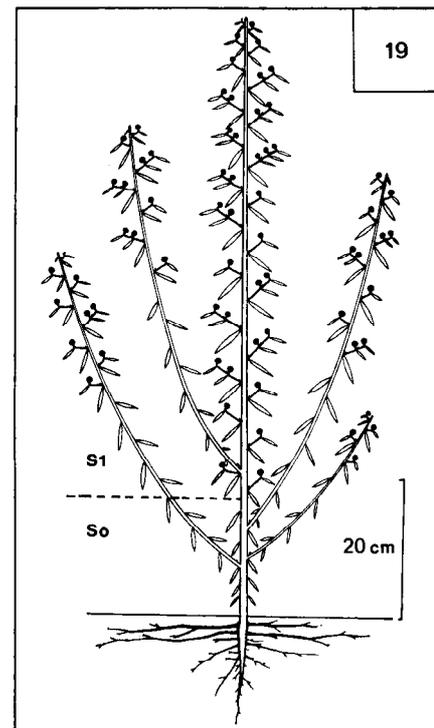
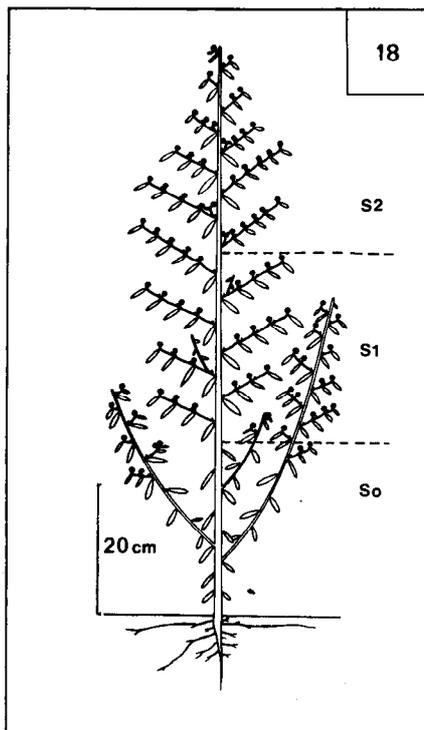


Fig. 18. — *Gossypium anomalum* Wawra et Peyr.

Schéma d'une plante âgée de 6 mois environ.

Fig. 19. — *Gossypium australe* Mueller.

Schéma d'une plante âgée de 6 à 8 mois environ.

du développement des bourgeons A II et A III en sympodes florifères. Tout au long des axes orthotropes les bourgeons accessoires sont végétatifs.

La sexualisation des rameaux plagiotropes semble être irréversible chez cette espèce : nous n'avons pas obtenu le développement d'axe orthotropes sur les sympodes florifères au-delà du bourgeon accessoire, sauf pour le premier rameau fructifère.

3.3.3.2. — *G. raimondii* Ulbrich (fig. 22 et 23).

G. raimondii est une plante arborescente de 3 à 4 m de haut, originaire du Pérou. La figure 22 représente une plante âgée d'un an environ, au début de la saison des pluies. Les axes végétatifs sont bien développés, les sympodes florifères, par contre, sont formés de 1, 2 ou 3 articles seulement.

Dans cette espèce les bourgeons axillaires des préfeuilles β peuvent être végétatifs et donner naissance à un axe orthotrope vigoureux. Les bourgeons accessoires sont toujours végétatifs (photo 4).

3.3.4. — Génotype EE : *G. somalense* (Gürke) Hutch. et al. (fig. 24 et 25).

Ce cotonnier sauvage, originaire de Somalie et du Kenya, est un buisson de 1,50 m de haut, se ramifiant abondamment la deuxième année. Chez cette espèce, seuls les axes végétatifs portent des feuilles assimilatrices. Les sympodes florifères sont courts (2 ou 3 articles) et ne portent que de toutes petites feuilles : les préfeuilles α sont écailleuses et les préfeuilles β réduites à deux stipules et une languette médiane de 1 à 2 cm de long (fig. 25).

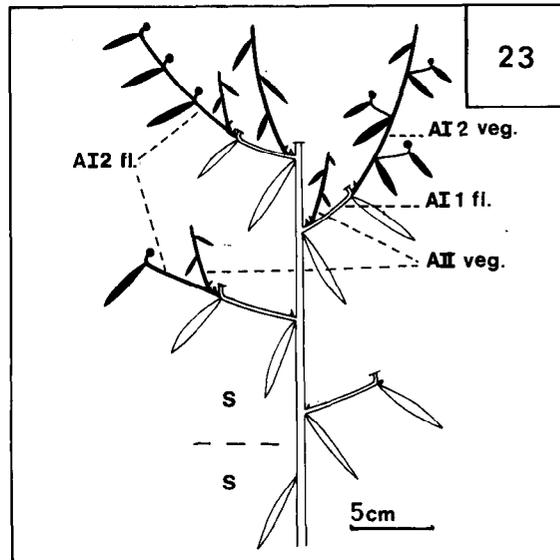
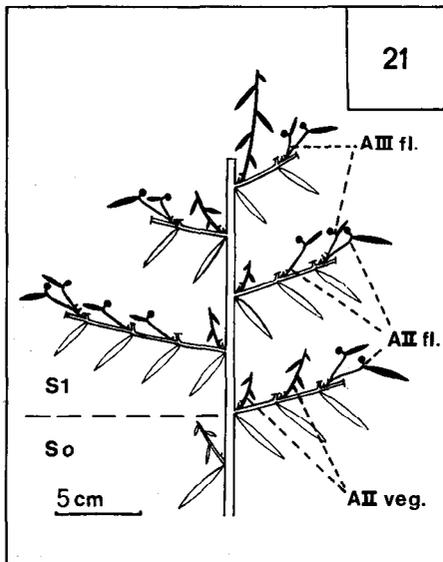
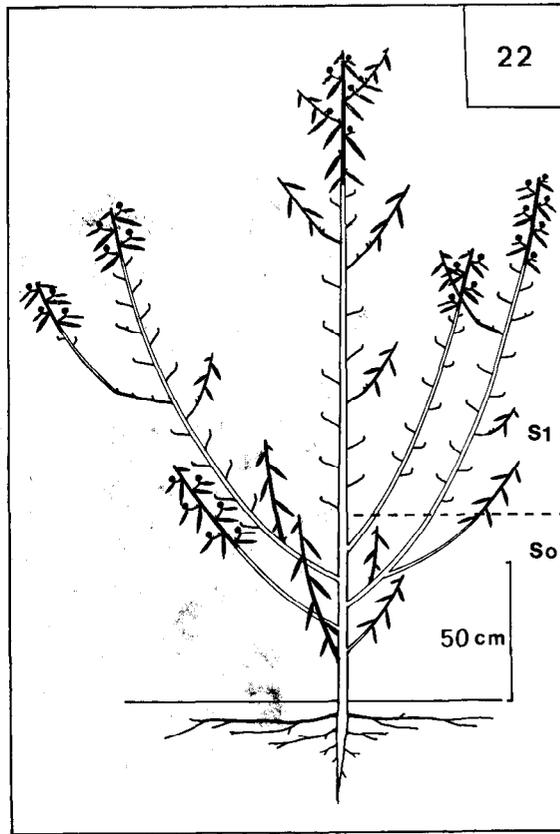
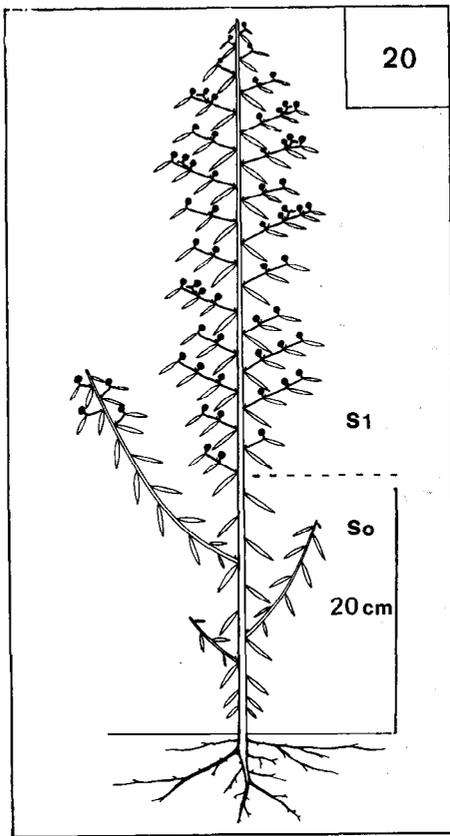


Fig. 20 et 21. — *Gossypium thurberi* Todaro.

Fig. 20. — Schéma d'une plante âgée de 6 mois environ.

Fig. 21. — Expériences de section apicale : les sympodes florifères sont fortement sexualisés. Au-delà du bourgeon accessoire végétatif, les bourgeons axillaires des préfeuilles α sont floraux. Seul le premier sympode florifère porte deux axes végétatifs A II 1 et A II 2.

Fig. 22 et 23. — *Gossypium raimondii* Ulbrich.

Fig. 22. — Reprise de la croissance au début de la saison des pluies sur une plante âgée d'un an environ. Les rameaux nouvellement formés portent des feuilles et sont figurés en noir.

Fig. 23. — Résultats des expériences de section apicale sur des boutures et des rejets de souche. Remarquer l'axe A I 2 végétatif.

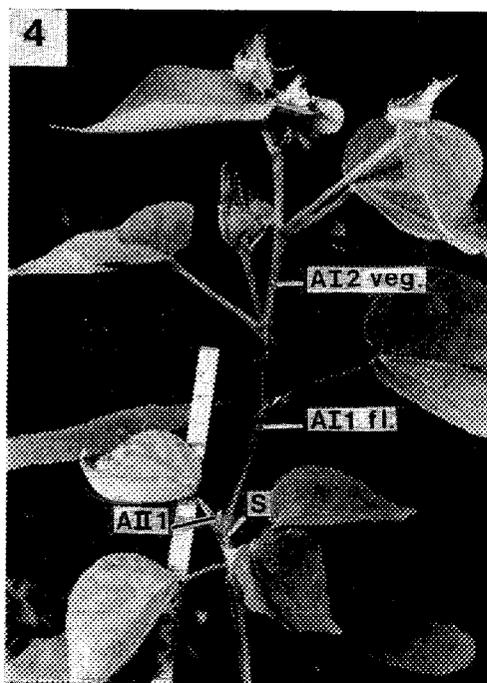


Photo 4. — *Gossypium raimondii* Ulbrich.

L'axe principal a été sectionné en S. Le sympode florifère terminal A II fl. poursuit sa croissance en axe orthotrope végétatif (A I 2 veg). Le bourgeon accessoire A II 1 est végétatif.

CONCLUSIONS

L'étude de la morphogenèse de six variétés cultivées et de cinq espèces sauvages montre que, malgré des ports variés en relation avec les différences de génotype, le mode de croissance et l'architecture sont relativement constants dans le genre *Gossypium* L.

Les axes végétatifs orthotropes ont une croissance monopodiale indéfinie. Les fleurs sont portées par des rameaux fortement différenciés, plagiotropes, à croissance sympodiale par articles, dont la structure est rigoureusement identique pour toutes les espèces étudiées.

Les différences morphogénétiques sont essentiellement quantitatives. Elles portent sur le développement relatif des rameaux végétatifs et fructifères et le degré de différenciation florale des sympodes. Chez la majorité des espèces sauvages, les axes végétatifs ont une croissance prépondérante ce qui, au moins chez certaines de ces espèces, confère à la plante un type biologique nettement arborescent ; les rameaux fructifères sont courts et peu différenciés (pas de secteur 2 et 3). Les espèces cultivées sont, à l'inverse, caractérisées par un développement important et une différenciation plus grande des rameaux fructifères. Leur longévité est en général plus courte et elles sont exploitées comme plantes annuelles.

Ainsi nous constatons que des caractères d'arbre et d'herbe coexistent dans le genre *Gossypium* et s'expriment dans des proportions différentes suivant les espèces. De nombreux intermédiaires existent entre une tendance arborescente représentée par *Gossypium*

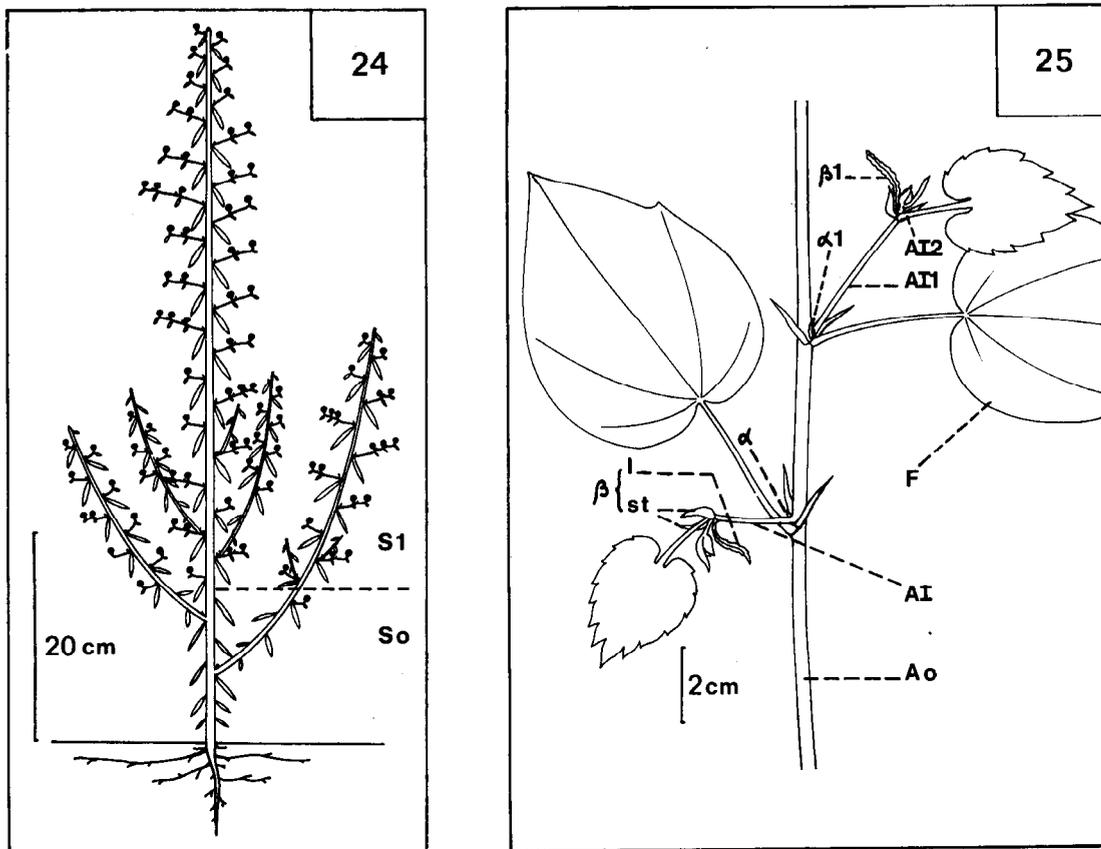
Fig. 24 et 25. — *Gossypium somalense* (Gürke) Hutch. et al.

Fig. 24. — Schéma d'une plante âgée de 6 mois environ.

Fig. 25. — Détail des sympodes florifères.

Les sympodes florifères sont courts (2 à 3 articles) et portent des feuilles réduites : α est une écaille caduque ; β est constitué par 2 stipules (St) et une languette foliacée de 1 à 2 cm de long (l). Les feuilles assimilatrices (F) sont portées par les axes orthotropes.

raimondii et une tendance herbacée que l'on rencontre surtout chez les cotonniers cultivés (*Gossypium herbaceum*). L'étude de ces deux tendances devrait être entreprise, non plus au niveau du genre, mais au niveau des groupes d'espèces présentant un même génôme.

BIBLIOGRAPHIE

- ATTIMS (Y.) — 1968 — Multiplication végétative de *Gossypium hirsutum* var. Allen par marcottage aérien. *Cot. Fib. trop.*, **23** (2) : pp. 187-190.
- BAILEY (L. H.) — 1964 — *Manual of cultivated plants*. Mc Millan & Co, N. Y.
- BEASLEY (J. O.) — 1942 — Meiotic chromosome behaviour in species, species hybrids, haploids, and induced polyploids of *Gossypium*. *Genetics*, **27** : pp. 25-54.

- BROWN (H. B.) — 1958 — *Cotton*. Mc Grow-Hill book Cie. N. Y. et Londres. 3^e éd.
- COOK (O. F.) — 1911 — Dimorphic branches in tropical crop plants : cotton, coffea, cacao, the central american rubber tree and banana. *Bull. U.S. Dept. Agric.*, **198** : pp. 1-64.
- COOK (O. F.) — 1913 — Morphology of Cotton branches. *U.S. Dept. Agric. Bur. Plant Ind. Bull.*, **109** : pp. 11-16.
- COOK (O. F.) et MEADE (R. M.) — 1911 — Arrangement of parts in the cotton plant. *U. S. Dept. Agric. Bur. Plant Ind. Bull.*, **222** : pp. 6-26.
- DENHAM (H. J.) — 1924 — The cytology of cotton plant. II-Chromosome numbers of Old and New World cottons. *Ann. bot.*, **38** : pp. 433-438.
- GORE (U. R.) — 1935 — Morphogenetic studies on the inflorescence of Cotton. *Bot. Gaz.*, **97** : pp. 118-138.
- HARLAND (S. C.) — 1932 — The genetics of *Gossypium*. *Bib. Genet.*, **9** : p. 107.
- HECTOR (J. M.) — 1936 — Introduction to the botany of field crops. II — Non cereals. *South Afr. Agric. Series*, **16** : pp. 814-928.
- HUTCHINSON (J. B.) — 1939 — The classification and evolution of cotton. *Trop. Agric. (Trinidad)*, **16** (4) : p. 82.
- KING (C. J.) — 1930 — Development of axillary buds on fruiting branches of Prima and Upland cotton. *J. Agric. Res.*, **41** : pp. 667-714.
- KONSTANTINOV (N. N.) — 1939 — On the question of biology and classification of cottons. *Rec. Trav. Biol. Phys. Coton.* (Tashkent) (en russe, p. 43) ; C. R. anglais, p. 62.
- MAC LACHLAN (A.) — 1912 — The branching habit of Egyptian Cotton. *U. S. Dept. Agric. Bur. Plant. Ind. Bull.*, **249**.
- LAGIERE (R.) — 1966 — *Le cotonnier*. Maisonneuve & Larose, Paris.
- LEAKE (H. M.) — 1909 — Studies in the experimental breeding of Indian Cottons. II. On buds and branching. *J. Proc. Asiatic Soc. Bengal*, **5** (1).
- MAUNEY (J. R.) et BALL (E.) — 1959 — The axillary buds of *Gossypium*. *Bull. Torrey Bot. club*, **86** (2), pp. 236-244.
- PREVOST (M. F.) — 1966 — Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Mem. Soc. Bot. Fr.*, **114** : pp. 23-36.
- SAUNDERS (J. H.) — 1961 — *The wild species of Gossypium and their evolutionary history*. Oxford Univ. Press., Londres.
- SKOVSTED (A.) — 1935 — Chromosome numbers in the Malvaceae. I. *Mem. Cotton Res. stn. Trinidad, Ser. A. Genetics*, n° 11.
- TEMPLETON (J.) — 1929 — The branching of Egyptian Cotton plant. *Minist. Agric. Tech. Sci. Serv. Bull.*, **103**.
- THARP (W. H.) — 1960 — The cotton plant. *Agric. Handb.*, **178**.
- TROLL (W.) — 1937 — *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Bd. 1, 1 Teil, Berlin.
- WATT (G.) — 1907 — *The wild and cultivated cotton plants in the world*. Londres.
- WEBBER (J. M.) — 1939 — Relationships in the genus *Gossypium* as indicated by cytological data. *J. Agric. Res.*, **53** : p. 237.