

MODÈLE MATHÉMATIQUE ALÉATOIRE ET SIMULATION DE LA CROISSANCE ET DE L'ARCHITECTURE DU CAFÉIER ROBUSTA

2^e partie Étude de la mortalité des méristèmes plagiotropes

Ph. de REFFYE *

Division de génétique, Centre de recherches de l'IFCC en Côte d'Ivoire

INTRODUCTION

Dans un article précédent (de Reffye, 1981) la croissance des méristèmes orthotropes et plagiotropes du caféier Robusta a été modélisée par des processus aléatoires. Il a été établi que la période de croissance d'un méristème est décomposable en une série d'unités de temps correspondant au temps minimal nécessaire à la formation d'un entre-nœud.

A chacune de ces unités de temps, il se produit un test de croissance, dont le succès dépend d'une probabilité caractéristique, appelée « activité » du méristème.

On appelle « dimension » d'un méristème le nombre de tests de croissance qu'il a subi depuis le début de son fonctionnement.

Les notions de « dimension » et d'« activité » suffisent pour caractériser la croissance et l'architecture d'une cime de caféier en moyenne et en varia-

bilité ; les données de fonctionnement de la cime sont alors :

— l'activité du méristème orthotrope qui est constante ($P = \text{cte}$) ;

— l'activité des méristèmes plagiotropes qui s'amortit en fonction de l'âge et qui est de la forme « b^N », « N » étant la dimension du méristème et « b » un facteur constant qui caractérise l'amortissement ;

— le rapport des rythmes de croissance entre la tige et les rameaux ;

— le nombre d'unités de dimension qui s'écoulent par unité de temps.

On démontre que l'on peut calculer les paramètres du fonctionnement à partir de l'analyse mathématique des cimes de caféiers appartenant à un clone donné.

On se reportera à l'étude précédente en ce qui concerne les données morphologiques de l'architecture du caféier Robusta (de Reffye, 1981).

(*) Adresse actuelle : Gerdat, BP 5035, 34032 Montpellier.

ÉTUDE DE LA MORTALITÉ DES MÉRISTÈMES PLAGIOTROPES DES CAFÉIERS ROBUSTA

Si l'on descend de la cime jusqu'à la base d'un caféier, on observe une mortalité croissante des rameaux plagiotropes, qui les conduit inéluctablement au dessèchement puis à la chute. Le tronc se dégarnit progressivement à partir de la base au cours de la croissance de la tige.

Notons que, normalement, l'avortement du méristème terminal de la tige est un phénomène rare, qui est négligé ici (mortalité nulle).

L'étude du fonctionnement de la croissance du tronc (activité orthotrope) permet d'affecter à chaque étage une dimension moyenne. On peut donc relier le pourcentage de mortalité observé à un étage donné, à la dimension de cet étage grâce à l'étude précédente. Le problème qui se pose est de calculer la probabilité de mort d'un méristème à un âge donné. La théorie de la fiabilité (méthodes de la Recherche Opérationnelle) répond à ces questions. L'étude suivante est adaptée aux processus aléatoires discrets, qui caractérisent la croissance du méristème plagiotrope.

Il est évident que la mortalité des méristèmes est aussi importante que l'activité dans la définition de l'architecture de l'arbre, et qu'elle joue une part équivalente dans l'équation du rendement. L'étude de la mortalité est toutefois subordonnée à celle de l'activité qui permet de lier les pourcentages d'avortements au nombre de tests de croissance (dimension). A chaque étape d'accroissement de dimension d'un méristème, celui-ci est soumis à deux tests que l'on suppose ici indépendants. Le premier est de savoir avec quelle probabilité le méristème avorte. Si celui-ci reste vivant, le deuxième est de savoir si le méristème fait un entre-nœud supplémentaire ou une pause. Un problème est de savoir si la mortalité est liée ou non à l'activité des méristèmes. Cela dépend du modèle architectural (Hallé, Oldeman). La liaison est évidente dans le cas de la croissance sympodiale (cas du frangipanier). Dans le cas de la croissance monopodiale continue des axes végétatifs du caféier, elle est loin d'être évidente. Et pour l'instant, on ne peut répondre à la question de savoir si, par exemple, les chances de mortalité augmentent avec le nombre de pauses successives réalisées au hasard par le méristème.

Aussi suppose-t-on que les tests de croissance et de mortalité sont ici indépendants. Toutefois, comme l'activité et la mortalité sont calculées toutes les deux à partir de la dimension du méristème, elles sont liées ensemble implicitement d'une façon mathématique.

Définition de la mortalité et de la viabilité d'un méristème, pour une dimension donnée

Le taux de mortalité d'un méristème à la dimension K (ou plus simplement la mortalité) est le pourcentage de méristèmes parvenus à la dimension K et qui avortent au passage de la dimension $K + 1$; on le note $P(k)$.

Le taux de viabilité d'un méristème (ou plus simplement la viabilité) est la probabilité de passage de la dimension $K - 1$ à la dimension K , sans avortement ; on le note C_k .

Calcul des relations entre la mortalité et la viabilité d'un méristème

On a, en notant que les étapes successives d'avortement sont indépendantes et en arrêtant le processus à la dimension N :

$$P(0) = 1 - C_1$$

$$P(1) = C_1(1 - C_2)$$

$$P(2) = C_1C_2(1 - C_3)$$

$$P(k) = \prod_{i=1}^k C_i(1 - C_{k+1})$$

$$P(N) = \prod_{i=1}^N C_i$$

en effet arrêtons-nous à $P(2)$.

La mortalité à la dimension 2 vaut le produit des probabilités de réussir les dimensions 1 et 2, soit $C_1 \times C_2$, multiplié par la probabilité d'échouer définitivement à la 3, soit $C_1.C_2.(1 - C_3)$.

Notons au passage la différence entre la viabilité C_k et l'activité b_k . En effet, le manque de réussite dans le cas de l'activité concerne l'entre-nœud, c'est-à-dire la taille et non la dimension.

La dernière probabilité $P(N)$ cumule tous les méristèmes ayant franchi les N étapes, sans présager de leurs avortements ultérieurs.

On a :

$$\sum_{k=0}^N P(k) = 1$$

et la dimension moyenne d'avortement du système vaut :

$$\bar{N} = \sum_1^N k \cdot P(k) = C_1 + C_1 C_2 + \dots + \prod_1^k C_i \dots + \prod_1^N C_N$$

de même la variance $VN = \sum_1^N P(k) (k - \bar{N})^2$.

Réciproquement, on peut inverser les formules donnant la mortalité en fonction de la viabilité, on obtient alors facilement par récurrence :

$$C_k = \frac{1 - \sum_0^{k-1} (P(i))}{1 - \sum_0^{k-2} (P(i))}$$

Il est commode d'exprimer la fonction cumulative des avortements $F_k = \sum_0^k P(k)$ sous la forme :

$$F_k = 1 - \exp(-G_k) \quad \left(G = \text{Log} \frac{1}{1-F} \right)$$

Dans ce cas, la viabilité et la mortalité s'expriment d'une façon simple :

$$C_k = \frac{1 - [1 - \exp(-G_{k-1})]}{1 - [1 - \exp(-G_{k-2})]}$$

$$C_k = \exp[-(G_{k-1} - G_{k-2})]$$

avec $C_1 = \exp(-G_0)$ et

$$P(k) = \prod_1^k C_i \times (1 - C_{k+1}) = [\exp[-G_0 - (G_1 - G_0) - (G_2 - G_1) - \dots - (G_{k-1} - G_{k-2})]] \times \dots \times [1 - \exp(-G_k + G_{k-1})]$$

d'où

$$P(k) = \exp(-G_{k-1}) - \exp(-G_k)$$

Etude du cas particulier

$$C_k = C = \text{cte}$$

On obtient alors le cas de la viabilité constante, bien connue en physique sur la durée de vie des composants électroniques. La répartition des classes d'avortement suit une exponentielle décroissante.

On a

$$P(k) = C^k(1 - C)$$

$$P(N) = C^N$$

$$F_k = 1 - C^{k+1}$$

$$C_k = \frac{1 - (1 - C^k)}{1 - (1 - C^{k-1})} = C$$

l'espérance moyenne d'avortement étant :

$$N = C \frac{(1 - C^N)}{(1 - C)}$$

C'est le taux moyen de bon fonctionnement en théorie de la fiabilité, la variance valant

$$VN = \frac{C}{(1-C)^2} \times [1 - C^N(2N+1)(1-C) - C^{2N+1}]$$

Cette dernière expression tend vers 0 si $C \rightarrow 1$ ou $\rightarrow 0$.

Viabilité des méristèmes plagiotropes des clones Robusta 126 et Robusta 182

L'application de l'étude théorique a été faite sur les deux clones de caféiers Robusta n° 126 et n° 182.

Cas du Robusta 126

Statistique de la mortalité des plagiotropes en fonction de leurs dimensions

A K étages du sommet de l'arbre, on peut se trouver dans trois situations :

situation A : les deux plagiotropes sont vivants,

situation B : un seul plagiotrope est vivant,

situation C : les plagiotropes sont morts.

On observe expérimentalement l'indépendance de la mortalité des deux rameaux opposés d'un même étage, car les situations A, B, C se répartissent suivant une loi binomiale (il n'y a donc pas de couplage).

Le tableau I, p. 222, montre la répartition de la mortalité observée pour des couples de rameaux situés à dix, vingt, trente étages du sommet (échantillon de cent tiges).

On peut conclure qu'il n'y a pas de différence significative entre les valeurs observées et celles calculées (suivant la loi binomiale) et que les mortalités des rameaux plagiotropes d'un même étage sont totalement indépendantes.

Les rameaux morts finissent naturellement par tomber et le tronc du caféier se dénude progressivement de la base vers le sommet.

L'amortissement des méristèmes plagiotropes fait que l'on peut confondre en une seule classe, sans augmenter notablement la variabilité, les rameaux prélevés du trentième au trente-cinquième étage sous le sommet. En moyenne, à ce niveau, les méristèmes ont une activité de 0,23 et la croissance est pratiquement arrêtée. Cela permet d'augmenter considérablement le nombre de mesures et d'avoir un échantillon important de rameaux morts.

On a effectué des relevés à dix, quinze, vingt (trente-trente-cinq) étages du sommet. On a pris un

TABLEAU I

Répartition de la mortalité observée pour des couples de rameaux situés à dix, vingt, trente étages du sommet

Etage	% rameaux vivants	Mortalité	Situation A 2 rameaux vivants	Situation B 1 rameau vivant 1 rameau mort	Situation C 2 rameaux morts
10	0,98	Observée	97	2	1
		Calculée	96	4	0
20	0,67	Observée	43	48	9
		Calculée	45	44	11
30	0,19	Observée	5	28	67
		Calculée	4	31	65

grand nombre de mesures pour avoir la statistique de la taille des rameaux morts à partir de l'étage trente (tableau II).

TABLEAU II

Statistique de la taille des rameaux morts à partir de l'étage trente

Nombre d'étages du sommet	Dimension des rameaux	Nombre de rameaux	% rameaux morts
10	14	608	0,032
15	22	608	0,081
20	32	608	0,321
30-35	47	2 570	0,89

On se réfère pour les valeurs des paramètres aux données du Robusta 126 calculées dans l'article précédent. On a la valeur de l'amortissement

$$b = 0,969 \approx 0,97.$$

La dimension \bar{N} du rameau en fonction de la taille s'écrit pour une longueur asymptotique de 32 entre-nœuds en moyenne :

$$\bar{N} = \frac{\text{Log}(1 - X/32)}{\text{Log}(0,97)}.$$

Ajustement de la mortalité en fonction de la dimension

L'évolution de la mortalité des plagiotropes de caféiers en fonction de la dimension suit une courbe sigmoïde (fig. 1).

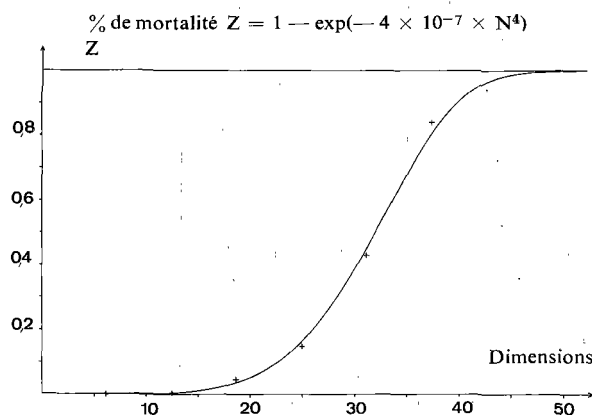


Fig. 1. — Evolution de la mortalité de rameaux en fonction de la dimension chez le Robusta 126

Les jeunes branches ont une mortalité quasi nulle, sauf accident par dégâts d'insecte (2 %); cela ne concerne pas un état physiologique mais un état traumatique.

A partir de la trentième unité de dimension, la mortalité cumulée s'accroît considérablement, et augmente linéairement avec la dimension.

A la cinquantième unité, plus de 90% des rameaux sont morts et en train de tomber.

Posons que le nombre de branches qui meurent à la dimension N est proportionnel à une puissance de la dimension et proportionnel à l'effectif de branches encore vivantes.

Appelons Z_0 la population de rameaux initiale, Z la population morte à la dimension N.

On doit avoir

$$dZ = K(Z_0 - Z)^N dN,$$

soit en intégrant cette équation et en posant :

$$A = \frac{K}{d+1} \quad \text{et} \quad B = d + 1$$

$$Z = Z_0[1 - \exp(-A(N)^B)].$$

Notons qu'il s'agit là de fonctions totalement arbitraires, dont le seul mérite consiste à bien représenter numériquement le phénomène observé.

Les conditions d'un bon ajustement sont réalisées pour le clone 126 avec :

$$A = 4 \times 10^{-7}$$

$$B = 4.$$

Comme on peut le voir sur la figure 1, le pourcentage numérique de rameaux morts est donc à la dimension N :

$$F(N) = 1 - \exp(-4 \times 10^{-7} \times N^4).$$

Remarque : la dimension moyenne d'un rameau situé entre le trentième et le trente-cinquième étage est : $N = 32,5 \times \frac{1,3}{0,9} = 47$ unités. 0,9 est l'activité

du méristème orthotrope et 1,3 le rapport des rythmes de croissance entre le rameau et la tige.

Calcul de la mortalité et de la viabilité des méristèmes du clone Robusta 126

Rappelons que lorsque $F(N)$ est mis sous la forme $F(N) = 1 - e^{-GN}$ la viabilité s'écrit :

$$C(N) = \exp[-(G_{N-1} - G_{N-2})]$$

et la mortalité s'écrit :

$$P(N) = \exp(-G_{N-1}) - \exp(-G_N)$$

On a donc numériquement pour ce clone :

$$C(N) = \exp[-4 \times 10^{-7}((N-1)^4 - (N-2)^4)]$$

$$\text{et } P(N) = \exp[-4 \times 10^{-7}(N-1)^4] - \exp[-4 \times 10^{-7}(N)^4]$$

On peut donc établir les caractéristiques complètes du fonctionnement des méristèmes de ce Robusta (tableau III).

TABLEAU III

Caractéristiques complètes du fonctionnement des méristèmes du clone Robusta 126

Dimension N	Activité $b^N = (0,97)^N$	Viabilité $C(N)$	Mortalité dFN
0	1,000	1,000	0,000
5	0,854	0,999	0,000
10	0,730	0,999	0,001
15	0,623	0,996	0,005
20	0,533	0,989	0,011
25	0,455	0,979	0,020
30	0,389	0,964	0,030
35	0,332	0,942	0,037
40	0,284	0,913	0,037
45	0,242	0,877	0,029
50	0,207	0,833	0,018
55	0,177	0,783	0,008
60	0,151	0,726	0,002
65	0,129	0,664	0,000
70	0,110	0,598	0,000

Ce tableau montre les caractéristiques de fonctionnement du méristème toutes les cinq unités de dimension (on peut avoir les valeurs intermédiaires par interpolation).

Par exemple, à la trentième unité de dimension, le méristème a trente-neuf chances sur cent de faire un entre-nœud réel. Il a trois chances sur cent d'avorter précisément à cette dimension. S'il est parvenu jusqu'à cette dimension, il a quatre-vingt-seize chances sur cent de ne pas avorter au passage de la trentième à la trente et unième unité.

Simulation de la croissance et de la mortalité d'une population de méristèmes plagiotropes du clone Robusta 126

On peut simuler l'activité et la mortalité des méristèmes par la méthode de Monte Carlo (fig. 2).

Normalement, en faisant une simulation de la situation à trente-trente-cinq étages du sommet, on doit retrouver à la fois, en proportion, la distribution des rameaux morts et celle des rameaux vivants sans trouver de différence avec les distributions observées.

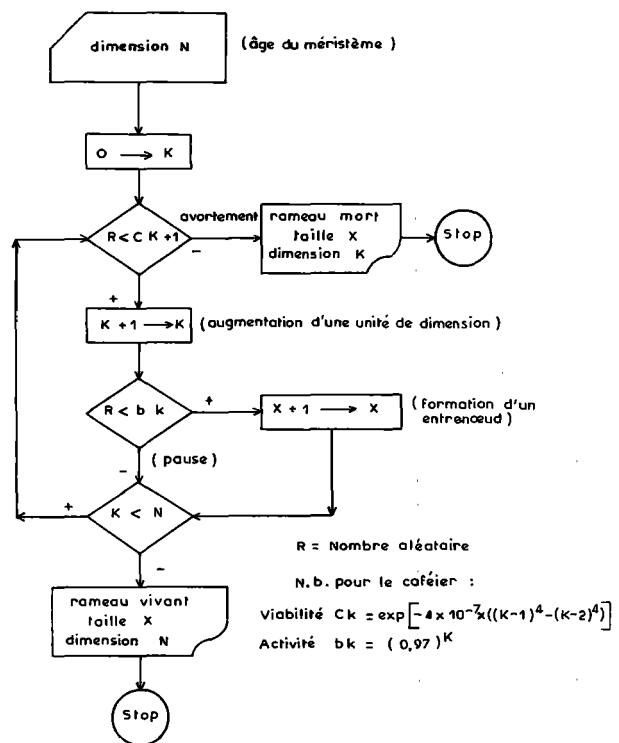


Fig. 2. — Organigramme de la croissance d'un méristème d'activité b^k , viabilité C_k et de dimension N

Statistique observée des distributions des rameaux morts et vivants à trente-trente-cinq étages du sommet

Sur un total de 1 285 tiges, on a relevé 262 branches vivantes, 1 737 branches mortes demeurées sur l'arbre et donc mesurables, et 571 branches absentes, car tombées. Ceci à trente-trente-cinq étages du sommet, à 47 unités de dimension en moyenne. On a donc une probabilité de survie de

$$262/2 570 = 10 \% = 1 - F(47);$$

de plus $571/2 570 = 22 \%$ des branches sont tombées.

Au total, 1 999 branches étaient mesurables.

Les histogrammes des 1 737 branches mortes et des 262 branches vivantes sont tracés sur la figure 3, p. 224.

Simulation de la population de branches du Robusta 126 à trente-trente-cinq étages du sommet

On peut effectuer une simulation complète de 2 570 branches avec les valeurs numériques suivantes :

activité :

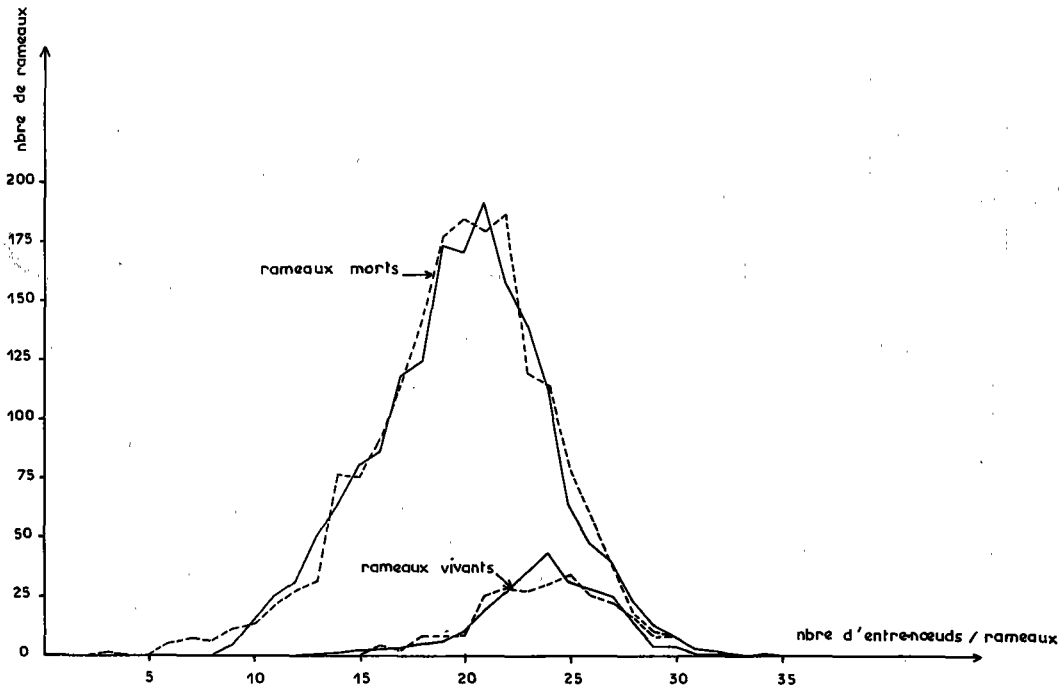
$$b^N = (0,97)^N$$

$$C(N) = \exp[-4 \times 10^{-7} \times ((N-1)^4 - (N-2)^4)]$$

(On fait croître les rameaux sur 47 unités de dimension selon l'organigramme décrit précédemment.)

On élimine en plus, pour respecter les conditions observées, 22 % des branches mortes et on super-

Fig. 3. — Distributions des longueurs en entre-nœuds dans les populations de rameaux morts et vivants chez le Robusta 126 à trente-deux étages à partir du sommet (courbes observées : —, simulées : - - - -).



pose les histogrammes des branches mortes et vivantes, simulés en pointillé, sur les données expérimentales en trait plein. On voit qu'aux aléas de simulation près, on retrouve rigoureusement les données de départ.

Le tableau IV résume les caractéristiques des courbes simulées et observées.

TABLEAU IV

Caractéristiques des courbes simulées et observées

Données expérimentales	Population vivante	Population morte
Moyenne	$X_V = 23,79$	$X_M = 19,79$
Variance	$V_V = 9,28$	$V_M = 16,18$
	Total : 262	Total : 1 737 Tombées : 571
Données simulées		
Moyenne	$X_V = 24,05$	$X_M = 19,74$
Variance	$V_V = 9,00$	$V_V = 18,01$
	Total : 257	Total : 1 793 Tombées : 520

On peut conclure que la méthode mise au point pour calculer l'activité et la viabilité des méristèmes se trouve être un outil très efficace pour résoudre dans la pratique les problèmes du fonctionnement et de l'architecture du caféier.

Cas du Robusta 182

Sur ce caféier l'amortissement des rameaux plagiotropes décroît du sommet à la base (on l'observe directement en constatant que les premiers rameaux formés sont plus chétifs).

La fonction de mortalité calculée d'une façon analogue à celle du Robusta 126 est (fig. 4) :

$$F(N) = 1 - \exp(-4 \times 10^{-9} \times N^{5,47}).$$

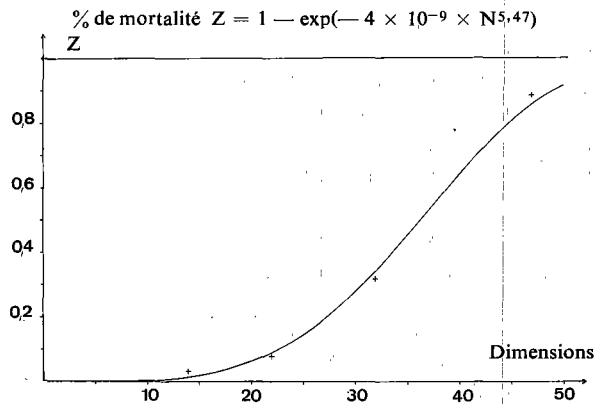


Fig. 4. — Evolution de la mortalité des rameaux en fonction de la dimension chez le Robusta 182

Le pourcentage de mortalité croît plus rapidement pour ce clone et à trente étages du sommet on ne trouve pas assez de couples de branches vivantes pour estimer l'amortissement des rameaux.

TABLEAU V

Comparaison des effectifs obtenus par simulation pour l'amortissement $b = 0,97$ avec les effectifs observés

Taille en entre-nœuds	Nombre rameaux simulés	Nombre rameaux observés
8	1	0
9	1	0
10	1	0
11	3	0
12	3	3
13	5	3
14	7	7
15	12	12
16	26	16
17	19	26
18	26	40
19	46	37
20	42	40
21	29	36
22	32	33
23	30	23
24	11	23
25	12	7
26	5	8
27	4	1
28	2	1
29	1	2
Total	318	318

Cependant, on a l'histogramme observé de la population des rameaux morts et vivants mélangés.

Connaissant la valeur de la fonction de mortalité $F(N)$ et la valeur de la dimension N_0 à trente étages

du sommet ($N_0 = 38 = \frac{30 \times 1,2}{0,95}$), on peut par simulation chercher l'amortissement qui donne le meilleur ajustement entre les histogrammes observés et simulés pour les classes en longueur d'entre-nœuds. Dans le tableau V on compare les effectifs obtenus par simulation pour l'amortissement $b = 0,97$, avec les effectifs observés.

Pour les trois cent dix-huit rameaux observés, on trouve une moyenne

$$\bar{X} = 19,9$$

et une variance

$$V = 9,6$$

alors que pour la simulation

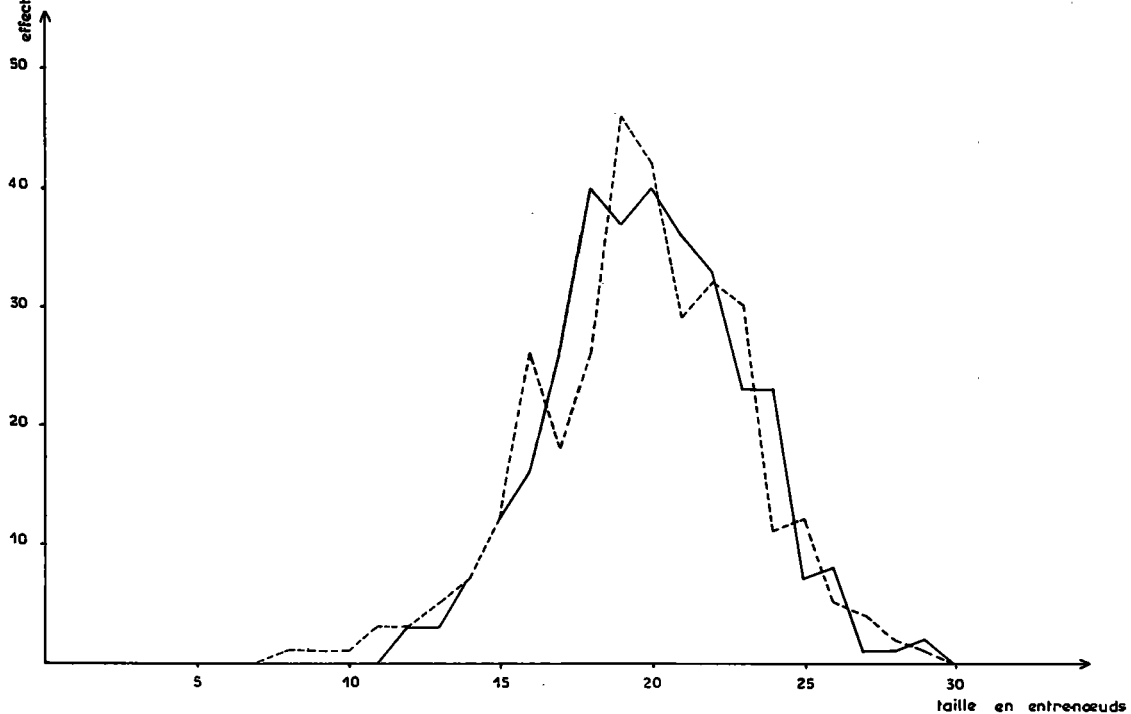
$$\bar{X} = 19,7$$

$$V = 11,9.$$

On voit que l'accord est bon et que l'amortissement $b = 0,97$ est satisfaisant (une valeur plus forte ou plus faible décentre rapidement le pic) (fig. 5).

Comme pour le clone 126, sur l'histogramme observé, il manque une demi-douzaine de branches ayant moins de douze entre-nœuds. Cette légère différence est facilement explicable par le fait que ces branches chétives sont tombées et ne peuvent figurer sur l'histogramme des données alors que la simulation les restitue.

Fig. 5. — Histogramme de la taille des rameaux morts et vivants sur le clone Robusta 182 à trente étages du sommet (simulation : - - - - ; observations : ———)



SIMULATION D'UN CAFÉIER PORTANT DES BRANCHES MORTES ET VIVANTES

On peut faire tracer des caféiers ayant les caractéristiques de viabilité et d'activité voulues, et en éliminant de plus les branches tombées du tracé en proportion. La chute des rameaux suit évidemment avec un certain décalage leur mortalité (fig. 6).

On constate qu'à 47 unités de dimension, 22 % des rameaux sont tombés, par conséquent, le décalage avec la mortalité est de $47 - 32 = 15$ unités, car à 32 unités la mortalité est justement de 22 %. La figure 6 montre, à la dimension 70, 12 caféiers ayant les mêmes caractéristiques de croissance que celles du Robusta 126 :

$P=0,9$; $b=0,97$; $W=1,3$; $G=4 \times 10^{-7} \times N^4$
et du Robusta 182 :

$$P = 0,95 ; b = \left(0,95 + \frac{N}{1000} \right) ;$$

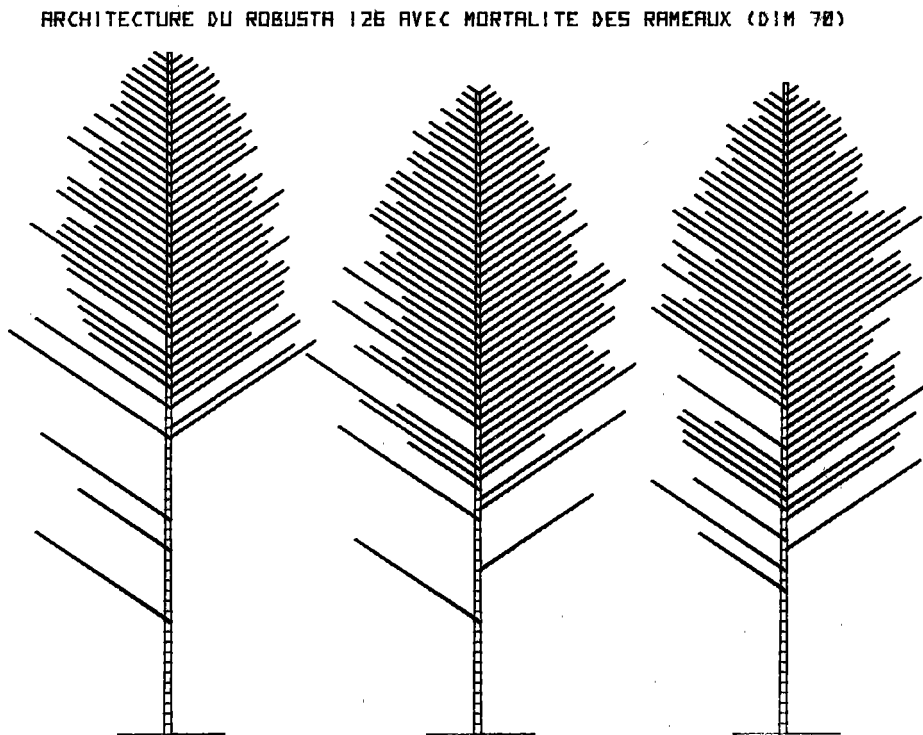
$$W = 1,2 ; G = 4 \times 10^{-9} \times N^{5,47}$$

Le fonctionnement des méristèmes (activité et viabilité) est conforme aux données expérimentales. On obtient alors des « caféiers aléatoires », qui ont le même comportement que celui observé en champ (les entre-nœuds ont ici une longueur constante).

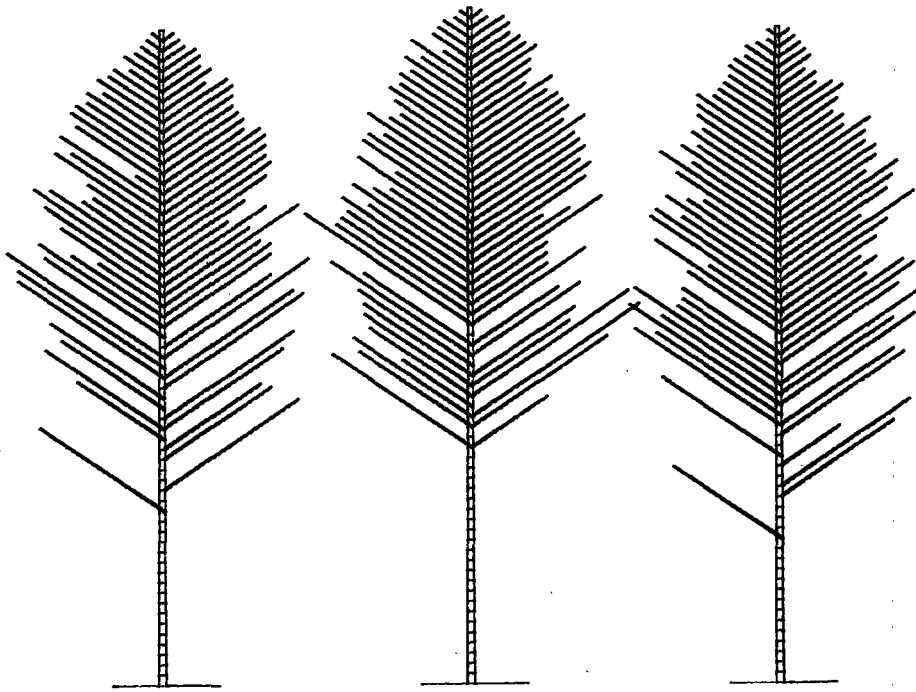
On notera que la mortalité et la chute des rameaux rendent la séparation du clone 182 du clone 126 moins évidente au premier coup d'œil. Le port « colonnaire » du clone 182 n'apparaît pas par suite de la chute des rameaux.

La principale différence réside surtout (à l'œil nu) dans le fait que le clone 182 se dégarnit plus rapidement que le clone 126 par élagage naturel. Ce résultat est une évidence en champ pour l'agronome.

Fig. 6. — Architecture des Robusta 126 (1 et 2) et 182 (3 et 4) avec mortalité des rameaux (DIM 70)

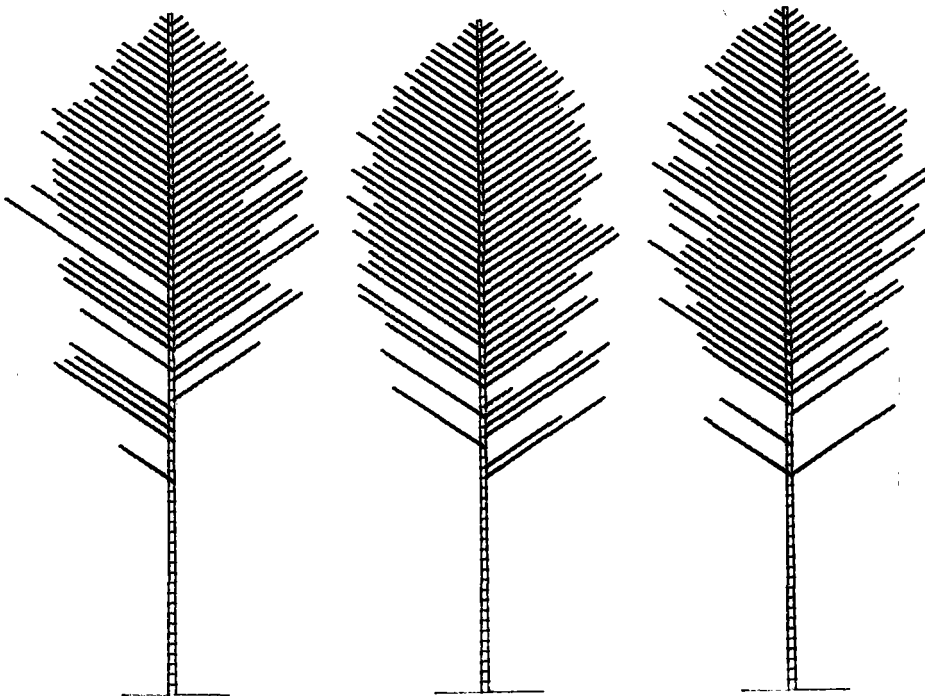


ARCHITECTURE DU ROBUSTA 126 AVEC MORTALITE DES RAMEAUX (DIM 70)

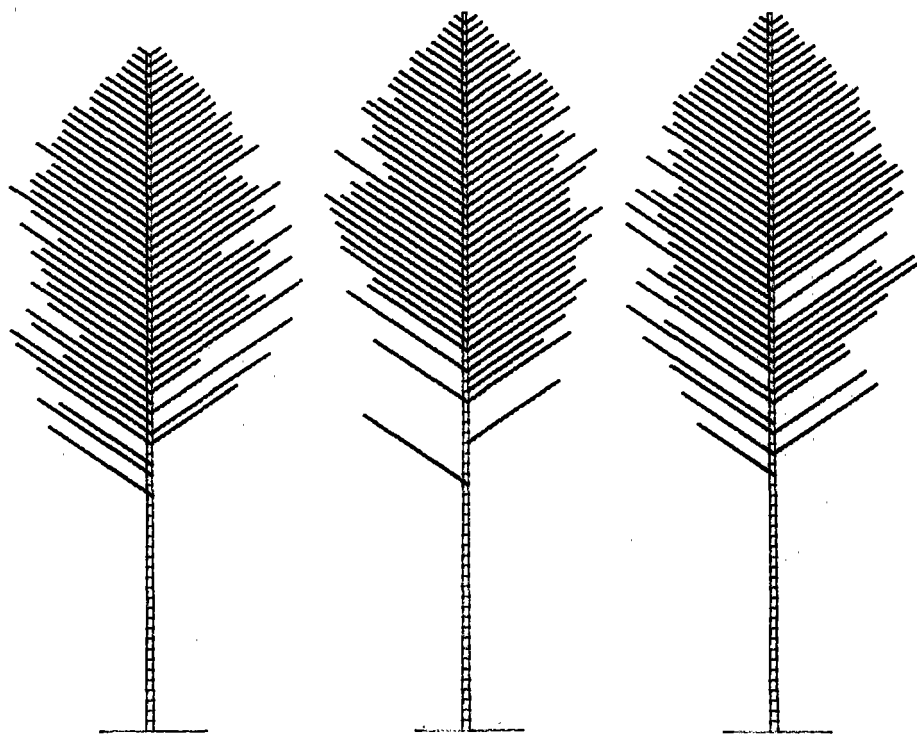


(2)

ARCHITECTURE DU ROBUSTA 182 AVEC MORTALITE DES RAMEAUX (DIM 70)



(3)



(4)

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'étude de la mortalité des méristèmes plagiotropes du caféier complète l'étude de leur fonctionnement, pour décrire l'architecture de l'arbre. En effet, un arbre donné est constitué d'un ensemble de parties vivantes et mortes. Les branches mortes finissent par tomber par le jeu de l'élagage naturel et contribuent ainsi à donner une forme caractéristique à l'architecture.

La notion de « modèle architectural » (Hallé, Oldeman, 1970) idéalise la forme réalisée par un végétal au cours de sa morphogenèse. Vu sous l'angle du présent travail, cela revient à donner aux probabilités d'état des méristèmes des séquences formées de « 0 » et « 1 » caractéristiques d'un modèle architectural donné.

Du point de vue du calcul des probabilités, on optimise la plante en définissant un arbre « certain ». Cette méthode permet d'étudier et de comparer les différents modèles architecturaux avec leurs variantes possibles.

Si l'on veut maintenant étudier l'architecture d'une plante particulière, on est amené à mesurer des valeurs de probabilité d'état dans le fonctionne-

ment des méristèmes. L'organigramme du fonctionnement demeure celui du modèle architectural concerné, mais les probabilités d'état des méristèmes sont comprises entre 0 et 1. Ceci restaure la variabilité naturelle observée, par les méthodes de simulation. On peut construire ainsi des arbres aléatoires à partir du fonctionnement des méristèmes, qui sont théoriquement issus de la même « urne » que celle des arbres naturels observés, qui ont servi à établir précisément les lois de fonctionnement.

Le cas du caféier Robusta permet de suivre d'une façon continue l'évolution des probabilités d'état de l'activité et de la mortalité des méristèmes plagiotropes. A chaque unité de dimension d'un méristème, on peut attribuer une activité et une viabilité. Ces deux notions suffisent pour recréer à n'importe quel âge les distributions des longueurs en entrenœuds des populations de rameaux vivantes et mortes en proportion.

Les deux clones Robusta analysés (126 et 182) montrent des lois de cumul de la mortalité typiquement sigmoïdes. Cependant, les rameaux du clone 182 ont une espérance de vie plus faible, ce qui fait

que le tronc se dégarnit plus rapidement. Les incidences de la mortalité des méristèmes sur l'équation du rendement sont importantes.

Il est évident que cette mortalité est caractéristique du mode cultural appliqué au caféier et notamment de la densité choisie (ici 1 300 pieds/ha). Les observations portant sur ces clones dans des stations différentes donnent des résultats comparables.

Si l'on change la densité de plantation, on modifiera parallèlement le fonctionnement des méristèmes. La méthode de mesure établie ici restera cependant la même.

C'est pourquoi une étude portant sur les modifications architecturales liées à la densité est en cours. Elle devrait permettre de déterminer la densité optimale pour avoir le maximum d'entre-nœuds formés à l'hectare par exemple.

Enfin, dans cette étude, la formation des axes plagiotropes secondaires est supposée nulle chez le caféier Robusta. L'étape suivante est l'intégration des processus de ramification dans la réalisation de l'architecture de l'arbre.

BIBLIOGRAPHIE

- BELL. — Rhizome organization in relation to vegetative spread in *Medeola virginiana*. *Journal of Arnold Arboretum* (Cambridge Mass.), vol. 55, 1974.
- BELL. — Computerized vegetative mobility in rhizomatous plants. Lindenmayer, Rosenberg ; North Holland Company (Amsterdam), 1976.
- CAVE (R.). — Expressions générales concernant la fiabilité de systèmes réparables. *Rev. Stat. Appl.* (Paris), vol. 16, n° 1, 1968.
- FISHER, HONDA. — Computer simulation of branching pattern and geometry in *Terminalia* (Combretaceae), a tropical tree. 1977.
- FRIJTERS, LINDENMAYER. — Paracladial systems. Lindenmayer, Rosenberg. North Holland Company (Amsterdam), 1976.
- HALLÉ, OLDEMAN. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson et Cie (Paris), 1970.
- HALLÉ, OLDEMAN, TOMLINSON. — Tropical trees and forests, an architectural analysis. Springer Verlag (Berlin), 1978.
- HONDA, FISHER. — Tree branch angle. Maximising effective leaf area. *Science*, vol. 199, 1978, p. 888-890.
- LUCK. — Elementary behavioural rules as a foundation for morphogenesis. *J. theor. Biol.* (Londres), 54, 1975, p. 23-24.
- MOENS. — Les bourgeons végétatifs et génératifs du *Coffea canephora* Pierre. Etude morphologique et morphogénétique. Institut Carnoy et Louvain, Lab. cyt. et bot., 15 déc. 1961, 244 p.
- MOENS. — Etude écologique du développement génératif et végétatif des bourgeons de *Coffea canephora* Pierre. *INEAC* (Bruxelles), série scientifique, n° 96, 1962, 103 p. 16 × 25.
- REFFYE (de). — Modélisation et simulation de la verse du caféier, à l'aide de la théorie de la résistance des matériaux. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XX, n° 4, oct.-déc. 1976, p. 251-272.
- REFFYE (de). — Modélisation de l'architecture des arbres tropicaux par des processus stochastiques. Thèse doctorat ès science n° 2193, Université de Paris-Sud (1979).
- REFFYE (de). — Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. I. Etude du fonctionnement des méristèmes et de la croissance des axes végétatifs. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXV, n° 2, avril-juin 1981, p. 83-104.
- REFFYE (de), SNOECK. — Modèle mathématique de base pour l'étude et la simulation de la croissance et de l'architecture du *Coffea robusta*. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XX, n° 1, janv.-mars 1976, p. 11-32.
- ROUANE. — Un modèle de la ramification de la croissance végétale en tant qu'image de la différenciation cellulaire. *C. R. Acad. Sc.* (Paris), t. 285, 26 sept. 1977.
- SNOECK, REFFYE (de). — Influence des engrais sur l'architecture et la croissance du caféier Robusta. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXIV, n° 4, oct.-déc. 1980, p. 259-266.
- REFFYE (Ph. de). — **Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. II. Etude de la mortalité des méristèmes plagiotropes.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXV, n° 4, oct.-déc. 1981, p. 219-230, 6 fig., 5 tabl., 17 réf.
- Après avoir donné la définition de la mortalité et de la viabilité d'un méristème pour une dimension donnée et établi les bases du calcul des relations entre la mortalité et la viabilité d'un méristème, l'auteur étudie la viabilité et la mortalité des méristèmes plagiotropes des clones Robusta 126 et 182, puis l'observation statistique des distributions des rameaux morts et vivants à 30-35 étages du sommet ainsi que la simulation de la population des branches à 30-35 étages du sommet et la simulation d'un caféier portant des branches mortes et vivantes.
- Le cas du caféier Robusta permet de suivre d'une façon continue l'évolution des probabilités d'état de l'activité et de la mortalité des méristèmes plagiotropes.
- Les deux clones Robusta analysés montrent des lois de cumul de la mortalité typiquement sigmoïdes : les rameaux du clone 182 ont une espérance de vie plus faible que ceux du clone 126.
- Il est à noter que la mortalité est caractéristique du mode cultural et notamment de la densité choisie et que des changements de densité de plantation entraînent des modifications dans le fonctionnement du méristème.
- REFFYE (Ph. de). — **Random mathematical model and simulation of growth and structure of the coffee tree Robusta. II. Study on the mortality of plagiotropic meristems.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXV, n° 4, oct.-déc. 1981, p. 219-230, 6 fig., 5 tabl., 17 réf.
- After having defined the mortality and viability of a meristem for a given dimension and established the bases for calculating relationships between the mortality and viability of a meristem, the author examines the viability and the mortality of plagiotropic meristems of 126 and 182 Robusta clones, followed by a statistical examination of the distribution of dead and living twigs at 30-35 levels from the top, as well as the simulation of the branch population at 30-35 levels from the top and the simulation of a coffee tree bearing both dead and living branches.
- The case of the Robusta coffee tree enables the changes in the probabilities of activity and mortality states of plagiotropic meristems to be followed continuously.
- The two Robusta clones analyzed revealed conformity with typically sigmoid mortality cumulation laws ; the twigs of clone 182 had a lower life expectancy than those of clone 126.
- It is to be noted that the mortality is characteristic of the cultural mode, in particular of the density chosen, and that changes in plantation density result in modifications in the functioning of the meristem.

REFFYE (Ph. de). — Aleatorisches mathematisches Modell und Simulierung des Wachstums und der Architektur des Kaffeebaums Robusta. II. Untersuchung der Sterblichkeit der plagiotropen Meristeme. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXV, n° 4, oct.-déc. 1981, p. 219-230, 6 fig., 5 tabl., 17 réf.

Nach der Definition der Sterblichkeit und der Lebensfähigkeit eines Meristems für eine gegebene Grösse und der Aufstellung der Berechnungsbasis der Beziehungen zwischen der Sterblichkeit und der Lebensfähigkeit eines Meristems untersucht der Autor die Lebensfähigkeit und die Sterblichkeit der plagiotropen Meristeme der Klone Robusta 126 und 182 und sodann die statistische Beobachtung der Verteilung der abgestorbenen und lebendigen Zweige bei 30-35 Stufen des Gipfels sowie das Simulieren der Populationen der Zweige bei 30-35 Stufen des Gipfels und das Simulieren eines abgestorbene und lebende Zweige tragenden Kaffeebaums.

Der Fall des Kaffeebaums Robusta erlaubt auf kontinuierliche Weise die Evolution der Wahrlichkeitszustände der Tätigkeit und der Sterblichkeit der plagiotropen Meristeme zu verfolgen.

Die beiden analysierten Klone Robusta zeigen typisch sigmoide Kumulierungsgesetze der Sterblichkeit; die Zweige des Klons 182 haben eine geringere Lebenserwartung als die des Klons 126.

Es ist zu bemerken dass die Sterblichkeit für die Kulturweise und besonders für die gewählte Dichte charakteristisch ist und dass Änderungen der Pflanzungsdichte Veränderungen bei der Wirkungsweise des Meristems bewirken.

REFFYE (Ph. de). — Modelo matemático aleatorio y simulación del crecimiento y de la estructura del cafeto Robusta. II. Estudio de la mortalidad de los meristemas plagiotropos. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXV, n° 4, oct.-déc. 1981, p. 219-230, 6 fig., 5 tabl., 17 réf.

Tras haber procedido a la definición de la mortalidad y de la viabilidad de un meristema para una dimensión determinada y establecido los fundamentos del cálculo de las relaciones entre la mortalidad y la viabilidad de un meristema, el autor estudia la viabilidad y la mortalidad de los meristemas plagiotropos de los clones Robusta 126 y 182, y acto seguido, la observación estadística de las distribuciones de las ramas muertas y vivas a 30-35 niveles de la cima, así como la simulación de la población de las ramas a 30-35 niveles de la cima y, asimismo, la simulación de un cafeto dotado de ramas muertas y vivas.

El caso del cafeto Robusta permite seguir de forma continua la evolución de las probabilidades de estados de la actividad y de la mortalidad de los meristemas plagiotropos.

Los dos clones Robusta analizados muestran las leyes acumulativas de la mortalidad típicamente sigmoideas. Las ramas del clon 182 tienen una esperanza de vida más reducida que aquellas del clon 126.

Cabe tener en cuenta que la mortalidad es característica del método de cultivo y, básicamente, de la densidad adoptada y, asimismo, que los cambios de densidad de plantación acarrear modificaciones en el funcionamiento del meristema.