



UNIVERSITE
JEAN LOROUGNON GUEDE

UFR AGROFORESTERIE

REPUBLIQUE DE CÔTE D'IVOIRE

Union-Discipline-Travail

Ministère de l'Enseignement Supérieur et
de la Recherche Scientifique

ANNEE : 2017-2018

N° D'ORDRE : 002

CANDIDAT

Nom : **OKOMA**

Prénoms : **MICHELLE PAMELAS**

THESE DE DOCTORAT

Mention : Agriculture et Foresterie Tropicale

**Spécialité : Génétique et Amélioration des
Plantes**

**Modélisation et identification de QTLs de
l'architecture et de la production de biomasse
chez six espèces de caféiers africains**

JURY

Président : Mme. TIDOU Abiba Sanogo épouse KONE, Professeur Titulaire,
Université Jean Lorougnon Guédé

Directeur : M. AKAFFOU Doffou Sélastique, Maître de Conférences, Université
Jean Lorougnon Guédé

Rapporteur : M. CILAS Christian, Directeur de Recherches, Centre de coopération
International en Recherche Agronomique pour le Développement

Examineur : M. OBOUAYEBA Samuel, Directeur de Recherches, Centre National
de Recherche Agronomique

Examineur : M. BARIMA Yao Sadaiou Sabas, Maître de Conférences, Université
Jean Lorougnon Guédé

Soutenu publiquement

le : 14 / 03 / 2019

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES	I
DÉDICACE.....	VI
AVANT-PROPOS	VII
REMERCIEMENTS	VIII
LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS	XI
LISTE DES TABLEAUX.....	XIII
LISTE DES FIGURES.....	XIV
LISTE DES ANNEXES.....	XVIII
INTRODUCTION.....	1
Première partie : GÉNÉRALITÉS	5
Chapitre 1 : GÉNÉRALITÉS SUR LES CAFÉIERS (<i>Coffea sp.</i>)	6
1 Présentation du caféier.....	7
2 Origine et répartition géographique.....	8
3 Culture et contraintes	10
4 Quelques espèces d'intérêt agronomique.....	11
4.1 <i>Coffea canephora</i> Pierre.....	11
4.2 <i>Coffea liberica</i> Hiern.....	13
4.3 <i>Coffea stenophylla</i>	15
4.4 <i>Coffea pseudozanguebariae</i>	15
4.5 <i>Coffea racemosa</i> Lour.....	17
5 Amélioration génétique de <i>Coffea canephora</i>	17
Chapitre 2 : CONCEPTS MÉTHODOLOGIQUES EN RECHERCHE DE LOCI DE TRAITS QUANTITATIFS	19
1 Choix de population.....	20
2 Cartographie génétique	20
2.1 Marqueurs moléculaires	20
2.2 Génotypage par séquençage	22
2.3 Importance des marqueurs moléculaires dans l'amélioration de <i>Coffea canephora</i>	22
Chapitre 3 : ARCHITECTURE DES VÉGÉTAUX	25
1 Éléments et concept de l'architecture	26
1.1 Modèle architectural.....	27
1.2 Unité architecturale	28

1.3	Notion d'âge physiologique, chronologique et ontogénique	28
1.3.1	Âge physiologique	28
1.3.2	Âge chronologique	29
1.3.3	Âge ontogénique	29
2	Modélisation de l'architecture des végétaux	29
2.1	Modèles structure-fonctions	29
2.2	Modèle GreenLab	29
2.3	Fonctionnement du modèle GreenLab	30
2.3.1	Modélisation du développement	30
2.3.1.1	Notion d'automate botanique	30
2.3.1.2	Création d'un processus de Bernoulli	31
2.3.1.3	Paramètres du développement	33
2.3.2	Modélisation de la croissance	36
2.3.2.1	Notion de pool commun	36
2.3.2.2	Notion de série organique	38
2.3.2.3	Paramètres de croissance	39
2.3.2.4	Calcul de biomasse produite	41
2.3.3	Simulation de l'architecture des plantes	44
2.3.3.1	Structure chronologique	44
2.3.3.2	Structure topologique	45
2.3.4	Quelques applications de GreenLab	45
2.4	Modélisation de l'architecture des caféiers	46
Deuxième partie : MATÉRIEL ET MÉTHODES		47
Chapitre 1 : MATÉRIEL		48
1	Site d'étude	49
2	Matériel végétal	49
Chapitre 2 : MÉTHODES		51
1	Mise en place des essais	52
2	Saisie et extraction des données	54
3	Description des espèces	56
4	Étude du développement	56
4.1	Calcul du phyllochrone	56
4.2	Calcul des paramètres de développement	56

4.2.1	Analyse des cimes et établissement du fichier cible	56
4.2.2	Simulation de l'architecture	57
5	Étude de la croissance	58
5.1	Établissement de relations d'allométrie entre les dimensions ou masse des organes frais et les masses sèches correspondantes	58
5.2	Estimation de la masse sèche des organes par les relations d'allométrie : mesures non destructives	59
5.3	Allométrie entre les puits des organes	60
5.4	Paramètres de l'environnement	60
5.5	Temps de fonctionnement et d'expansion	60
5.6	Constitution et analyse des séries organiques	60
5.7	Ajustement des paramètres	62
5.8	Simulation de la croissance	63
6	Implémentation du modèle GreenLab	63
7	Recherche des loci des caractères architecturaux et de production de biomasse	64
7.1	Caractérisation morphologique des plantes	64
7.1.1	Mesure d'entrenœuds et de feuilles	64
7.1.2	Mesures des fleurs, des fruits et des graines	64
7.2	Cartographie génétique	66
7.2.1	Extraction d'ADN	66
7.2.2	Génotypage par séquençage	66
7.2.3	Analyse des marqueurs SNP	67
7.2.4	Construction de la carte génétique	68
7.2.5	Recherche de QTLs	69
7.2.5.1	Analyse de la distribution des caractères morphologiques	69
7.2.5.2	Cartographie de QTLs	69
8	Analyse statistique des données	70
Troisième partie : RÉSULTATS ET DISCUSSION		71
Chapitre 1 : RÉSULTATS		72
1	Analyse exploratoire	73
1.1	Description des espèces	73
1.1.1	Hauteur, diamètre basal et masse surfacique des arbres	73
1.1.2	Entrenœud et feuilles	74
1.1.3	Évolution de la longueur des entrenœuds du tronc en fonction des espèces	76

1.1.4	Évolution du diamètre des entrenœuds du tronc en fonction des espèces.....	77
1.2	Analyse des caractères	78
1.2.1	Relations entre les caractères.....	78
1.2.2	Relation entre la hauteur et le diamètre à la base du tronc.....	79
1.2.3	Relation entre la hauteur et le nombre d'entrenœuds du tronc.....	80
1.2.4	Description des espèces.....	81
2	Développement architectural des caféiers.....	83
2.1	Évolution des paramètres de développement en fonction de l'âge	83
2.2	Développement des six espèces de caféier.....	85
2.2.1	Paramètres du développement.....	85
2.2.2	Simulation du développement	89
3	Croissance des caféiers	91
3.1	Estimation de la biomasse sèche des organes	91
3.1.1	Estimation de la biomasse sèche chez les individus de 4 ans	91
3.1.2	Généralisation des équations d'allométrie	93
3.2	Paramètres de croissance des six espèces de caféiers	94
3.2.1	Paramètres de fonctionnement et d'expansion des organes directement déterminés... ..	94
3.2.2	Ajustement des séries organiques.....	95
3.2.3	Paramètres de sortie de GreenLab.....	99
3.2.4	Evolution de l'Offre et de la Demande spécifique	101
3.2.5	Simulation de l'architecture des plantes.....	103
3.3	Analyse des paramètres de développement et de croissance	105
4	Identification de qtls des caractères architecturaux et de production	106
4.1	Caractérisation agromorphologique	106
4.1.1	Distribution des caractères	106
4.1.2	Analyse des relations entre caractères.....	110
4.2	Caractérisation génétique	111
4.2.1	Analyse des marqueurs.....	111
4.2.2	Cartographie génétique de la population.....	113
4.2.2.1	Construction de la carte	113
4.2.2.2	Étude de la relation entre la distance physique et la distance génétique	114
4.3	Cartographie des QTLs	115
4.3.1	Au niveau des entrenœuds.....	115

4.3.2	Au niveau des feuilles	115
4.3.3	Au niveau des fleurs	116
4.3.4	Au niveau des fruits.....	116
4.3.5	Au niveau des graines.....	116
Chapitre 2 : DISCUSSION		121
1	Architecture et croissance des espèces.....	122
2	Cartographie de QTLs.....	129
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....		135
RÉFÉRENCES.....		137
ANNEXES		i

DÉDICACE

A

Ma Mère : N'GBESSO Attawanon

AVANT-PROPOS

Ce travail a été effectué dans le cadre d'un projet de recherche intitulé : Modélisation de l'architecture et de la croissance des caféiers (MODELCAF). Il s'agit d'un projet « Jeunes Equipes Associées » à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD), financé entièrement par l'IRD. Trois Institutions Française (l'IRD, le Centre de coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD) et l'École Centrale Paris (ECP)) ont travaillé en étroite et forte collaboration aux côtés de l'Université Jean Lorougnon Guédé et du Centre National de Recherche Agronomique (CNRA). C'est le lieu de remercier sincèrement ses institutions, leurs Responsables, les Unités Mixtes de Recherche DIADE et AMAP respectivement de l'IRD et du CIRAD et le Laboratoire MAS de l'ECP, pour les financements et les commodités de travail mis à notre disposition.

Je voudrais témoigner ma reconnaissance à l'Agence Française de Développement (AFD) pour la bourse SCAC mise à ma disposition, pour l'analyse des données à Montpellier.

J'ai aussi bénéficié du soutien financier de l'Union Économique et Monétaire Ouest-Africaine (UEMOA) pour la formation et la recherche de l'excellence.

REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont d'abord à l'endroit de :

- Madame la Présidente de l'Université Jean Lorougnon Guédé, Professeur TIDOU Abiba Sanogo Epouse KONE, pour avoir autorisé mon inscription et pour avoir accepté de présider le jury de cette thèse ;
- Monsieur le Directeur Général du Centre National de Recherche Agronomique (CNRA), Dr YTE Wongbé, pour avoir autorisé mon accueil en stage au sein de la station de Divo.

Je voudrais que Dr KELI Jules, Mon « Papa », DREG (Directeur Régional) de la station CNRA de MAN, trouve ici l'expression de ma reconnaissance pour l'admiration et la confiance qu'il m'a portée, mais aussi pour ses encouragements.

Je remercie la Directrice de l'Unité de Formation et de Recherche (UFR) en Agroforesterie, Dr TRAORE Karidia, Maître de Conférences pour m'avoir accueillie au sein de son UFR.

Je suis redevable aux membres du projet MODELCAF : KONAN Olivier, KOUASSI Henri, POKOU Désiré, KAMAGATE Amadou et HAMON Serge pour leur contribution à la réalisation de ce travail.

Je tiens à remercier particulièrement :

- LETORT Véronique, pour sa disponibilité et sa contribution aux analyses mathématiques de cette Thèse ;
- HAMON Perla, qui malgré son emploi du temps chargé, a supervisé le volet génétique de ce travail et surtout pour ses conseils ;
- SABATIER Sylvie, pour avoir accepté d'encadrer cette thèse sans connaître d'avance l'étudiante ; les débuts ont été difficiles, mais les travaux ont pu être achevés grâce à sa patience ;
- LEGNATE Hyacinte, pour avoir supervisé tous les travaux de terrain et aussi pour l'affection paternelle portée à mon endroit ;
- AKAFFOU Doffou Sélastique, promoteur et encadrant de cette thèse, pour m'avoir aidé à avoir confiance en moi ; j'ai débuté ce travail avec beaucoup de lacunes, mais grâce à sa rigueur scientifique et sa passion pour l'innovation dans la recherche, j'ai fini par entrer un tout petit peu dans la vision qu'il avait pour moi.

Je tiens à associer à ces remerciements, le Professeur émérite DE REFFYE Philippe. Au début, j'ai cru que l'attention particulière portée à mon endroit venait du fait que j'utilise son modèle. Mais, j'ai fini par comprendre qu'en plus d'aimer le travail il est philanthrope.

Je voudrais dire ma reconnaissance aux membres du jury pour leurs critiques et suggestions qui permettront de produire un mémoire compréhensible et accessible à tous.

Je voudrais reconnaître la Grandeur du Professeur ZORO Bi Irie qui malgré tout, a accepté que je fasse l'extraction d'ADN dans son Laboratoire (Laboratoire d'Amélioration Génétique de l'Université Nangui Abrogoua).

Je remercie Dr AYOLIE Koutoua et Dr CILAS Christian qui ont accepté d'instruire cette thèse, et pour le temps et l'intérêt qu'ils ont dédiés à l'évaluation de ce travail. Je tiens aussi à remercier Dr OBOUAYEBA Samuel et Dr BARIMA Yao Sadaïou Sabas, pour avoir accepté sans hésitation d'apporter leur contribution à cette thèse en tant qu'examineurs.

Aux Docteurs N'DIAYE Amidou et MEBAREK Amara, je voudrais dire grand merci, car ils ont été les médecins qui ont guéri la maladie de mes analyses de données génétiques, quand j'étais en phase terminale ; c'est à dire prête à abandonner.

La prise des données de terrain a été faite à la station du CNRA de Divo. Je tiens à remercier Dr KONE Bouaké, Directeur de cette station, pour son soutien.

Je voudrais exprimer ma gratitude à toute l'équipe de recherche et de production de la dite station, en particulier, ceux du Sous-Programme Café, pour leur disponibilité et les heures supplémentaires sacrifiées.

Au « Papa » de tous les stagiaires de la station de Divo, AIDARA Sekou, je voudrais dire infiniment merci pour son rôle de « Père » et d'encadrant.

J'ai une pensée pour mes collègues Doctorants qui sont devenus mes frères : TREBISSOU Caudou, GNAPI Diane, OUATTARA Mahaman et OUATTARA Yaya, pour l'affection qu'ils m'ont toujours portée.

À mes Sœurs GUIRAUD Brigitte et PITOU Euloge, je ne trouve pas de mots pour exprimer ma reconnaissance. Elles sont intervenues dans tous les aspects de cette Thèse. Elles savent calmer le « gros cœur » que j'ai ; puisse Dieu leur rendre au centuple tout ce qu'elles ont fait pour moi.

Ma gratitude va aussi à AKAFFOU Marie-Ange, qui de façon très fraternelle, n'hésitait pas à se rendre disponible pour m'aider.

Je profite de l'occasion pour exprimer ce que je n'arrive pas à dire à Juliette N'TAPKE Kablan : « Tu m'as montré qu'on peut aimer sans condition ». Merci Maman, pour tout!

Enfin, je voudrais remercier tous les membres de ma famille pour leur soutien (je ne cite pas les noms de peur de remplir 3 pages).

LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS

ACP :	Analyse en Composantes Principales
ADN :	Acide DesoxyriboNucléique
AFLP :	Polymorphismes de longueur des fragments de restriction ou Amplified Fragment Length Polymorphism
AMAP :	Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes
ANOVA :	Analyse de variance ou Analysis of variance
BAC :	Chromosomes bactériens artificiels ou Bacterial Artificial Chromosomes
CCC :	Conseil Café Cacao
CIRAD :	Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement
CNRA :	Centre National de Recherche Agronomique
cM :	Centimorgan
EST :	Marqueur de séquence exprimée ou Expressed Sequence Tag
FAO:	Organisation pour l'alimentation et l'agriculture ou Food and Agriculture Organization
FSPM :	Modèles structure- fonction des plantes ou Functional-Structural Plant Models
GBS :	Genotypage par séquençage ou Genotyping By Sequencing
GM :	Modèles géométriques ou Geometrical models
ICO :	Organisation internationale du café ou International Coffee Organization
INRA :	Institut National de la Recherche Agronomique
IRD :	Institut de Recherche pour le Développement
LIAMA :	Laboratoire d'Informatique d'Automatique et de Mathématiques Appliquées
LMA :	Masse surfacique ou Leaf mass per area
LOD :	Logarithme des probabilités ou Logarithm Of Odds
MTG :	Graphe multi-échelle des arbres ou Multiscale Trees Graph
MS :	Matière Sèche
NGS :	Séquençage nouvelle génération ou Next-Generation sequencing
PBM :	Modèles des processus de base ou Process-based models
PCR :	Amplification en chaîne par polymérase ou Polymerase Chain Reaction
QTLs :	Loci de Traits Quantitatifs
RAPD :	Polymorphisme du nombre et de la longueur des fragments d'ADN amplifiés ou Random Amplified Polymorphic DNA

RFLP : Polymorphismes de longueur des fragments de restriction ou Restriction Fragment Length Polymorphism

SNP : Polymorphisme d'un seul nucléotide ou Single Nucleotide Polymorphisme

SSR : Séquence répétées en tandem ou Single Sequence Repeat

UMR : Unité Mixte de Recherche

LISTE DES TABLEAUX

	Pages
Tableau I : Table de correspondance entre la valeur de significativité du test de χ^2 et l'interprétation de la conformité de la ségrégation des marqueurs chez la descendance vis-à-vis des lois de Mendel.....	67
Tableau II : Description et comparaison des critères des espèces à deux ans.....	73
Tableau III : Description et comparaison des critères des espèces en fonction du type d'axes à deux ans.....	75
Tableau IV : Matrice de corrélation entre huit variables mesurées chez les espèces.....	78
Tableau V : Paramètres de développement des espèces estimés avec Gloups-Dev.....	86
Tableau VI : Paramètres d'entrée du modèle des six espèces.....	94
Tableau VII : Paramètres de croissance estimés avec le programme Gloups-Gro	100
Tableau VIII : Matrice de corrélation entre 15 variables mesurées sur la population de <i>Coffea canephora</i>	110
Tableau IX : Caractéristiques de la carte génétique de <i>Coffea canephora</i>	113
Tableau X : Caractéristiques des QTLs détectés par cartographie par intervalle composite (CIM)	117

LISTE DES FIGURES

	Pages
.....	
Figure 1 : Carte de la répartition géographique des caféiers.....	9
Figure 2 : Jeune plant de <i>Coffea canephora</i>	12
Figure 3 : Groupes et sous-groupes de diversité génétique au sein de <i>Coffea canephora</i>	12
Figure 4 : Jeune plant de <i>Coffea liberica</i> var. <i>dewevrei</i>	14
Figure 5 : Jeune plant de <i>Coffea liberica</i> var. <i>liberica</i>	14
Figure 6 : Jeune plant de <i>Coffea stenophylla</i>	16
Figure 7 : Jeune plant de <i>Coffea pseudozanguebariae</i>	16
Figure 8 : Plant de <i>Coffea racemosa</i>	18
Figure 9 : Illustration d'une substitution ponctuelle, SNP entre les séquences de l'ADN 1 et 2	21
Figure 10 : Schéma du méristème apical (a) et de la tige feuillée (b).....	26
Figure 11 : Schéma du modèle architectural de Roux.....	28
Figure 12 : Construction d'un axe végétatif à développement continu avec différents types de phytomères	31
Figure 13 : Schéma du processus de renouvellement	32
Figure 14 : Schéma explicatif de la méthode de calcul des paramètres b1, b2 et w	34
Figure 15 : Variabilité de l'intensité de ramification à partir de la base d'un caféier.....	35
Figure 16 : Organigramme de la construction d'une plante par le modèle dynamique Greenlab	37
Figure 17 : Séries organiques (feuilles et entrenœuds) des branches de caféiers.....	38
Figure 18 : Ajustement de loi bêta observée (ligne tiret) pendant l'accroissement en poids et la loi bêta simulée (ligne pleine) chez la tomate	42
Figure 19 : Simulations stochastiques d'un caféier de paramètre $p=0.8$; $b=0.8$; $w=0.8$	45
Figure 20 : Fruits mûrs (a), semis de graines (b) et plantule repiquée (c) de <i>Coffea canephora</i>	53
Figure 21 : Dispositif expérimental (a) et Parcelle expérimentale (b).....	53
Figure 22 : Organisation d'un fichier MTG pour l'extraction des données.....	55
Figure 23 : Fichier cible de 7 arbres lu par Gloups_devA	57
Figure 24 : Feuille (a) et entrenœuds (b) de <i>Coffea liberica</i> var. <i>dewevrei</i>	59
Figure 25 : Fichier cible lu par Gloups_groA (série organique des feuilles).....	61
Figure 26 : Méthode d'ajustement des paramètres dans le modèle GreenLab.....	62

Figure 27 : Boutons floraux au stade chandelle(a), fruits noués (b) et fruits matures (c) de <i>coffea canephora</i>	65
Figure 28 : Graines de <i>Coffea canephora</i>	65
Figure 29 : Gel d'agarose montrant les bandes d'ADN de <i>Coffea canephora</i>	66
Figure 30 : Évolution de la longueur des entrenœuds de la base au sommet du tronc en fonction des espèces à un an.....	76
Figure 31 : Évolution de la longueur des entrenœuds de la base au sommet du tronc en fonction des espèces à deux ans	76
Figure 32 : Évolution du diamètre des entrenœuds de la base au sommet du tronc en fonction des espèces à un an.....	77
Figure 33 : Évolution du diamètre des entrenœuds de la base au sommet du tronc en fonction des espèces à deux ans	77
Figure 34 : Représentation de la hauteur totale en fonction du diamètre basal des espèces à un an	79
Figure 35 : Représentation de la hauteur totale en fonction du diamètre basal des espèces à deux ans.....	79
Figure 36 : Représentation de la hauteur totale en fonction du nombre d'entrenœuds du tronc des espèces à un an.....	80
Figure 37 : Représentation de la hauteur totale en fonction du nombre d'entrenœuds du tronc des espèces à deux ans	80
Figure 38 : Projection des caractères mesurés dans le plan 1-2 révélé à partir de l'ACP en fonction du type d'axe.....	82
Figure 39 : Projection des espèces dans le plan 1-2 révélé par l'ACP en fonction du type d'axe	82
Figure 40 : Paramètres de développement des espèces à un an et à deux ans.....	84
Figure 41 : Évolution de l'intensité de ramification (a) ; du nombre d'entrenœuds des branches (b) le long de la tige chez CAN, DEW et LIB	87
Figure 42 : Évolution de l'intensité de ramification (a) ; du nombre d'entrenœuds des branches (b) le long de la tige chez STE, PSE et RAC	88
Figure 43 : Structure de trois individus de CAN, DEW et LIB	89
Figure 44 : Structure de trois individus de STE, PSE et RAC	90
Figure 45 : Régression linéaire entre la masse sèche de l'entrenœud et son volume (a) et, entre la masse sèche de la feuille et le produit de sa longueur par sa largeur (b) chez CAN, DEW et LIB	91

Figure 46 : Relation entre la masse sèche observée des entrenœuds de CAN, DEW et LIB et la masse sèche estimée par l'équation $\text{masse} = 0,7 \text{ volume}$	92
Figure 47 : Relation entre la masse sèche observée des feuilles de CAN, DEW et LIB et la masse sèche estimée par l'équation $\text{masse} = 0,007 \text{ longueur} \times \text{largeur}^{1,02}$	92
Figure 48 : Relation entre la masse sèche observée des entrenœuds de CAN, DEW, LIB, STE, PSE et RAC et la masse sèche estimée par l'équation $\text{masse} = 0,7 \text{ volume}$	93
Figure 49 : Relation entre la masse sèche observée des feuilles de CAN, DEW, LIB, STE, PSE et RAC et la masse sèche estimée par l'équation $\text{masse} = 0,007 \text{ longueur} \times \text{largeur}^{1,02}$	93
Figure 50 : Ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges (bleu) et des branches (vert) de <i>Coffea canephora</i>	95
Figure 51 : Ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges et des branches de <i>Coffea liberica</i> var. <i>dewevrei</i>	96
Figure 52 : Ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges et des branches de <i>Coffea liberica</i> var. <i>liberica</i>	96
Figure 53 : Ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges et des branches de <i>Coffea stenophylla</i>	97
Figure 54 : Ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges et des branches de <i>Coffea pseudozanguebariae</i>	97
Figure 55 : Ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges, des branches et des branchettes de <i>Coffea racemosa</i>	98
Figure 56 : Évolution du rapport Q/D en fonction du nombre de cycle de développement des espèces.....	101
Figure 57 : Évolution de la biomasse (Q), de la demande (D) et du rapport de l'offre sur la demande (Q/D) en fonction du cycle de développement (Cycle) chez CAN (a), DEW (b), LIB (c), STE (d), PSE (e) et RAC (f)	102
Figure 58 : Plants de 2 ans observés et simulés de CAN, DEW et LIB.....	103
Figure 59 : Plants de 2 ans observés et simulés de STE, PSE et RAC	104
Figure 60 : Projection des espèces en fonction des paramètres de développement et de croissance dans le plan 1-2 révélé par l'ACP.....	105
Figure 61 : Distribution des caractéristiques des entrenœuds de <i>Coffea canephora</i>	106
Figure 62 : Distribution des caractéristiques des feuilles de <i>Coffea canephora</i>	107
Figure 63 : Distribution des caractéristiques des fleurs et des fruits de <i>Coffea canephora</i> ...	108
Figure 64 : Distribution des caractéristiques des graines de <i>Coffea canephora</i>	109
Figure 65 : Distribution des marqueurs SNP sur les chromosomes	111

Figure 66 : Ségrégation des marqueurs SNP dans la population de <i>Coffea canephora</i>	112
Figure 67 : Distribution physique des marqueurs à 5 et 1% de distorsion sur les chromosomes	112
Figure 68: Détail du chromosome S10 avec le centromère en position sub-métacentrique (a) et relation entre distance génétique et distance physique des marqueurs SNP situés sur le groupe de liaison 3 (b).....	114
Figure 69 : Localisation des QTLs sur les chromosomes 1 et 2.....	118
Figure 70 : Localisation des QTLs sur les chromosomes 3, 4, 5 et 6.....	119
Figure 71 : Localisation des QTLs sur les chromosomes 7, 10 et 11.....	120

LISTE DES ANNEXES

	Pages
Annexe 1 : Description et comparaison des plantes entières	i
Annexe 2 : Description et comparaison des espèces en fonction du type d'axe	i
Annexe 3 : Matrice des valeurs propres et corrélations entre les variables descriptives et les composantes principales révélés par l'ACP des six espèces	ii
Annexe 4 : Matrice des valeurs propres et corrélations entre les paramètres de GreenLab et les composantes principales révélés par l'ACP des six espèces	ii
Annexe 5 : Valeurs moyennes de 15 caractères morphologiques mesurés sur la population de <i>Coffea canephora</i>	iii
Annexe 6 : Distribution des marqueurs SNP sur les chromosomes	iii
Annexe 7 : Publication	iii

INTRODUCTION

L'importance du café dans le monde est incontestable. C'est, en effet, le produit le plus commercialisé après le pétrole (ICO, 2015). La culture du café représente un enjeu économique majeur pour les 70 pays producteurs de toute la zone intertropicale humide (IRD, 2010 ; ICO, 2015). Elle constitue le gagne-pain pour environ 25 millions de familles rurales, soit au moins 120 millions de personnes (avec 50 % de femmes). À cela, il faut ajouter les millions de personnes qu'emploient les autres secteurs de la chaîne de production (de la culture à la transformation) du café (Van Der Vossen, 2016).

Sa boisson est consommée par des millions de personnes surtout en Europe et en Amérique du Nord où elle est appréciée par plus de 80 % de la population (Van Der Vossen, 2016). En plus de sa saveur, le café procure un effet stimulant et de relaxation aux consommateurs. Le café présente donc un enjeu économique important pour les pays producteurs tel que la Côte d'Ivoire dont la production concerne pratiquement l'espèce *Coffea canephora*.

Le café a longtemps été un pilier économique pour la Côte d'Ivoire. Jusqu'à la fin des années 70, ce pays était le troisième producteur mondial et le premier producteur africain (Faostat, 2019). Mais, la production ivoirienne de café qui était d'environ 300 000 t en 1979, a progressivement baissé jusqu'à atteindre 103 000 t en 2017 (Faostat, 2019). La Côte d'Ivoire ne fait donc plus partie des 10 premiers producteurs mondiaux. Les premières causes de cette baisse de production sont : la chute du prix sur le marché international, le délaissement de la caféiculture au profit d'autres cultures plus rentables comme l'hévéa et le palmier à huile, le vieillissement du verger et la forte pression parasitaire. À celles-ci viennent s'ajouter le faible niveau d'utilisation du matériel végétal sélectionné et la crise socio-politique débuté en 2002. Pourtant, la caféiculture continue de jouer un rôle important dans l'économie ivoirienne. En effet, elle procure à l'ensemble des producteurs, un revenu moyen annuel d'environ 70 Milliards de FCFA/an (CCC, 2016).

Face à cette situation, le gouvernement ivoirien a initié un programme de relance caféière qui vise à redynamiser ce secteur par la création de nouvelles valeurs ajoutées (café terroir) aux produits d'exportation (CCC, 2016). La Côte d'Ivoire compte retrouver sa place de leader en matière de production. La relance caféière a pour principal objectif d'augmenter la productivité et la qualité du café ivoirien. Cette amélioration ne peut se faire sans la prise en compte des facteurs qui y interviennent. Parmi ces facteurs, l'architecture du caféier est de plus en plus prise compte (Leroy *et al.*, 1991 ; Leroy, 1993 ; Montagnon, 2000 ; Cilas *et al.*, 2006). Les caractères morphologiques considérés comme critères de sélection majeurs sont : le nombre, la

longueur et la position des branches, le nombre d'entrenœuds des branches et leur longueur, la persistance des branches, le nombre de fleurs par nœud (Leroy *et al.*, 1991 ; Leroy, 1993 ; Montagnon, 2000). En effet, ces auteurs ont montré que certains de ces traits présentaient une forte héritabilité et étaient par ailleurs significativement corrélés au rendement. Ces caractères permettent de sélectionner les nouveaux idéotypes de caféiers. Ainsi, leur prise en compte dans l'analyse architecturale des caféiers constituent une priorité dans le programme de la relance caféière en Côte d'Ivoire.

L'architecture d'une plante est le résultat de la nature et de l'arrangement particulier de ses différentes parties à un moment donné de son existence. Le but de l'analyse architecturale est, au moyen de l'observation ou de l'expérimentation, d'identifier et de comprendre les processus endogènes et de les séparer de la plasticité de leur expression résultant d'influences externes (Barthélémy & Caraglio 2007). En utilisant plusieurs marqueurs morphologiques, en considérant la plante dans son ensemble et son évolution au cours de la vie (de la germination à la mort) ou ontogénie, l'analyse architecturale devient une approche détaillée, multiniveau, complète et dynamique du développement et de la croissance des plantes (Barthélémy & Caraglio 2007). En effet, le développement structural de la plante est lié à l'organogénèse et la croissance, à la biomasse produite et allouée à ces organes. Cette biomasse donne aux organes leurs dimensions et leurs volumes. L'architecture détermine la stabilité physiologique (Pearcy *et al.*, 2005, James *et al.*, 2006) d'où la capacité de la plante à capter les ressources du milieu. Elle est donc un facteur indispensable de la productivité de la plante (De Reffye, 1979 ; Sakamoto & Matsuoka 2004 ; Cilas *et al.*, 2006 ; Rosati *et al.*, 2013). L'amélioration de la productivité des cultures étant un des objectifs de la recherche en agronomie, l'analyse architecturale revêt aujourd'hui un intérêt certain.

De nombreux modèles mathématiques, à partir de l'analyse architecturale, calculent les paramètres de développement et de croissance des plantes. En effet, la modélisation de la morphogénèse des végétaux est devenue une approche incontournable en recherche agronomique (Fourcaud *et al.*, 2008 ; De Reffye, 2009) ; c'est l'expression des phénomènes biologiques sous forme d'équations mathématiques (Yan *et al.*, 2004). Cette discipline a pour but de prédire les récoltes du point de vue quantitatif, d'optimiser les itinéraires culturaux et de réduire la durée des expérimentations sur le terrain (De Reffye, 2009). Ainsi, divers modèles agronomiques et écophysologiques (Process Based Models, PBM) ont été développés (Dayan *et al.*, 2004). Ils calculent la biomasse produite par un peuplement végétal et sa répartition dans les compartiments d'organes sous l'action de la photosynthèse. Ils ont pour rôle de répondre aux questions agronomiques. Mais, ces modèles rendent compte de la production au mètre carré

des cultures sans tenir compte de l'architecture ; ce qui engendre un manque d'information précise sur l'individu. De plus, la plupart de ces modèles sont spécifiques. Par exemple, TOMGRO est un modèle de croissance adapté à la tomate (Dayan *et al.*, 2004) et GOSSYM a été conçu pour modéliser la croissance du cotonnier (Baker *et al.*, 1983).

Parallèlement, ont été développés les modèles géométriques (Geometrical Models, GM). Dans ces derniers, les organes produits par les méristèmes sont placés correctement dans la structure de la plante sur l'image tridimensionnelle résultant de la simulation de l'architecture végétale. Les GM ont pour rôle de représenter la structure spatiale de l'arbre et son développement dans l'espace. Ils sont statiques et se basent sur la description botanique (Mathieu, 2006). Les L-systèmes qui sont des systèmes capables de reproduire le développement des méristèmes (De Reffye *et al.*, 2010) et le AMAPsim qui permet de simuler l'architecture via la modélisation stochastique de la croissance des axes (De Reffye *et al.*, 2012) sont deux exemples de modèles géométriques.

La synchronisation des deux approches a donné naissance aux Modèles Structure-Fonction (Mathieu, 2006). Les Modèles Structure-Fonction (FSPM) cumulent donc l'écophysiologie, le développement et la croissance des plantes (De Reffye *et al.*, 2012 ; Mathieu *et al.*, 2012). Ils ont pour principe, de modéliser l'architecture et la production végétale (Mathieu, 2006). Selon Yang & Hwa (2008), l'architecture d'une plante joue un rôle déterminant dans trois aspects de la productivité agronomique : l'adaptabilité à la culture, l'indice de récolte et le rendement potentiel.

Le modèle GreenLab est un FSPM (Fonctional-Structural Plant Models) qui explique le fonctionnement des méristèmes à l'origine du développement des axes et les relations source-puits qui produisent l'expansion des organes ; car la croissance de la plante résulte de ces deux processus (De Reffye & Jaeger, 2013). La source étant la quantité totale d'éléments photosynthétiques disponibles et le puits (demande) correspond à la quantité de carbone nécessaire pour la formation et le maintien de l'organe. Ces deux paramètres ne sont pas observables directement.

De nombreux travaux de modélisation des productions végétales à partir du modèle GreenLab ont été effectués (Letort *et al.*, 2008 ; Mathieu *et al.*, 2012 ; etc.). Ainsi, la calibration du modèle a été réalisée chez plusieurs cultures dont le concombre, le riz, le maïs (Guo *et al.*, 2006 ; Ma *et al.*, 2007, Ma *et al.*, 2008), le blé (Kang *et al.*, 2008), la tomate (Dong *et al.*, 2008, Kang *et al.*, 2011), le tournesol et la betterave (De Reffye, 2009 ; De Reffye *et al.*, 2018). Cependant, la calibration totale du modèle GreenLab n'a pas encore été réalisée chez les caféiers, notamment

chez *Coffea canephora*. Andrianasolo (2012) a fait une étude combinée des diversités génétiques et architecturales des caféiers malgaches. Il en est de même des travaux de Ouattara (2013) sur cinq espèces d'origine africaine. Ces deux travaux ont porté sur des plants juvéniles (moins de deux ans) confinés dans des pots en pépinière. Ils ont donc proposés de nouvelles expérimentations sous des conditions naturelles ou d'appoint. Par ailleurs, Ils ont conclu que le modèle GreenLab est un outil d'aide à la compréhension, la simulation, la prévision du développement et de la croissance des plantes en interaction avec leur environnement. De plus, selon Andrianasolo (2012), l'intégration des paramètres génétiques dans GreenLab permettrait de le rendre plus performant en conditions réelles.

L'analyse de plantes de caféiers adultes en champ et en production via le modèle GreenLab n'a pas encore été entreprise. Par ailleurs, les Loci de Traits Quantitatifs (QTLs) des paramètres architecturaux du modèle et des paramètres impliqués dans la sélection variétale du caféier ne sont pas connus.

L'objectif général de cette étude est de contribuer à l'amélioration de la productivité du caféier par la modélisation de son architecture. Deux objectifs spécifiques y sont attachés :

- Déterminer les paramètres de développement et de croissance qui caractérisent les caféiers ;
- Déterminer les loci qui gouvernent les caractères quantitatifs d'architecture et de production de biomasse.

Outre l'introduction, la conclusion et les perspectives, le présent mémoire s'articule autour de trois parties :

- la première partie est une analyse bibliographique qui fait une présentation générale des caféiers et du modèle GreenLab ; dans cette partie, des informations sur les espèces étudiées seront données, une synthèse des travaux sur la cartographie de *Coffea canephora* sera faite puis, les concepts et principes fondant la calibration de GreenLab y seront définis ;
- la deuxième et la troisième partie exposent respectivement les expérimentations réalisées, les résultats obtenus et la discussion.

Première partie : GÉNÉRALITÉS

Chapitre 1 : GÉNÉRALITÉS SUR LES CAFÉIERS

(Coffea sp.)

1 Présentation du caféier

Se présentant sous la forme d'arbustes ou d'arbres, les caféiers appartiennent à la famille des Rubiacées et au genre *Coffea*. À ce jour, 139 espèces ont été recensées (Couturon *et al.*, 2016) si les *Psilanthus* sont inclus comme le préconise Davis *et al.* (2011). Ce sont le plus souvent des plantes pérennes de 1 à 4 m de haut. La tige est érigée et verticale. Les feuilles de couleur verte, sont simples, opposées deux à deux, décussées et à stipule souvent bien développée. Chaque nœud porte une paire de feuilles à l'aisselle desquelles peuvent apparaître des branches. Les branches sont opposées deux à deux en direction horizontale et portent également des nœuds florifères qui représentent les sites fructifères potentiels.

Les fleurs hermaphrodites sont groupées en inflorescences de type « cymes » sur les rameaux à l'aisselle des feuilles. L'induction florale qui aboutit à la formation des boutons floraux a lieu pendant la saison sèche puis cette étape est achevée lorsque survient une pluie d'au moins cinq millimètres déclenchant la floraison (Louarn, 1992). Les fruits communément appelés « cerises », sont des drupes de forme sub-globuleuse dont la couleur, à maturité, varie en fonction des espèces. Chaque fruit possède normalement deux graines accolées par leurs faces planes. Les graines sont caractérisées par la présence d'un sillon plus ou moins invaginé dans la face ventrale (Louarn, 1992).

Les caféiers sont auto-incompatibles à l'exception de *Coffea arabica*, de *C. heterocalyx* (Coulibaly, 2002) et de *C. anthonyi* (Stoffelen *et al.*, 2009). La pollinisation peut être manuelle mais elle est naturellement assurée par le vent et les insectes.

Les caféiers peuvent être multipliés par voie végétative (bouturage, greffage) ou par voie sexuée (semi de graine). Le cycle de développement, de graine à graine, est d'environ 4 ans pouvant être réduit à 2 ans pour les matériels qui fructifient rapidement (Louarn, 1992).

Tous les caféiers sont diploïdes excepté *C. arabica* qui est allotétraploïde (Carvalho, 1952 ; Grassias & Kammacher, 1975 ; Berthaud & Charrier, 1988).

2 Origine et répartition géographique

Les premiers groupes de caféiers définis par Chevalier (1947) ont été confirmés par les travaux de White (1979), Berthaud (1986), Louarn (1992) et Cros (1994). Ce sont, d'une part, les caféiers d'Afrique continentale classés en trois groupes biogéographiques : les groupes d'Afrique de l'Ouest, d'Afrique du Centre et d'Afrique de l'Est. D'autre part, les caféiers malgaches et ceux des îles mascareignes forment un autre groupe caractérisé par l'absence de caféine et nommé *Mascarocoffea* par Chevalier (1938).

Plusieurs chercheurs ont essayé de définir plus clairement les relations phylogénétiques au sein du genre *Coffea*. Les travaux de Maurin *et al.* (2007), Anthony *et al.* (2010), Davis *et al.* (2011), Nowak *et al.* (2012) et Razafinarivo *et al.* (2013) n'ont pas permis de les résoudre même si une structuration géographique partielle a été observée. Cependant, Davis *et al.* (2011) en augmentant le nombre d'espèces du genre *Psilanthus* et en dépit de l'absence de résolution de l'arbre phylogénétique obtenu, conclurent à l'intégration des *Psilanthus* dans le genre *Coffea*. Ainsi, ce genre couvrant uniquement l'Afrique tropicale, Madagascar, l'archipel des Comores, les îles Maurice et de la Réunion, s'étend à présent jusqu'en Asie tropicale et du Sud-Est, et au Nord de l'Australie (Figure 1). Par ailleurs, Nowak *et al.* (2012) ont fait une réorganisation géographique de tous les caféiers africains en deux clades. Les dernières études ont été celles de Hamon *et al.* (2017), qui ont indiqué une origine soit africaine ou asiatique des caféiers avec des radiations indépendantes à travers l'Afrique, l'Asie et les îles de l'Ouest de l'océan Indien.

3 Culture et contraintes

Aujourd'hui, le café est cultivé dans plus de 70 pays de la zone intertropicale. Des trois espèces de caféiers cultivées (*Coffea arabica*, *C. canephora* et *C. liberica*), seules deux espèces approvisionnent le marché mondial : *Coffea arabica* et *C. canephora* (Chevalier, 1942). L'espèce *Coffea liberica* est cultivée résiduellement en Asie du Sud-Est à cause de sa grande sensibilité à la trachéomycose (*Fusarium xyloriodes*). Cette maladie vasculaire des caféiers, à laquelle est généralement résistante l'espèce *C. canephora*, a décimé la quasi-totalité des plantations de *C. liberica* dans les années 1950, en Afrique centrale (Meiffren, 1961 ; Louarn, 1987 ; N'Diaye, 2004). *Coffea arabica*, généralement cultivé en altitude (plus de 1000 m), représente 68 % de la production mondiale. Il est le plus prisé car il a un excellent arôme et un goût délicieux. Cependant, c'est l'espèce de caféier la plus vulnérable à cause de sa grande sensibilité aux maladies et au changement climatique (Davis *et al.*, 2012). En opposition, *C. canephora* est cultivée en basse altitude (moins de 600 m d'altitude). Il est déprécié du fait de son goût amer et de sa forte teneur en caféine. Sa culture nécessite une pluviométrie abondante et régulière, un sol riche et un bon ensoleillement.

La caféiculture, en Côte d'Ivoire concerne généralement la variété Robusta de *Coffea canephora*. Le matériel végétal utilisé pour la création d'une plantation se compose de mélange de semence ou boutures (CNRA, 2017). La production commence dès la deuxième année après plantation et la durée de vie peut atteindre 50 ans (CNRA, 2017).

4 Quelques espèces d'intérêt agronomique

4.1 *Coffea canephora* Pierre

L'espèce se trouve à l'état spontané en Côte d'Ivoire, en Guinée, au Cameroun, en République Centrafricaine, en République Démocratique du Congo, en Angola, au Soudan et en Tanzanie. Cette espèce est adaptée aux climats chauds (24 à 26 °C en moyenne) avec une pluviométrie d'au moins 1200 mm par an (Coste, 1989). Les plantes (Figure 2) sont des arbustes d'environ 2 m de hauteur au champ pouvant atteindre 3 à 4 m de haut à l'état sauvage. La tige principale porte une importante ramification primaire et une faible ramification secondaire et tertiaire. *Coffea canephora* (CAN) est caractérisée par des feuilles gaufrées à la surface supérieure avec une longueur et une largeur moyenne de 21,5 cm et 8,2 cm respectivement (Louarn, 1992). En Côte d'Ivoire, la floraison principale a lieu entre décembre et janvier et le nombre moyen de fleurs par nœud est de 36 (Akaffou, 2013). Les fruits à maturité sont rouges et de taille moyenne en comparaison aux autres espèces du même genre (Chevalier, 1947). Les dimensions moyennes des graines sont respectivement de 0,97 cm (longueur), 0,75 cm (largeur) et 0,48 cm (épaisseur). Le poids de la graine varie de 0,11 à 0,14 g avec une teneur moyenne en caféine variant de 1,2 à 3,5 % MS (Berthaud & Charrier, 1988 ; Ky *et al.*, 2000a ; Leroy *et al.*, 2011).

Les travaux de Berthaud (1986), par électrophorèse d'isozymes ont permis de distinguer deux groupes génétiques inter-fertiles de *Coffea canephora* (CAN) : le groupe « guinéen » originaire de l'Afrique de l'Ouest, et le groupe « congolais » originaire de l'Afrique Centrale. Puis, les travaux de Montagnon *et al.* (1992) ont montré que le groupe « congolais » comportait deux sous-groupes (SG) : SG1 et SG2. Après plusieurs travaux, le sous-groupe SG1 a été reclassé en sous-groupe génétique A et le sous-groupe SG2 a été scindés en trois sous-groupes : B, C et E (Dussert *et al.*, 2003). Cependant, Gomez *et al.* (2009) ont isolé le sous-groupe C de SG2 qui comprend désormais les sous-groupes B et E ; les génotypes « guinéens » appartenant au sous-groupe D. En 2009, Musoli *et al.* ont identifié un autre groupe en dehors du groupe « guinéen » et des quatre sous-groupes « congolais » ; ils l'ont dénommé « ougandais » (Ug). Cette dernière classification (Figure 3) a été confirmée par Pegard *et al.* (2014).

L'intérêt de cette espèce réside dans sa forte productivité, sa rusticité et son adaptation au sol peu fertile.



Figure 2 : Jeune plant de *Coffea canephora* (source : Couturon, 2010)

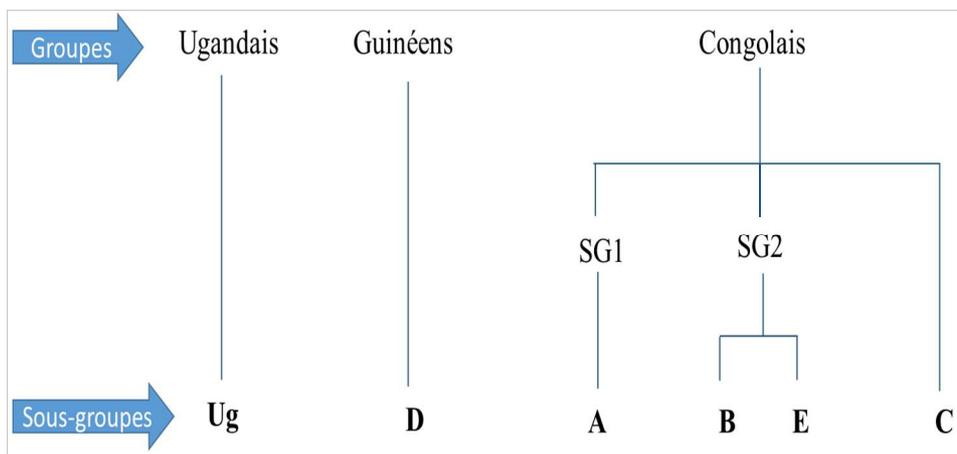


Figure 3 : Groupes et sous-groupes de diversité génétique au sein de *Coffea canephora*

4.2 *Coffea liberica* Hiern

L'espèce *Coffea liberica* Hiern regroupe deux variétés : *C. liberica* var. *liberica* (LIB) et *C. liberica* var. *dewevrei* (DEW). Les formes spontanées se rattachant à LIB proviennent de la Côte d'Ivoire et de la Guinée. Mais, la variété DEW se rencontre au Cameroun, au Congo et surtout en République Centrafricaine (Louarn, 1992). Ces deux variétés sont cultivées résiduellement en Asie du Sud-Est à cause de leur grande sensibilité à la trachéomycose (*Fusarium xylariodes*). Cette maladie vasculaire des caféiers, à laquelle est généralement résistante l'espèce *C. canephora* Pierre, a décimé la quasi-totalité des plantations de *C. liberica* Hiern dans les années 1950, en Afrique centrale (Meiffren, 1961 ; Louarn, 1987 ; N'Diaye, 2004). Mis à part cette maladie, LIB et DEW sont rustiques et adaptées à la basse altitude (moins de 600 m d'altitude). Cette espèce est caractérisée par des arbres ramifiés (Figure 4 et 5), pouvant atteindre 20 mètres de haut (Berthaud & Guillaumet, 1978). Elle présente de grandes feuilles avec des moyennes de 20 et 23 cm respectivement pour les longueurs des variétés Liberica et Dewevrei avec des largeurs moyennes de 8 et 10 cm (N'Diaye, 2004).

La floraison se fait à la fois sur du jeune et du vieux bois et donne des inflorescences. La fructification est plus longue chez cette espèce (11 à 14 mois). Cependant, elle est très productive à cause de la forte granulométrie, de plus, le taux de caféine (1 % MS) est inférieur à celui de CAN (Louarn, 1992 ; N'Diaye, 2004). Cette espèce qui appartient au pool génétique primaire de *C. canephora* (Louarn, 1992) est en fait, une espèce de choix pour l'amélioration de la productivité du Canephora par le transfert de la floraison sur vieux bois, la forte granulométrie et la maturation groupée des fruits qui permet d'avoir du café de bonne qualité. Sur la base des caractères morphologiques observés, LIB et DEW n'ont pas montré de différence significative, ce qui leur a prévalu une classification intraspécifique (Portères, 1936 ; Lebrun, 1941 ; Chevalier, 1942). Mais plus tard, des études impliquant des marqueurs génétiques (AFLP) ont suggéré de les classer en deux espèces distinctes (N'Diaye, 2004). Car, selon N'Diaye (2004), la différenciation génétique entre DEW et LIB était élevée conformément aux limites fixées par Hartl & Clark (1989) et Garcia *et al.* (1995). Il serait donc prudent et plus intéressant de considérer LIB et DEW comme deux espèces.



Figure 4 : Jeune plant de *Coffea liberica* var. *dewevrei* (source : Couturon, 2010)



Figure 5 : Jeune plant de *Coffea liberica* var. *liberica* (source : Couturon, 2010)

4.3 *Coffea stenophylla*

Coffea stenophylla (STE) a été peu étudiée. Elle est spontanée d'Afrique de l'Ouest. Les génotypes en collection proviennent de la Côte d'Ivoire (forêt sèche et forêt humide) et de la Guinée (Louarn, 1992). L'espèce *Coffea stenophylla* (STE) présente une abondante ramification, de petites feuilles allongées et des fruits violet foncé et noirs à maturité (Figure 6). La teneur en caféine des graines est également faible : de 0,9 à 1,9 % MS, comme chez les espèces Est-africaines. Cette espèce produit un café boisson de bonne qualité et est résistante à la sécheresse. Par ailleurs, Louarn (1992) a mentionné que *Coffea stenophylla* s'hybride facilement avec *C. canephora* ; la viabilité pollinique des hybrides F1 varie en moyenne entre 30 et 45 % et leur taux de fructification est noté 3 sur une échelle allant de 0 à 4. La masse de 100 graines est en moyenne de 10 g (Berthaud, 1986). Ces observations demandent à considérer aujourd'hui *C. stenophylla*, comme une espèce importante, la mieux indiquée pour fournir à *C. canephora* des gènes de résistance à la sécheresse, une plus faible teneur en caféine et une bonne qualité organoleptique du café-boisson.

4.4 *Coffea pseudozanguebariae*

Originnaire d'Afrique de l'Est, cette espèce vit dans la zone côtière au Sud-Est du Kenya et en Tanzanie, jusqu'à une altitude de 800 mètres (Louarn, 1992). Ce sont des arbustes ou des plantes buissonnantes dont la hauteur peut atteindre 3,5 m (Figure 7). L'espèce *Coffea pseudozanguebariae* (PSE) est très ramifiée et résistante à la sécheresse. Les feuilles ont une longueur et une largeur moyenne de 9 et 3,6 cm respectivement (Louarn, 1992). Cette espèce est caractérisée par des nœuds uniflores (Louarn, 1992). Les fruits, portés par un long pédoncule, sont violet foncés à maturité. Les graines sont petites, 2 g pour 100 graines, et dépourvues de caféine (Hamon *et al.*, 1984).

Cette espèce est impliquée dans plusieurs études d'amélioration interspécifique à cause de la courte durée de fructification (2 à 3 mois) et surtout de ses graines dépourvues de caféine (Hamon *et al.*, 1984 ; Louarn, 1992; Akaffou *et al.*, 2012).



Figure 6 : Jeune plant de *Coffea stenophylla* (source : Couturon, 2010)



Figure 7 : Jeune plant de *Coffea pseudozanguebariae* (source : Couturon, 2010)

4.5 *Coffea racemosa* Lour

Cette espèce sauvage est spontanée et originaire du Mozambique. C'est un arbuste xérophile, de petite taille, portant des rameaux très courts et de petites feuilles de longueur et de largeur moyenne de 5 et 2,5 cm respectivement (Figure 8). Ses feuilles tombent en saison sèche (Louarn, 1992). L'espèce *Coffea racemosa* (RAC) est vigoureuse présentant une grande résistance à de longues sécheresses, aux températures élevées et à certains nématodes. Elle est capable de pousser sur des sols très variés et de s'adapter à des pluviométries en dessous de 1000 mm. Ce caféier est auto-incompatible. Il présente des nœuds uniflores et un cycle de fructification court (2 à 3 mois). Les fruits sont petits et violets à maturité (Louarn, 1992).

Les graines de ce caféier sont de très petite taille et contiennent une faible teneur en caféine : 0,8 à 1,2 % MS (inférieure à celle de *C. canephora*, *C. arabica* et *C. liberica* var *liberica*). Du fait de ses bonnes qualités organoleptiques et de sa grande souplesse d'adaptation, *Coffea racemosa* présente un intérêt réel dans le cadre d'un programme d'amélioration par hybridation avec CAN.

5 Amélioration génétique de *Coffea canephora*

Les travaux d'amélioration de *Coffea canephora* ont porté sur le rendement (granulométrie et nombre de fruits), la qualité organoleptique (taux de caféine, arôme) et la résistance aux conséquences des facteurs biotiques (virus, champignons, nématodes, insectes) et abiotiques (climat). L'amélioration spécifique de *Coffea canephora* a débuté avec la sélection massale. Il s'agissait d'identifier des individus élites des descendance issues de fécondations croisées puis, de les multiplier par clonage (Fressanges, 1954 ; Cordier, 1961).

Les premiers travaux de sélection réciproque entamés en Côte d'Ivoire depuis 1984 ont permis des gains génétiques de plus de 60 % pour le rendement et de 14 à 18 % pour la vigueur de la jeune plante chez le Robusta (Leroy *et al.*, 1997). Les croisements ont eu lieu entre deux groupes ayant des caractéristiques complémentaires : les « guinéens », originaires de l'Afrique de l'Ouest et les « congolais » de l'Afrique Centrale (Berthaud, 1986). Ce schéma de sélection est toujours en cours et permet l'obtention de variétés de plus en plus performantes, vulgarisées en milieu paysan (CNRA, 2017).

Les travaux d'hybridation interspécifique ont consisté à croiser *Coffea canephora* à des espèces sauvages telles que *C. heterocalyx* (Coulibaly, 2002) pour l'acquisition de l'autofertilité, *C. pseudozanguebariae* pour la réduction du taux de caféine (Akaffou *et al.*, 2010), *Coffea liberica*

Hiern pour la maturation groupée, la fructification sur du vieux bois et la forte ganulométrie (N'Diaye, 2004).



Figure 8 : Plant de *Coffea racemosa* (source : Couturon, 2010)

**Chapitre 2 : CONCEPTS MÉTHODOLOGIQUES
EN RECHERCHE DE LOCI DE
TRAITS QUANTITATIFS**

1 Choix de population

Le premier élément nécessaire à la recherche des gènes d'intérêt est la population utilisée qui doit être en ségrégation (Julio, 2005). Une population en ségrégation est une descendance présentant une séparation des caractères des deux parents et donc aussi une ségrégation au niveau des gènes. Il s'agit de populations interspécifiques ou intraspécifiques telles que la deuxième génération de progéniture filiale (F2), les lignés consanguines recombinantes (RIL) qui sont des dérivées des individus F2 par 5 à 6 générations d'autofécondation sans sélection, les bulk (F3) dérivés d'individus F2 par une autofécondation, les backcross (BC) et les haploïdes doublées (HD) issus d'androgenèse ou de gynogenèse. En effet, ces populations sont telles que le linkage implique un déséquilibre de liaison entraînant une fréquence de recombinaison élevée. Elles présentent donc une bonne ségrégation des caractères.

2 Cartographie génétique

Elle constitue le socle des méthodes de détection de QTLs. La carte génétique d'une espèce est la représentation de son génome sous forme de balises (marqueurs). Elle a pour but de positionner les gènes les uns par rapport aux autres le long d'un chromosome. La construction de la carte génétique est basée sur le principe selon lequel la fréquence de recombinaison entre deux gènes ou deux marqueurs portés par un même chromosome (en absence d'interférence) est proportionnelle à la distance séparant ces deux gènes.

L'intérêt de la carte réside dans le fait de disposer de marqueurs (balises) le long des chromosomes ; ce qui permet ultérieurement, l'étude et la comparaison des génomes, le séquençage du génome et la recherche de QTLs des caractères d'intérêts.

2.1 Marqueurs moléculaires

Les marqueurs moléculaires sont issus du polymorphisme existant au niveau des séquences des fragments d'ADN (Santoni *et al.*, 2000). Ils sont transmis selon les lois de Mendel et sont indispensables à la cartographie génétique.

Plusieurs marqueurs moléculaires sont utilisés pour identifier le génotype des plantes. Ceux qui sont couramment utilisés pour la cartographie génétique et la recherche de QTLs chez les plantes cultivées sont :

- les RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) ou polymorphisme de longueur des fragments de restriction (Tanksley, 1983 ; Hashizume *et al.*, 2003) ;

- les RAPD (Random Amplified Polimorphic DNA) ou polymorphisme d'amplification aléatoire de l'ADN (Williams *et al.*, 1990) ;
- les AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) ou polymorphisme de longueurs de fragments amplifiés (Vos *et al.*, 1995) ;
- les SSR (Simple Sequence Repeats) ou microsatellites basés sur un polymorphisme du nombre de répétitions d'un motif de n nucléotides (Jarret *et al.*, 1997 ; Guerra-Sanz, 2002 ; Kwon *et al.*, 2007 ; Zhang *et al.*, 2011) ;
- les ISSR (Inter Simple Sequence Repeats) ou amplification intermicrosatellite (Nagaoka & Ogihara, 1997) ;
- les SNP (Single Nucleotide Polymorphism) ou polymorphisme d'un seul nucléotide (Santoni *et al.*, 2000 ; Van Eijk *et al.*, 2004).

Ce sont les plus utilisés aujourd'hui. Les SNP sont des variations (polymorphisme) d'une seule paire de bases du génome entre individus d'une même espèce (Figure 9). Ces modifications ponctuelles sont les mutations les plus fréquentes dans le génome avec les petites insertions/délétions (Rafalski, 2002). Les SNP sont repérés en compilant des données de séquençage. Ils sont présents dans les parties codantes et non codantes d'un génome. Ils sont révélés par des techniques rapides de marquage moléculaire (Kim & Misra, 2007). Cette technologie qui permet d'éliminer entièrement les étapes de séparation de taille par électrophorèse présente un potentiel d'automatisation très supérieur aux technologies précédentes (RFLP, RAPD, AFLP et SSR). Elle peut donc être réalisée à très haut débit. Le marquage SNP permet d'obtenir des résultats précis pour différencier des allèles entre individus.

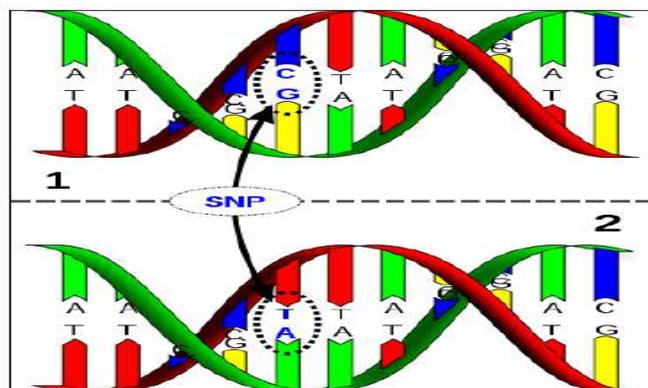


Figure 9 : Illustration d'une substitution ponctuelle, SNP entre les séquences de l'ADN 1 et 2 (Nickerson *et al.*, 1997)

La molécule d'ADN 1 diffère de la 2 par un seul nucléotide (polymorphisme C/T).

2.2 Génotypage par séquençage

Le génotypage par séquençage (GBS) est une approche développée par les nouvelles technologies de séquençage dite séquençage haut-débit (Next Generation Sequencing ou NGS) ou séquençage seconde génération. Cette méthode permet de séquencer simultanément des centaines d'individus (multiplexage des individus sur une même lame), d'étudier les polymorphismes et de développer des millions de marqueurs SNP (Single Nucleotide Polymorphism) ; ce qui permet un sous échantillonnage du génome à moindre coût (Metzker, 2010 ; Davey *et al.*, 2011 ; Elshire *et al.*, 2011). Le génotypage par séquençage réduit la complexité du génome par l'utilisation d'une ou de plusieurs enzymes de restriction produisant des fragments de tailles différentes. La sensibilité à la méthylation de ces enzymes permet de cibler les régions géniques et d'éviter les régions répétées (Davey *et al.*, 2011). En outre, cette technique permet de tirer avantage d'un génome de référence, en permettant d'ordonner les marqueurs obtenus (Poland & Rife, 2012).

Le génotypage par séquençage permet de déterminer et de mieux localiser des QTLs grâce à la haute densité des marqueurs génotypés. Il a été utilisé chez de nombreuses espèces, ayant ou non un génome de référence, comme le maïs, l'orge, le blé ou le soja (Elshire *et al.*, 2011 ; Poland & Rife, 2012 ; Sonah *et al.*, 2013). Moncada *et al.* (2016) l'ont utilisé en plus des marqueurs SSR, pour déterminer les QTLs des paramètres de production chez *Coffea arabica*. Selon ces chercheurs, les SNP détectés grâce au GBS ont apporté plus de précision à la carte génétique de l'espèce.

2.3 Importance des marqueurs moléculaires dans l'amélioration de *Coffea canephora*

Le caféier comme toutes les autres plantes a connu l'essor des marqueurs moléculaires dans le but d'étudier la diversité génétique, de construire des cartes génétiques utiles à l'identification des QTLs. Les marqueurs RFLP et RAPD ont permis à Paillard *et al.* (1996) de construire la première carte génétique de *Coffea canephora*. Selon De Kochko *et al.* (2010), un réel progrès y a été apporté avec l'avènement des marqueurs moléculaires SSR, SNP et COS (Conserved Ortholog Set). Lefèvre-Pautigny *et al.* (2010) ont établi une carte du Canephora avec 396 marqueurs COS II. La dernière carte de cette espèce a été construite par Leroy *et al.* (2011) avec une population backcross. Ces travaux ont permis d'identifier 238 marqueurs SSR repartis sur 11 groupes de liaison. La longueur totale de la carte a été de 1290 cM.

3 Recherche de locus de caractères quantitatifs

Les QTLs (Quantitative Trait Loci) sont des régions du génome qui contrôlent des caractères quantitatifs. Le principe de la recherche de QTLs est de trouver une liaison statistique entre les allèles aux marqueurs et la distribution du caractère en étude (phénotype) des plantes. Leur détection dépend de l'existence d'un déséquilibre de liaison entre les allèles au locus du marqueur et les allèles aux QTLs (Thoday, 1961 ; N'Diaye, 2004).

L'identification de QTLs des caractères d'intérêts tels que le poids et la forme des fruits chez la tomate, le poids des graines et la viabilité pollinique chez le caféier, a pour objectif principal la sélection assistée par marqueurs (Hospital, 2009 ; Van Damme *et al.*, 2011). Cette sélection permet d'identifier précocement des individus portant certains caractères d'intérêts et de réaliser des croisements ciblés. L'identification de QTLs est donc une méthode efficace dont l'application permet d'améliorer le rendement, la qualité et la tolérance des cultures aux contraintes biotiques ou abiotiques avec un gain significatif de temps. Ce processus de contrôle de l'expression phénotypique de certains caractères met en jeu plusieurs loci dont chacun représente un QTL du caractère considéré (Geldermann, 1975).

En plus d'une descendance en ségrégation, d'une carte génétique de bonne qualité, l'identification des loci nécessite une évaluation fiable du caractère.

Les régions chromosomiques impliquées dans les caractères quantitatifs peuvent être déterminées par :

- l'analyse simple de marqueur qui considère les marqueurs individuellement ;
- l'analyse par intervalle qui est la plus indiquée pour déterminer la position d'un QTL à l'aide d'une carte génétique ; cette analyse permet de tester l'hypothèse de présence d'un QTL non seulement au niveau de marqueurs individuels mais aussi au niveau de l'intervalle entre eux (Lander & Botstein, 1989).

4 Quelques travaux de recherche de QTLs chez *Coffea canephora*

Plusieurs travaux de recherche de QTLs ont été menés dans le cadre de l'amélioration du *C. canephora*. Ces études ont débuté par l'identification du locus du gène de l'auto-incompatibilité (S) par Lashermes *et al.* (1996). Puis, des QTLs de traits biochimiques (Ky *et al.*, 2000 ; Lepelley *et al.*, 2012 ; Mérot-L'Anthoëne *et al.*, 2014), morphologiques (Mérot-L'Anthoëne *et al.*, 2014) et de l'autofertilité (Coulibaly, 2002 ; Coulibaly *et al.*, 2003b) ont été identifiés. La taille du génome de cette espèce a été estimée à 690 Mb (Noirot *et al.*, 2003).

En Côte d'Ivoire, la cartographie des hybrides interspécifiques (CAN X PSE) a permis à Akaffou (2013) d'identifier des loci liés aux caractères tels que la durée de fructification, la viabilité des grains de pollen et le nombre de fleurs par nœud. De même, sur une descendance interspécifique de CAN et LIB, des QTLs associés à la forme des fruits et des graines ont été localisés (N'Diaye, 2004). Puis, sur une population backcross de *Coffea canephora*, Leroy *et al.* (2011) et Mérot-L'Anthoëne *et al.* (2014) ont identifié des loci qui gouvernent non seulement le rendement (poids des fruits et taille des graines) mais aussi, des caractères biochimiques et organoleptiques.

Chapitre 3 : ARCHITECTURE DES VÉGÉTAUX

1 Éléments et concept de l'architecture

L'architecture d'une plante peut se définir par l'évolution de sa structure spatio-temporelle au cours de son développement. C'est l'arrangement typologique et topologique des organes. Les premiers travaux en architecture ont été faits pour comprendre la structure des arbres des forêts tropicales. Une grande majorité des espèces des forêts tropicales ont été classées dans ces modèles. Ces auteurs ont donc défini l'architecture végétale comme étant une discipline dont le but est d'interpréter la structure globale de l'arbre et de comprendre les mécanismes morphologiques qui lui ont donné naissance. C'est l'expression d'un équilibre entre le mode de croissance propre à l'espèce (génome) et l'influence de son environnement (Barthelemy, 1991). Selon Champagnat *et al.* (1986), la croissance de la plante résulte de deux processus (Figure 10b) : l'organogenèse qui est la formation de nouveaux organes (entrenœuds, feuilles) par les méristèmes (Figure 10a) apicaux et l'allongement de ces organes (croissance). L'architecture détermine la capacité de la plante à capter les ressources du milieu, et conditionne la qualité de sa production (De Reffye, 2009). L'analyse architecturale est basée sur une méthode d'analyse fondée sur quelques marqueurs morphologiques observés (Barthélémy & Caraglio, 2007).

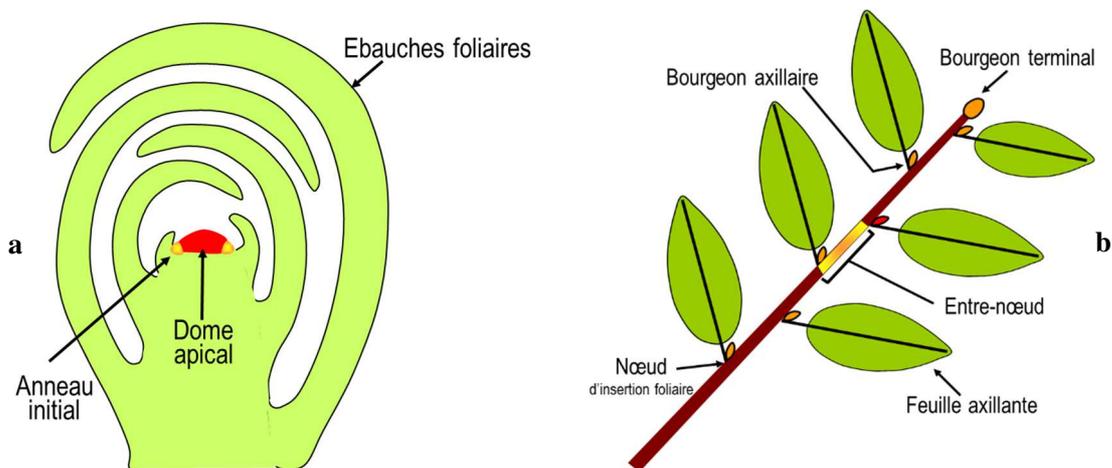


Figure 10 : Schéma du méristème apical (a) et de la tige feuillée (b) (Barthélémy & Caraglio 2007)

1.1 Modèle architectural

Le concept de « modèle architectural » a été élaboré à partir de l'observation de plantes tropicales et étendu par la suite, aux espèces d'autres régions bioclimatiques (Hallé & Oldeman, 1970 ; Hallé *et al.*, 1978). Le modèle architectural correspond à la stratégie de croissance inhérente à l'espèce. Il exprime la nature et la séquence d'activité des processus morphogénétiques de l'organisme (Barthélémy *et al.*, 1989). Au total, 23 modèles architecturaux ont été décrits par Hallé *et al.* (1978) pour l'ensemble du règne végétal. Chacun de ces modèles correspond à une stratégie de développement (Hallé *et al.*, 1978).

L'architecture des caféiers correspond au modèle de Roux (Hallé *et al.*, 1978). Ce modèle est caractérisé par une tige principale orthotrope à croissance plus ou moins continue, qui porte des branches plagiotropes à croissance continue (branche) et des inflorescences latérales (Figure 11).

Le développement du caféier est plus ou moins continu car il consiste en l'émission de phytomère par phytomère, mais le phyllochrone augmente en saison sèche. Chez le caféier, l'unité architecturale est constituée de 4 catégories d'axes : le tronc orthotrope à croissance indéfinie avec une ramification continue ; les branches plagiotropes à croissance indéfinie et à développement immédiat, les rameaux longs à développement immédiat et à croissance indéfinie ; des rameaux courts à développement différé et à croissance indéfinie et une courte durée de vie. La sexualité est latérale sur les branches et les rameaux, mais rarement sur le tronc. Chez les caféiers à l'aisselle des feuilles du tronc, plusieurs bourgeons sériés sont présents dont le premier donne naissance aux branches plagiotropes et les suivants donnent naissance à des axes orthotropes appelés « gourmants » (Louarn, 1992 ; Sabatier *com pers.*, 2016).

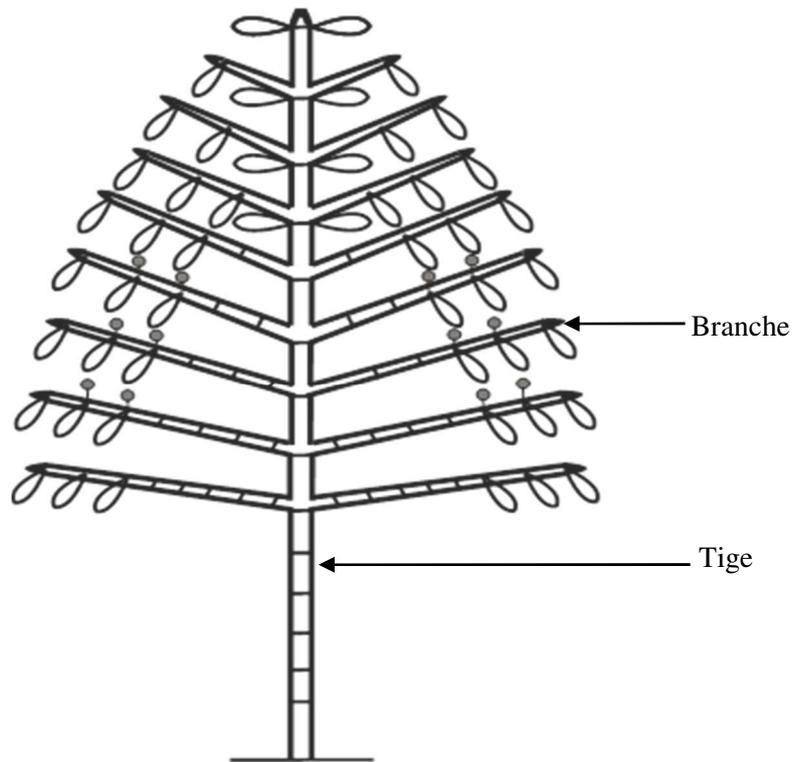


Figure 11 : Schéma du modèle architectural de Roux (Hallé *et al.*, 1978)

1.2 Unité architecturale

L'unité architecturale de la plante correspond à l'unité de fonctionnement élémentaire de la plante. Elle représente ainsi la structure élémentaire et fonctionnelle d'une espèce (Barthélémy *et al.*, 1989).

Chez le caféier, l'entité botanique de base correspond au phytomère (De Reffye, 1979). Le phytomère est constitué d'un entrenœud et d'un nœud qui porte des feuilles, des fruits et des bourgeons axillaires (White, 1979 ; Barthélémy & Caraglio, 2007).

1.3 Notion d'âge physiologique, chronologique et ontogénique

1.3.1 Âge physiologique

La notion d'âge physiologique a été introduite par Rivals depuis 1965. L'âge physiologique d'un méristème est le degré de différenciation de celui-ci (Barthélémy *et al.*, 1997). Un méristème à sa création, naît avec un âge physiologique déterminé. Cet âge se traduit par les caractéristiques morphologiques des entités botaniques édifiées par le méristème. Les axes de même catégorie (de même âge physiologique) ont des propriétés morphologiques, anatomiques et fonctionnelles similaires (Barthélémy & Caraglio, 2007 ; De Reffye *et al.*, 2018). L'âge physiologique d'un phytomère ou d'un axe dépend de son emplacement précis dans

l'architecture de la plante et du stade de développement de celle-ci (Barthélémy & Caraglio, 2007). Les travaux de Andrianasolo (2012) ont montré que le degré maximal de différenciation des méristèmes des caféiers était de 4.

1.3.2 Âge chronologique

L'âge chronologique d'une entité botanique correspond au temps calendaire (jour, semaine, mois, année ou de formation par exemple) de formation de celle-ci par le méristème. C'est donc l'âge de la plante au sens du temps réel (Barthélémy & Caraglio, 2007).

1.3.3 Âge ontogénique

L'âge ontogénique d'un axe feuillé se réfère à la durée du fonctionnement du méristème terminal depuis sa création. Pour les branches, l'âge ontogénique correspond au temps entre son initiation et le moment de l'observation. Il est évalué en Unité de Croissance ; ce qui correspond au phytomère chez le caféier (De Reffye *et al.*, 2018).

2 Modélisation de l'architecture des végétaux

2.1 Modèles structure-fonctions

La modélisation de l'architecture et de la production végétale est par nature pluridisciplinaire car, elle se trouve à l'interface de la biologie, des mathématiques appliquées et de l'informatique (Yan *et al.*, 2004). Mathieu (2006) définit les modèles structure-fonctions des plantes (FSPM) comme la synchronisation de deux démarches parallèles : les modèles morphologiques ou géométriques (GM) et les modèles agronomiques (PBM).

Les FSPM simulent l'architecture des plantes et l'allocation des assimilats comme le modèle GreenLab (De Reffye *et al.*, 2012).

2.2 Modèle GreenLab

Comme la plupart des modèles Structure-Fonctions, GreenLab est un modèle générique et stochastique qui en considérant l'architecture de la plante, support de la production végétale, retrace son développement et sa croissance. L'intérêt porté sur ce récent modèle est dû au fait que non seulement il peut prédire la production du végétal en calculant la biomasse nécessaire à l'expansion de ses organes et sa répartition, mais aussi, ce FSPM explique le fonctionnement des méristèmes basé sur le stochastique (De Reffye *et al.*, 2018). GreenLab simule les variations physiologiques et géométriques de l'organe pendant la croissance et le développement de la plante (Wang *et al.*, 2009).

L'élaboration du modèle GreenLab a commencé avec les travaux de De Reffye sur le caféier, en Côte d'Ivoire depuis 1979 (De Reffye, 1979 ; 1981a ; 1981b). GreenLab a été initié par l'UMR (Unité Mixte de Recherche) AMAP (Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes) du CIRAD (Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) en collaboration avec le laboratoire LIAMA (Laboratoire d'Informatique, d'Automatique et de Mathématiques Appliquées) de Pékin à partir de 1998. Le modèle a ensuite été validé par des observations effectuées sur terrain, sur les plantes herbacées mais aussi, sur les arbres (De Reffye *et al.*, 2018).

GreenLab, en considérant l'architecture de la plante, déduit le nombre d'organes produits en fonction duquel il calcule la biomasse nécessaire à l'expansion de ces organes.

2.3 Fonctionnement du modèle GreenLab

Selon le modèle GreenLab, la plante est le résultat de deux processus : le développement qui correspond à l'établissement de l'architecture et la croissance qui correspond à la production de biomasse. La modélisation de l'architecture et de la production végétale selon le schéma de fonctionnement du modèle, se déroulent donc en deux grandes étapes : la modélisation du développement et la modélisation de la croissance (De Reffye *et al.*, 2018).

2.3.1 Modélisation du développement

L'objectif de cette étape est d'expliquer et de prédire mathématiquement, le fonctionnement des méristèmes. GreenLab modélise le développement des axes (De Reffye *et al.*, 2018).

2.3.1.1 Notion d'automate botanique

Dans le modèle GreenLab, les plantes sont simulées en utilisant la notion d'« automate botanique ». Les automates botaniques répliquent le fonctionnement des méristèmes en édifiant des axes ramifiés constitués de séries de phytomères comme le montre la figure 12 (Zhao *et al.*, 2001 ; De Reffye *et al.*, 2018). Selon Zhan *et al.* (2003), l'automate qui contrôle l'architecture peut être déterministe ou stochastique, en fonction des règles d'affiliation et de différenciation selon l'âge physiologique. Il prend en compte les âges chronologiques et physiologiques et permet de calculer directement l'organogénèse de la plante sans simuler sa structure topologique (De Reffye *et al.*, 2018).

Les phytomères de même âge physiologique, se spécialisent en fonction de leur production axillaire. A chaque type de phytomères, on fait correspondre un micro-état de l'automate botanique qui simule le fonctionnement du méristème terminal. Son fonctionnement génère des

alternances de séries de micro-états qui, selon des règles prédéfinies, produisent un axe de développement analogue de l'axe végétatif constitué de phytomères.

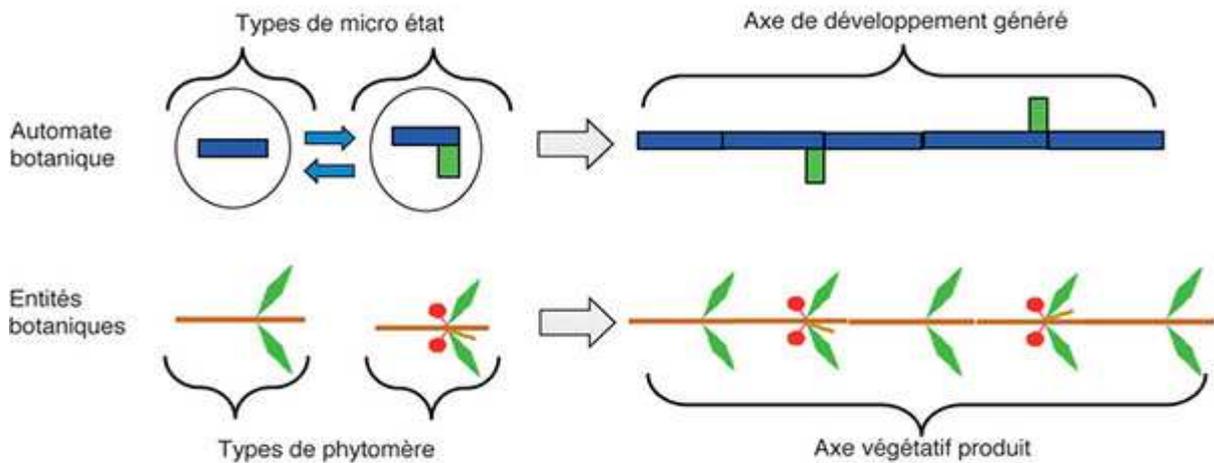


Figure 12 : Construction d'un axe végétatif à développement continu avec différents types de phytomères (De Reffye *et al.*, 2018)

2.3.1.2 Création d'un processus de Bernoulli

L'objectif de la théorie du renouvellement est de compter les occurrences d'un phénomène donné pendant une période fixée, sachant que les délais entre deux occurrences successives sont indépendants et suivent la même loi de variation.

En considérant l'émission d'un phytomère par le méristème apical d'un axe végétatif, le temps d'attente entre la formation de deux phytomères successifs est supposé suivre une loi de moyenne μ et de variance σ^2 . Des résultats provenant de la théorie du renouvellement établissent que la distribution du nombre de phytomères N_T , produits pendant une période T , converge vers une loi normale lorsque T croît (Figure 13). Cette loi ne dépend que de la moyenne μ et de la variance σ^2 de la distribution du temps de renouvellement. Pour de grandes valeurs de T , il est démontré la possibilité de faire l'approximation suivante pour la moyenne M et la variance V du nombre de phytomères produits :

$$M \approx \frac{T}{\mu} \quad \text{et} \quad V \approx T \frac{\sigma^2}{\mu^3}$$

Dans le cas où la variance de la loi de comptage est inférieure à sa moyenne, cette distribution peut être assimilée à une loi binomiale qui tend de la même façon, vers la loi normale lorsque T augmente. La moyenne et la variance d'une loi binomiale $B(N, b)$ s'écrivent :

$$M = N \cdot b ; V = N \cdot b (1 - b).$$

N est le nombre de tirages et b la probabilité de leurs réalisations.

Or, la loi binomiale $B(N, b)$ peut être considérée comme la distribution du processus de comptage qui résulte d'un processus de renouvellement avec un pas de temps discret appelé cycle de développement (CD). La notion de « cycle de développement » est associée au temps thermique nécessaire à la formation d'un phytomère par le méristème, sa durée réelle (en nombre de jours) est le phyllochrone et le nombre total de CD est appelé âge chronologique. L'âge chronologique d'une plante caractérise son stade de développement mesuré en nombre de CD. Ainsi, N renouvellements sont réalisés chacun avec une probabilité b à chaque CD. Un tel processus est appelé processus de Bernoulli. À chaque cycle de développement, le méristème émet ou non un phytomère avec une certaine probabilité. Par exemple, une tige constituée de dix phytomères nécessite au moins 10 CD pour être construite (De Reffye *et al.*, 2018)..

Les distributions du nombre de phytomères produits sur une même période de développement par des tiges de même nature, nous renseignent sur les modalités du fonctionnement des méristèmes (De Reffye *et al.*, 2018).

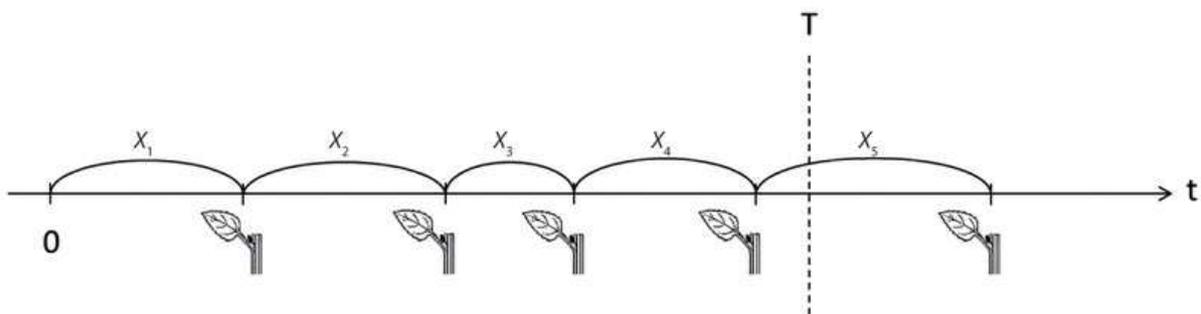


Figure 13 : Schéma du processus de renouvellement

Les temps entre la formation de deux phytomères successifs forment une suite de variables aléatoires (X_1, \dots, X_n, \dots) indépendantes et de même loi, de moyenne μ et de variance σ^2 . Le processus de comptage associé permet de dénombrer le nombre de phytomères N_T produits sur la période $[0, T]$. Dans l'exemple ci-dessus, si l'on s'intéresse à la période $[0, T]$, on obtient $N_T = 4$. La loi de cette variable N_T peut être approchée par une loi binomiale ou normale.

2.3.1.3 Paramètres du développement

Le développement des caféiers est gouverné par quatre principaux paramètres : la probabilité de développement du tronc (**b1**), la probabilité de développement des branches (**b2**), la probabilité de ramification (**A**) et le rapport de rythme (**w**) entre les axes porteurs et les axes portés. Ces paramètres sont obtenus par analyse de la distribution du nombre de phytomères produits par les méristèmes sur une même période de développement (De Reffye *et al.*, 2018).

a) Probabilité de développement des axes (tronc et branche)

Selon le schéma de développement de GreenLab, chez des plantes à développement continu, l'émission aléatoire (stochastique) de phytomères décrit un processus de Bernoulli. Ainsi, la dimension d'un axe est donnée par le nombre de tests réalisés et sa taille est égale au nombre de succès donc, au nombre de phytomères. Le modèle de développement est basé sur les variations du nombre de phytomères d'axes identiques à un moment donné (Figure 14). L'aspect stochastique du développement des plantes est ainsi rendu complètement (De Reffye *et al.*, 2018).

Si l'on note Y , le nombre de phytomères sur un axe, la probabilité que ce nombre soit K est :

$$P(Y = K) = C_N^K \cdot b^K (1 - b)^{N-K}$$

La moyenne (X) et la variance (V) d'une loi binomiale $B(N, b)$ s'écrivent :

$$X = N \cdot b \text{ et } V = N \cdot b \cdot (1 - b)$$

N est le nombre de tirages et b la probabilité de leurs réalisations.

L'étude des branches se fait à K étages du sommet de la tige principale (Figure 14). La probabilité de croissance des branches (**b2**) est estimée en fonction de :

- la moyenne des branches à K étage du sommet X_K
- la variance globale V_K (variance entre toutes les branches situées au rang K)
- la variance locale v_K (variance d'un couple de branches situées à K et à $K+L$ phytomères du sommet).

– Rapport de rythme

Chez les plantes à développement continu et régulier (exemple : caféier, eucalyptus), les rythmes d'émission des phytomères de la tige principale et des branches peuvent être différents. Alors que le méristème principal (méristème du tronc) met en place, à chaque cycle un nouveau phytomère, les méristèmes latéraux (méristèmes des branches), peuvent mettre en place un phytomère ou faire une pause. En effet, W correspond au rapport entre le nombre de phytomères des branches et celui du tronc (De Reffye *et al.*, 2018).

Soit w le rapport de rythme entre le méristème apical et un méristème latéral

$w = 1/2$ signifie que le méristème latéral donne naissance à un phytomère un cycle sur deux.

Le vecteur pause sera 1 0 1 0 1 0 1.

$w = 1/4$ signifie que le méristème latéral donne naissance à un phytomère un cycle sur quatre.

Le vecteur pause sera 1 0 0 0 1 0 0 0 1.

– Calcul des probabilités de développement des axes et de leur rapport de rythme (De Reffye *et al.*, 2018)

Si des mesures sont faites à plusieurs étages, la probabilité de développement du tronc b_1 , celle des branches b_2 et le rapport de rythme W , peuvent être déduits des équations suivantes :

$$1 - b_2 = \frac{1}{X_K} \left(V_K - \frac{L}{2} \left(\frac{V_K}{K} + L \left(\frac{X_K}{K} \right)^2 \right) \right) \quad \text{(a)}$$

$$1 - b_1 = \frac{1}{X_K^2} \left(K \left(V_K - v_K + \frac{1}{2} \left(\frac{L \cdot X_K}{K} \right)^2 \right) + \frac{L \cdot V_K}{2} \right) \quad \text{(b)}$$

$$w = \frac{b_2}{b_1} \cdot \frac{X_K}{K} \quad \text{(c)}$$

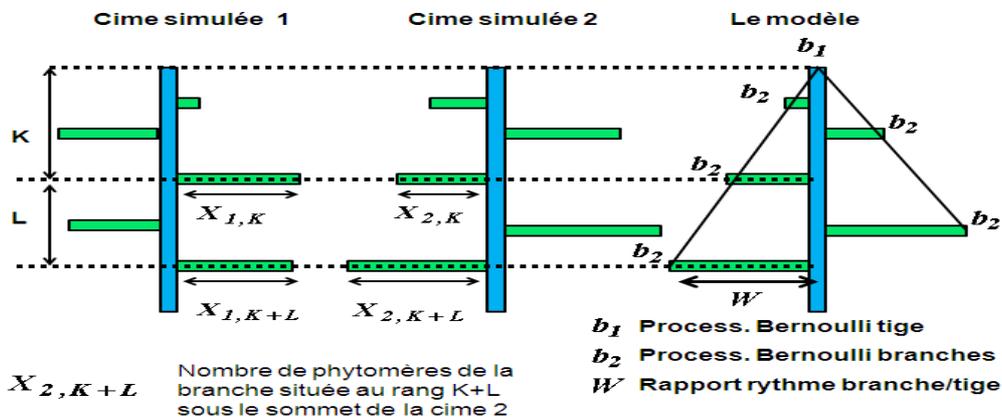


Figure 14 : Schéma explicatif de la méthode de calcul des paramètres b_1 , b_2 et w

(De Reffye *et al.*, 2018).

b) Probabilité de ramification

La ramification correspond à la production de phytomère par les méristèmes latéraux. Seule la probabilité de ramification par nœud est prise en compte dans le modèle. Ainsi, le modèle GreenLab se focalise davantage sur le calcul du nombre de branches mises en place dont la probabilité est noté A (De Reffye *et al.*, 2018).

– Calcul de la probabilité de ramification

à $K = 1$, $A(1) = 2 / 3 = 0.66$ (Deux individus sur trois présentent des branches)

à $K = 2$, $A(2) = 0$ (aucun individu ne présente de branche)

à $K = 3$, $A(3) = 1$ (les trois individus sont ramifiés)

La probabilité moyenne A est : $A = (A(1) + A(2) + A(3)) / 3 = 0,55$

– Détermination du paramètre N_a

Le paramètre N_a donne le rang du phytomère à partir duquel la ramification (A) se stabilise, en partant de la base de la tige. En effet, la ramification se met progressivement en place jusqu'à atteindre une intensité stationnaire (De Reffye *et al.*, 2018). La figure 15 présente un caféier dont la ramification apparaît au premier phytomère, et l'intensité de ramification augmente jusqu'à se stabiliser à 0,82 à partir du sixième phytomère ($N_a = 6$).

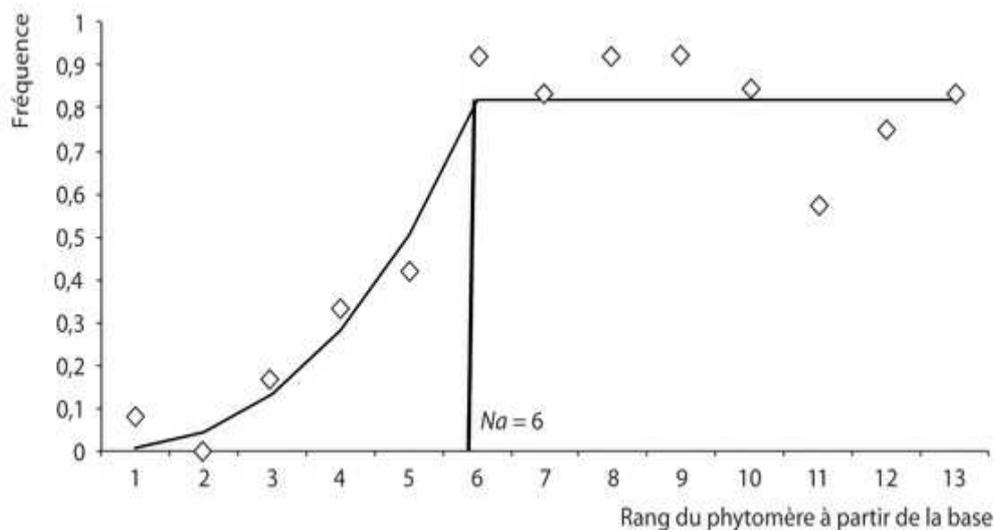


Figure 15 : Variabilité de l'intensité de ramification à partir de la base d'un caféier (De Reffye *et al.*, 2018)

2.3.2 Modélisation de la croissance

Le modèle GreenLab emprunte aux modèles agronomiques, les méthodes pour quantifier la biomasse produite par un peuplement végétal et les adapte à la plante ; plus précisément, au niveau des racines et des organes (entrenœuds, feuilles, fleurs et fruits). GreenLab calcule la quantité de biomasse produite et son allocation entre les organes du végétal. Pour déterminer et prédire la croissance végétale, le modèle s'appuie sur des hypothèses fondamentales en supposant dans un premier temps, les conditions climatiques stables et non stressantes. La lumière est la source d'énergie qui pilote la fabrication de la biomasse et du nombre des organes dans le temps grâce à la photosynthèse individuelle (De Reffye *et al.*, 2018).

2.3.2.1 Notion de pool commun

L'analyse de la croissance par le modèle GreenLab est basée sur l'hypothèse du « pool commun ». Selon le modèle, le développement et la croissance du végétal part d'une source de biomasse initiale (graine ou autre matériel de multiplication végétative). Les premiers organes émis (entrenœud et feuille) vont alimenter cette source grâce aux facteurs environnementaux (photosynthèse et éléments nutritifs puisés du sol). Ainsi, au début d'un cycle, les méristèmes émettent des entrenœuds et des feuilles. La croissance des organes mis en place pendant les cycles précédents continue.

Au cours du cycle, la photosynthèse des feuilles produit de la biomasse. La quantité de matière produite constitue alors un pool de biomasse (source) qui se répartit dans les bourgeons (pour l'organogenèse) et dans les organes des cycles précédents (pour leur expansion) en fonction du puit (coût de construction) de chaque organe. Tous les organes se partagent proportionnellement la totalité de la biomasse produite par la plante à chaque cycle de croissance (Figure16 ; De Reffye & Hu, 2003).

À la fin du cycle, de nouveaux organes sont formés à partir de la réserve d'après la demande de chacun de leurs puits. La demande de la plante pour un cycle correspond à la somme des puits de tous ses organes actifs (De Reffye & Jaeger, 2013).

La notion du pool commun constitue l'hypothèse centrale du modèle GreenLab. Car, les organes de même âge physiologique et de même âge chronologique seront considérés égaux. Le pool commun peut être utilisé pour alimenter la croissance secondaire. L'épaisseur du cerne d'un entrenœud est proportionnelle à la surface foliaire en amont : c'est la théorie du pipe model (Shinozaki *et al.*, 1964)

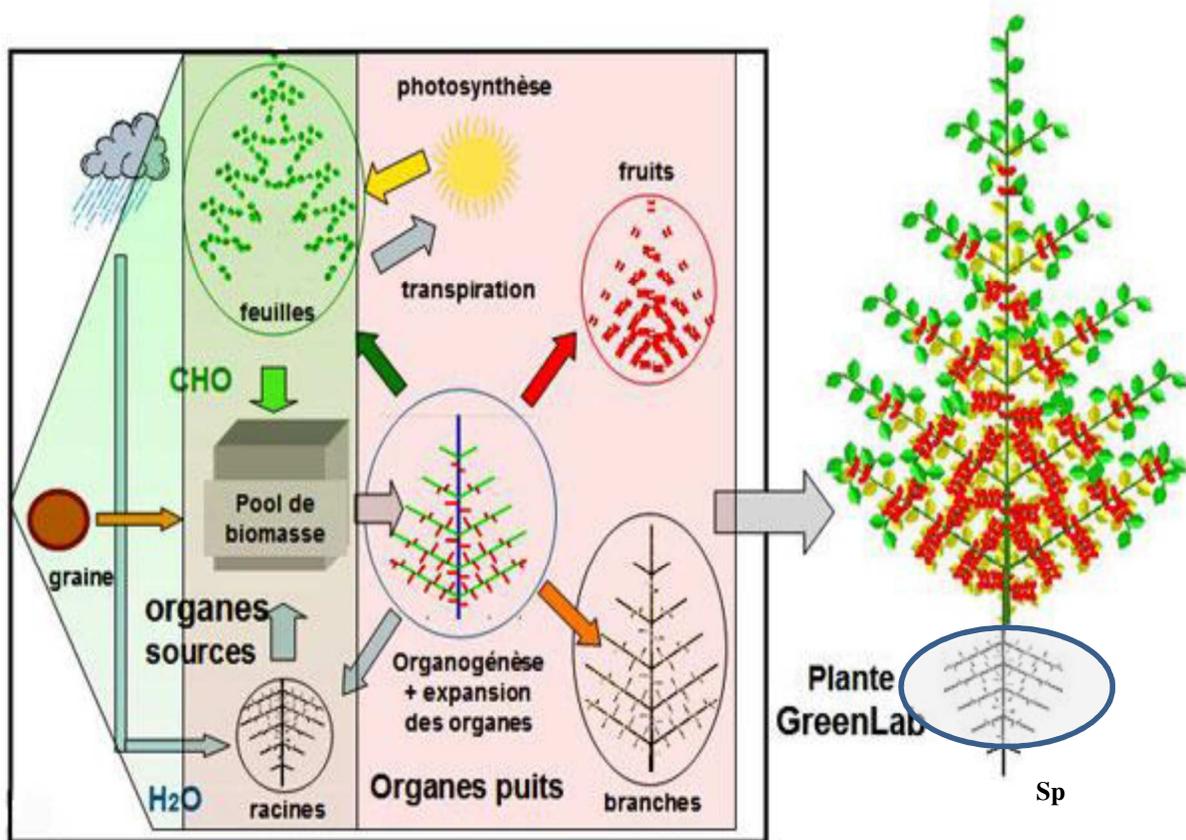


Figure 16 : Organigramme de la construction d'une plante par le modèle dynamique Greenlab

(De Reffye & Hu, 2003)

2.3.2.2 Notion de série organique

La première hypothèse de ce modèle fait appel à la notion de « série organique ». Buis (1984) avait évoqué la notion de série organique qui correspond à la disposition des organes le long des axes végétatifs. Dans leurs travaux, De Reffye et Jaeger (2013) définissent la série organique comme la variation de la masse des organes le long de l'axe porteur. Tous les axes d'un même âge physiologique (troncs ou branches) sont convertis à partir du sommet, en un seul axe moyen (Figure 17). Ce qui permet de classifier les axes en un petit nombre de catégories et donc de simplifier une architecture qui peut être complexe et volumineuse.

Les séries organiques sont constituées à partir de la biomasse sèche ou fraîche des organes. L'étude des séries organiques a pour but de déterminer par méthode inverse le fonctionnement source-puits des organes de la plante ; ce qui révèle la dynamique de la croissance s'appuyant sur l'architecture de la plante qui est statique au moment de son observation (Tondjo, 2016).

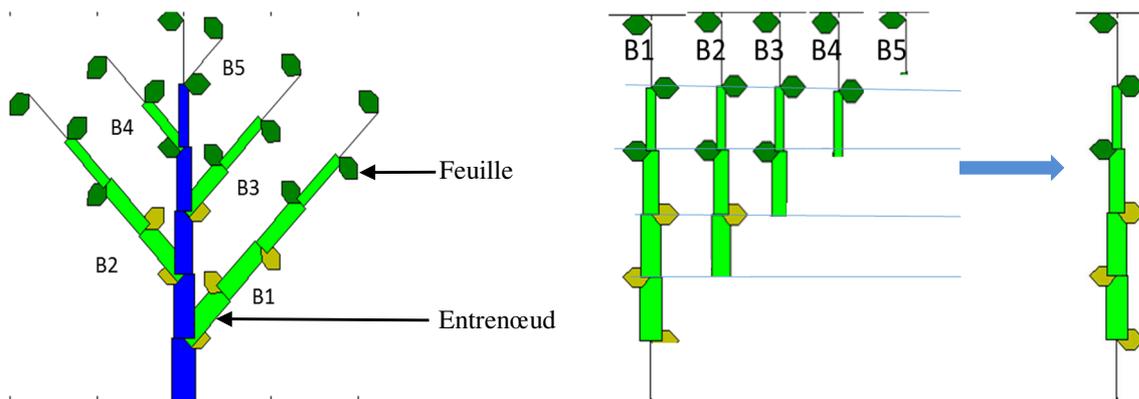


Figure 17 : Séries organiques (feuilles et entrenœuds) des branches de caféiers (Tondjo, 2016)

- Branche
- Tronc
-
- Feuille morte

2.3.2.3 Paramètres de croissance

Paramètres d'entrée du modèle

Les paramètres d'entrée du modèle pour l'étude de la croissance sont directement mesurés. Ce sont les informations utilisées pour modéliser l'acquisition et la répartition de la biomasse dans les plantes (De Reffye *et al.*, 2018).

- Le facteur climatique (**E**) : le facteur climatique E lie la croissance à l'énergie fournie par l'environnement. Ainsi, pour une culture en conditions de serre, on choisira plutôt de considérer la lumière comme le facteur déterminant ; le facteur E sera alors la radiation photosynthétique active (PAR). Dans des conditions de champ, on choisira plutôt l'évapotranspiration potentielle (ETP), éventuellement limitée par un stress hydrique. En absence de stress important, l'environnement fluctue peu autour d'une moyenne et peut être considéré comme constant ; c'est le cas des zones tropicales (De Reffye *et al.*, 2018).
- Le temps de fonctionnement des feuilles (**Tf**) : il correspond à la durée de vie des feuilles. C'est le temps en CD pendant lequel la feuille est assimilatrice. Le temps de fonctionnement s'obtient en comptant le nombre de feuilles vertes sur la tige principale.
- Le temps d'expansion des organes (**Ta**) : les organes créés par les méristèmes subissent une expansion. C'est le temps nécessaire, en cycle de développement, à l'organe pour atteindre sa taille définitive. À sa maturité, l'organe cesse d'être en compétition avec les autres et disparaît de la demande de la plante (De Reffye *et al.*, 2018).
- La masse surfacique de la feuille (**MSf**) : la feuille est considérée comme un volume aplati dont le rapport poids sec/surface est généralement constant pour une espèce. La surface d'une feuille est donc déduite si son poids sec et ce rapport poids sec / surface sont connus. La masse surfacique de la feuille est supposée stable au sein de l'échantillon. C'est une approximation car en réalité la masse surfacique d'une feuille peut varier légèrement en fonction des catégories d'axes pour un stade donné (De Reffye *et al.*, 2018).
- Le coefficient d'extinction de la lumière (**k**) intervenant dans la loi de Beer-Lambert : c'est la dérivée de la loi de Beer-Lambert qui calcule l'extinction de la lumière quand elle pénètre dans un milieu turbide. Elle permet la prise en compte, dans le calcul de la production photosynthétique, du taux de recouvrement des feuilles les unes sur les autres. Celui-ci limite l'interception de la lumière à la surface foliaire.

- La production topologique en organes de la plante : c'est le nombre total de chaque type d'organe.
- L'allométrie entre les puits des organes : les organes de même nature sont supposés avoir la même fonction variation de puits quelle que soit leur catégorie d'axes. Par contre, la force du puits change. Le rapport entre les poids secs des organes des différentes catégories est donc proportionnel au rapport des puits et est calculé en utilisant des allométries. La référence est le puits de l'organe d'âge physiologique 1 (le tronc), le puits de l'organe (P_o) d'âge physiologique p est donc $P_o(p)=k_p*P_o(1)$. Cela signifie que le puit d'un entrenœud d'âge physiologique p , par exemple, est k_p fois inférieur sur l'axe d'âge physiologique p que sur le tronc. L'allométrie (k_p) peut se mesurer directement en pesant les organes ou s'estimer par la méthode des moindres carrés (De Reffye *et al.*, 2018).

Paramètres de sortie du modèle

Cette catégorie de paramètres correspond aux paramètres cachés qui ne peuvent pas être mesurés expérimentalement mais, qui sont estimés par inversion du modèle. Ces paramètres décrivent le fonctionnement source-puits des organes de la plante et sont déterminés à partir de l'analyse des séries organiques relevées. En effet, la calibration de GreenLab utilise la méthode des moindres carrés généralisée pour ajuster au mieux les séries organiques observées et calculées en optimisant les paramètres source-puits du modèle Greenlab (De Reffye *et al.*, 2018). La dynamique de la croissance y est retrouvée, c'est-à-dire la production de biomasse et sa répartition par cycle en utilisant l'architecture de la plante qui est statique pendant le temps de son observation.

Les principaux paramètres de sortie sont :

- la biomasse initiale (Q_0) qui est proche du poids de la graine ;
- la résistance (R) qui est la résistance des feuilles à la transpiration ;
- la surface de production (S_p) de la plante qui est la surface efficace de production du feuillage. Elle est considérée constante chez les caféiers âgés ;
- les puits des organes (p) qui est le coût de construction de l'organe (entrenœud, feuille). Cette biomasse est prélevée dans le pool commun. La force de puit d'un organe varie selon son type, son âge physiologique et son âge chronologique. En général, elle croît depuis la création de l'organe jusqu'à un maximum, pour ensuite décroître et enfin s'annuler quand l'organe a atteint sa maturité ;

- le puits des cernes (**Pc**) et le coefficient de diffusion des assimilats (λ). La croissance secondaire (les cernes de bois) est soit prélevée dans le pool commun (Pc peut être estimé), soit lié aux feuilles assimilatrices présentes au-dessus selon la loi de (Pressler, 1865). La loi de Pressler stipule que la quantité de biomasse produite par le végétal serait directement liée à la surface de production de celui-ci (De Reffye *et al.*, 2018). Si $\lambda = 1$ c'est entièrement la loi de Pressler mais, si $\lambda < 1$, c'est en partie liée au pool commun.
- la quantité totale de biomasse produite (**Qt**).

2.3.2.4 Calcul de biomasse produite

Puit des organes

La quantité de biomasse produite est répartie dans chaque compartiment selon la demande de chacun de leurs puits respectifs. Généralement, il est possible de déterminer la fonction puits d'un organe en suivant sa croissance, par des mesures échelonnées pendant sa maturation, en utilisant les relations d'allométries entre les dimensions et les poids. Cette méthode empirique ne s'applique qu'aux fruits. Avec le modèle GreenLab, il est possible de les estimer directement sans suivi de croissance, par méthode inverse et à partir des mesures effectuées sur l'architecture de la plante (Kang *et al.*, 2008).

En effet, les paramètres des fonctions puits sont dits cachés. Le modèle définit donc au préalable, une fonction empirique dont la forme, contrôlée par des paramètres à estimer est suffisamment souple pour s'adapter aux évolutions numériques des valeurs des puits au cours de la maturation des organes (De Reffye *et al.*, 2018). Le puits d'un organe de type « o », d'âge physiologique « φ » et de temps d'expansion « T_o », en fonction de son âge chronologique « x » est modélisé à son cycle d'expansion x par la fonction : $P_o^\varphi(x) = P_o^\varphi \cdot F_o\left(\frac{x}{T_o}\right)$. Cette fonction est

normalisée sur son mode ; ce qui revient à écrire : $\max(F_o) = 1$.

Le paramètre P_o^φ est la force du puits de l'organe et $F_o\left(\frac{x}{T_o}\right)$ est la fonction de variation du puits liée à sa maturation. La forme d'une loi bêta choisie est très commode par sa plasticité et donne de bons résultats sur les plantes cultivées. Elle est définie par deux paramètres a et b sur

l'intervalle $[0,1]$: $f(x) = \frac{x^{a-1}(1-x)^{b-1}}{B(a,b)} : 0 < x < 1$.

Pratiquement, il faut donc mesurer empiriquement la durée d'expansion et estimer les paramètres a et b par méthode inverse sur les mesures.

De Reffye *et al.* (2018) ont montré que l'accroissement en poids de la tomate mesuré périodiquement pendant son expansion, s'ajustait à une loi bêta. Cette loi était très proche de la loi obtenue à partir des mesures du poids de l'organe sans suivi de croissance et dont les paramètres étaient identifiés par méthode inverse (Figure 18)

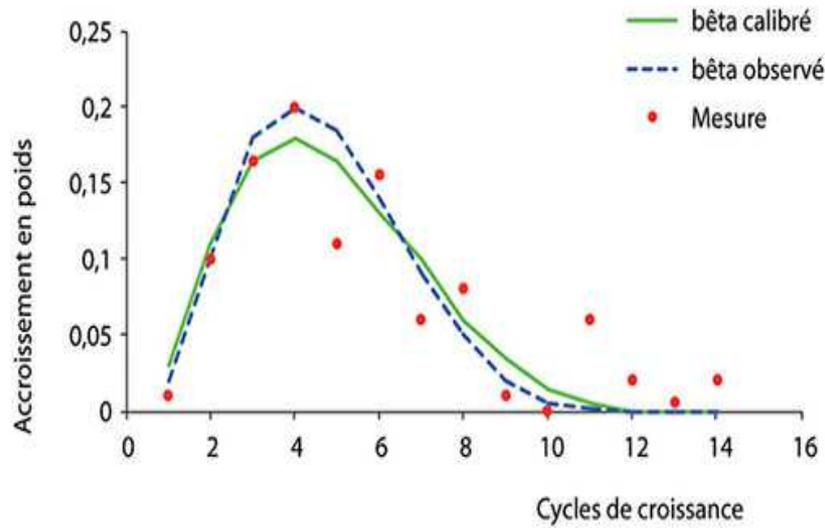


Figure 18 : Ajustement de loi bêta observée (ligne tiret) pendant l'accroissement en poids et la loi bêta simulée (ligne pleine) chez la tomate (De Reffye *et al.*, 2018)

La simulation a été faite par méthode inverse à partir des séries organiques du poids des fruits récoltés sans suivi de croissance.

Demande de la plante

Pour un cycle t donné, la demande $D(t)$ de la plante correspond à la somme des puits en croissance. Chaque organe de type o et d'âge physiologique φ a une fonction puits $P_o^\varphi(i)$ qui dépend de son âge chronologique i . Ces organes sont apparus au cycle $t - i + 1$ et sont en nombre N_o .

Il s'agit donc de multiplier le nombre d'organes dans les cohortes définies selon leur type et leur âge chronologique, par la valeur de la force de leur puits et de les sommer (De Reffye *et al.*, 2018). Cela permet de formuler l'expression de la demande de la plante au cycle « t »:

$$D(t) = \sum_{o, \varphi} \left(\sum_{i=1}^t N_o^\varphi(t-i+1) \cdot P_o^\varphi(i) \right)$$

Expansion d'un organe

Si la réserve de biomasse $Q(t-1)$ issue de la photosynthèse au cycle $t-1$ est connue, l'expansion de l'organe o au cycle t dont la durée est $\Delta t = 1$ vaut par définition :

$$\Delta q_o^\varphi(i, t) = P_o^\varphi(i) \cdot \frac{Q(t-1)}{D(t)} \cdot \Delta t$$

Soit $\Delta t = 1$, la biomasse accumulée dans l'organe âgé de i cycles de développements (CD) dans une plante âgée de t CD est la somme des expansions ; ce qui peut s'écrire :

$$q_o^\varphi(i, t) = \sum_{t=i}^t P_o^\varphi(t-i+1) \cdot \frac{Q(t-1)}{D(t)}$$

Production de biomasse de la plante

La production $Q(t)$ de la plante au cycle n dépend des productions des cycles précédents dont le résultat du fonctionnement est inscrit dans l'architecture (De Reffye *et al.*, 2018). Elle fait apparaître le paramètre de l'environnement (E), la résistance à la transpiration (R), la surface de la production (Sp) correspondante à un LAI (Leaf Area Index) individuel de la plante, le nombre de feuilles fonctionnelles (Na), le puits des organes (Pa) et la demande de tous les organes sur la période d'intégration $D(t)$. La quantité de biomasse produite par la plante à un cycle n est calculée selon l'équation suivante :

$$Q(t) = \frac{E(t) \cdot Sp}{R} \left(1 - \exp \left(- \frac{k}{e \cdot Sp} \sum_{i=t-T_f+1}^t \sum_{\varphi=1}^{mx\varphi} N_a^\varphi(i) \sum_{j=i}^t \frac{p_a^\varphi(j-i+1) Q(j-1)}{D(j)} \right) \right)$$

- t : Age chronologique de la plante en cycle de développement
- i : Age de l'organe a
- j : Cycle d'apparition de l'organe a
- $Q(t)$: Quantité totale de biomasse au cycle t de développement
- Sp : Surface de projection des feuilles
- $E(t)$: Paramètre de l'environnement au cycle t de développement, égal à 1
- R : résistance des feuilles à la transpiration
- k : Coefficient de Beer Lambert pour l'interception de la lumière
- e : Epaisseur moyenne d'une feuille ou masse surfacique (MSf)
- φ : Age physiologique
- $mx\varphi$: Age physiologique maximal

- Na : Nombre d'organes dans la cohorte
- Tf : Temps de fonctionnement des feuilles
- Pa : Puits des feuilles
- $D(t)$: Demande en biomasse de la plante au cycle t

Cette équation indique que la production totale de biomasse dépend des paramètres environnementaux (lumière, eau, température) qui gouvernent la photosynthèse.

La quantité (Q_t) représente la réserve totale en biomasse c'est à dire le pool commun. À chaque cycle, chaque organe puise de la biomasse dans le pool commun en fonction de son puits ; ce qui met tous les organes en compétition (De Reffye *et al.*, 2018).

2.3.3 Simulation de l'architecture des plantes

La simulation des plantes et des peuplements végétaux est la représentation de leur architecture en trois dimensions (3D). Elle se réalise en ajoutant des opérateurs géométriques aux paramètres du fonctionnement des méristèmes identifiés. L'image obtenue donne les nombres et les différents types d'organes produits par la plante à un âge donné sur la base du développement « stochastique » de la plante. La simulation de l'architecture d'une plante offre une matérialisation incomparable du résultat du fonctionnement écophysologique.

Pour simuler le développement des axes, GreenLab discrétise le temps de fonctionnement des méristèmes en Cycle Développement (CD) ; ce qui correspond au pas de temps nécessaire à la mise en place d'un phytomère par l'automate. En effet, à chaque cycle, un méristème en activité peut avec une certaine probabilité soit émettre un phytomère (succès), soit faire une pause ou avorter en cas d'échec (Zhao *et al.*, 2001 ; De Reffye *et al.*, 2018). Les pauses ne sont pas directement observables sur la plante. Ce qui offre deux modes de représentation des structures simulées : la structure chronologique et la structure topologique.

2.3.3.1 Structure chronologique

Dans cette représentation, chaque entité botanique a une probabilité d'existence qui dépend des paramètres du fonctionnement stochastique des méristèmes. Sa spécificité est qu'elle révèle les échecs probables rencontrés pendant la mise en place de l'axe végétatif. Dans ce cas, les pauses sont considérées comme des entités botaniques au même titre que les phytomères. Ces entités vides alternent avec ces derniers pour construire l'axe en fonction des renseignements fournis (De Reffye *et al.*, 2018). La structure chronologique est donc une représentation spatio-temporelle de la structure végétale qui montre tout le détail du développement car, les phytomères et les pauses sont affichés (Figure 19 : a et b).

2.3.3.2 Structure topologique

La structure topologique est la représentation des végétaux tels qu'ils sont vus sur le terrain. La structure topologique affiche les phytomères réalisés, donc la partie visible de la structure (Figure 19 : c et d). Les pauses (entités botaniques vides) sont supprimées et le temps reste caché (De Reffye *et al.*, 2018).

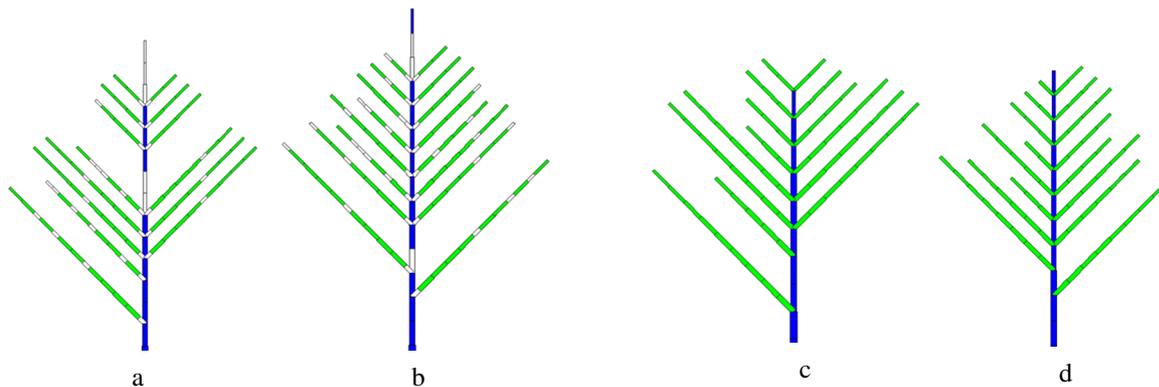


Figure 19 : Simulations stochastiques d'un caféier de paramètre $p=0.8$; $b=0.8$; $w=0.8$
(De Reffye *et al.*, 2018)

a et b représentent des structures chronologiques potentielles incluant les pauses
c et d représentent les structures topologiques potentielles sans les pauses

2.3.4 Quelques applications de GreenLab

La validation du modèle a été faite suite à une série d'expérimentations agronomiques réalisées sur diverses plantes cultivées (herbacées et arbres) en Côte d'Ivoire, Madagascar, France, Chine et aux Pays-Bas.

Les études pour optimiser l'utilisation des paramètres environnementaux ont été menées d'abord par Yan *et al.* (2004), Ma *et al.* (2007), Wu *et al.* (2012) puis par Fan *et al.* (2015) sur le maïs et le chrysanthème. Le modèle GreenLab a été utilisé pour prédire la production du blé (Kang *et al.*, 2008), de la tomate (Kang *et al.*, 2011), du concombre (Ma *et al.*, 2011), du cotonnier (De Reffye *et al.*, 1999) et du teck (Tondjo, 2016), en mettant en exergue la corrélation entre le rapport source-puits et la productivité.

2.4 Modélisation de l'architecture des caféiers

Le caféier est l'une des premières plantes ayant contribué à l'initiation du Modèle GreenLab par l'étude de son développement architectural (De Reffye, 1981a). En effet, l'étude de l'architecture des caféiers a débuté avec les travaux de De Reffye (1981a) qui a simulé le fonctionnement aléatoire des méristèmes et le développement des axes végétatifs (orthotropes et plagiotropes) du Robusta. Puis, Cilas *et al.* (2006) ont défini les idéotypes architecturaux qui permettaient de prédire la production des clones de *Coffea canephora*. Car, selon ces auteurs, ces traits architecturaux étaient hautement héréditaires et certains étaient fortement corrélés avec le rendement. Les travaux d'Andrianasolo (2012) ont permis d'utiliser des paramètres d'architecture de GreenLab pour analyser la diversité morphologique des espèces sauvages de caféiers endémiques de Madagascar. Ouattara (2013) a aussi utilisé les mêmes paramètres architecturaux pour analyser la diversité de 5 espèces sauvages en Côte d'Ivoire : *C. canephora*, *C. stenophylla*, *C. racemosa*, *C. pseudozanguebariae* et *C. heterocalyx*.

**Deuxième partie : MATÉRIEL ET
MÉTHODES**

Chapitre 1 : MATÉRIEL

1 Site d'étude

Les champs expérimentaux ont été mis en place à la station CNRA de Divo (5°46'04.07''N, 5°13'22.09''W). Ce site est à 17 km, au Sud de la ville de Divo, dans la région du Lôh djiboua, au Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire. Dans cette région, le climat est de type subéquatorial à quatre saisons typiques qui se succèdent : deux saisons de pluies dont une grande (mars-juin) et une petite (septembre-novembre) entrecoupées par deux saisons sèches dont une grande (décembre-mars) et une petite (juillet-août) (FAO, 2005). Caractérisée par des plaines d'altitude comprise entre 100 et 200 m, une végétation dominée par la forêt dense humide, la station est marquée par une pluviométrie moyenne de 1400 mm/an. Les températures oscillent entre 28 et 32°C, avec une amplitude journalière de 6 à 7°C. Le taux d'humidité est en moyenne de 80 % (Kouamé *et al.*, 2017). Les sols ferrallitiques sont profonds, acides et désaturés en bases échangeables (Perraud, 1971).

2 Matériel végétal

Le matériel végétal est composé de deux groupes de plantes. Le premier groupe concerne six espèces de caféiers : *Coffea canephora* (CAN), *Coffea stenophylla* (STE), *Coffea racemosa* (RAC), *Coffea pseudozanguebariae* (PSE), *Coffea liberica* var. *dewevrei* (DEW) et *Coffea liberica* var. *liberica* (LIB). Ces espèces sont originaires de l'Afrique de l'Ouest, du Centre et de l'Est et colonisent divers habitats. Elles sont toutes diploïdes ($2n = 2x = 22$ chromosomes) mais, présentent des caractéristiques architecturales contrastées.

Quinze à trente individus (génotypes) âgés de 1 an puis de 2 ans, de chaque espèce, ont été utilisés pour l'analyse architecturale (développement) et la production de biomasse (croissance). Par ailleurs, trois autres génotypes de chacune des espèces CAN, DEW et LIB ont été étudiés à quatre ans après la plantation, pour la détermination de la masse sèche des organes à partir de relations d'allométrie entre masse et/ou dimension des organes frais et leur masse sèche correspondante. Cette dernière étude a aussi été réalisée chez les six espèces un an après la plantation.

Le deuxième groupe de matériel végétal se compose de 154 génotypes de CAN issus d'un backcross : F1 (Guinéen P1 × Congolais P2) × Guinéen P3. L'utilisation d'un autre parent guinéen (P3) autre que le premier (P1) lors du retro croisement, permet d'éviter l'auto-incompatibilité. La descendance a été plantée en randomisation totale en 2000 à la station CNRA de Divo à une densité de 3000 pieds par hectare (2,5 x 1,5 m²). Ce matériel a permis de

rechercher les QTLs liés aux dimensions des entrenœuds, des feuilles, des fleurs, des fruits et des graines de la plante.

Chapitre 2 : MÉTHODES

1 Mise en place des essais

La conduite des essais s'est faite selon l'itinéraire technique de culture de caféier du CNRA : semis de graine, repiquage, préparation du terrain et plantation.

Les graines qui ont servi de semence sont issues de fruits mûrs (Figure 20a) récoltés sur un même pied mère pour chaque espèce. La date de récolte a varié en fonction de la période de maturation des fruits de chaque espèce. Après dépulpage, séchage puis départage, les graines ont été semées en bac, sur un lit de sable fin de rivière (Figure 20b). Le temps entre la germination et le stade feuilles cotylédonaires étalées a varié de 4 à 8 semaines.

Les plantules obtenues, suite à la germination des graines ont été repiquées dans des pots en polyester au stade feuilles cotylédonaires étalées (Figure 20c). Le suivi et l'entretien de la pépinière a consisté en l'arrosage journalier, au désherbage manuel et aux traitements à base de cypercal pour lutter contre les insectes destructeurs de feuilles.

La préparation du terrain a été faite manuellement (Figure 21). Il s'est résumé au défrichage, au brulis, au piquetage et à la trouaison. La plantation a été faite selon un dispositif en randomisation complète. Les écartements ont été de 1,5 m entre les pieds et de 3 m entre les lignes. Les plants ont été implantés en essai en 2015 à la station CNRA de Divo à une densité de 2500 pieds par hectare ($3 \times 1,5 \text{ m}^2$).

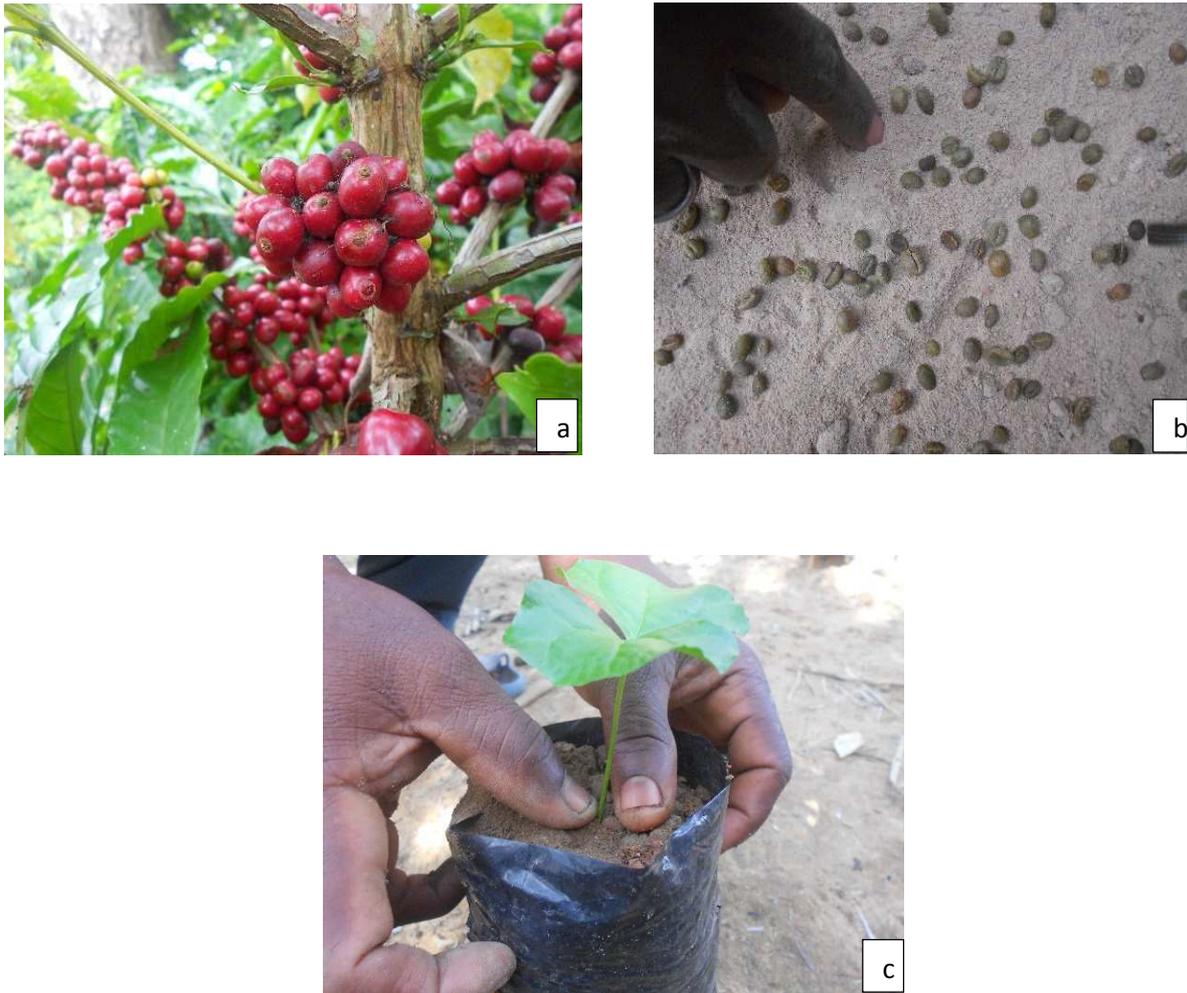


Figure 20 : Fruits mûrs (a), semis de graines (b) et plantule repiquée (c) de *Coffea canephora*

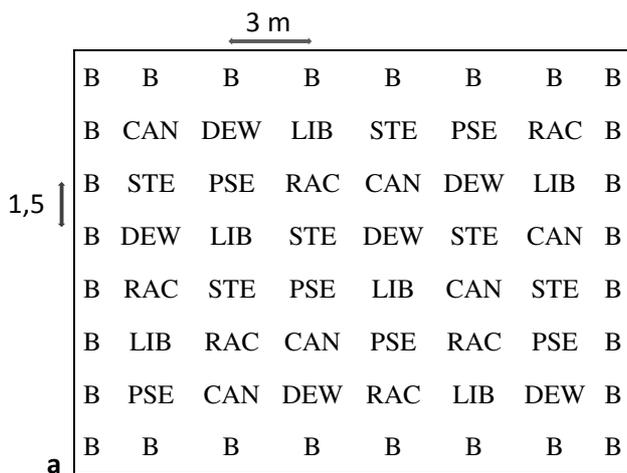


Figure 21 : Dispositif expérimental (a) et Parcelle expérimentale (b)

CAN, DEW, LIB, STE, PSE et RAC représentent les six espèces étudiées et B est une descendance de *Coffea canephora* utilisée comme plants de bordure.

2 Saisie et extraction des données

La saisie des données a été faite sous format Multiscale Trees Graph (MTG ; Godin & Caraglio, 1998) dans EXCEL. Cette méthode permet de mieux appréhender la structure des plantes. La composition de la structure des caféiers est décrite par la succession de phytomères qui sont organisés à différents niveaux d'organisation emboîtés les uns dans les autres (Barthélémy, 1991 ; Godin & Caraglio, 1998 ; Heuret, 2002) ; ce qui se traduit par une relation de décomposition par changement d'échelle (Godin & Caraglio, 1998). La lecture de la plante se fait dans le sens de l'édification de la plante. La topologie de la plante est définie par trois types de relation :

- relation de décomposition (exemple de la décomposition d'un axe en phytomère) ;
- relation de succession qui définit la création de deux entités par le méristème apical (exemple de la succession de deux phytomères) ;
- relation de filiation qui définit la mise en place d'une entité fille à partir d'une entité mère, par le processus de ramification.

Le formalisme de codage a été établi à partir des 3 relations citées ci-dessus. Ainsi, la topologie des arbres étudiés a été décrite avec les niveaux d'organisation suivants :

- N correspondant à l'individu ;
- A correspondant à l'axe ;
- e correspondant à l'entrenœud ;
- f correspondant à la feuille

Un index désigne l'ordre de ramification allant de 1 à 3 ou distingue deux feuilles opposées ou le rang du nœud de la base vers le sommet. Cet ensemble appelé vertex, est précédé d'un symbole qui rend compte de la relation topologique entre les entités. Les symboles « < », « + » et « / » font respectivement référence aux relations de succession, de filiation et de décomposition. Le sens de lecture du code se fait de la gauche vers la droite. Le symbole « ^ » permet de préciser qu'une relation fait référence au vertex situé au-dessus, dans la même colonne du tableur. Les variables mesurées (longueur, largeur et diamètre) ont été associées à l'entrenœud (e1, e2, e3,...) ou à la feuille (f1 ou f2).

Le fichier MTG (Figure 22) résume toutes les mesures effectuées sur le matériel pour l'étude de l'architecture et la production de biomasse.

Les données ont été extraites du format MTG avec le logiciel Xplo via la plateforme de logiciel AMAPstudio (Griffon & De Coligny, 2014). Les données extraites ont servi à la construction des différents fichiers cibles.

MTG:									
				Nombre	Longueur	Diametre1	Diametre2	Long feuill	Larg feuill
Code d'entité									
/N1									
	/A1			27					
	^e1				3.4	3.01	3.1		
		+f1							
		+A2		0					
		+f2							
		+A2		0					
	^e2				3.5	2.88	2.91		
		+f1							
		+A2		0					
		+f2							
		+A2		0					
	^e3				3.2	2.97	2.87		
		+f1							
		+A2		33					
		^e1			3.7	1.21	1.24		
			+f1						
			+A3	0					
			+f2						
			+A3	0					
	^e2				4	1.23	1.2		
		+f1							
		+A3		13					
		+f2							
		+A3		0					
	^e3				3.2	1.22	1.25		
		+f1							
		+A3		17					
		+f2							
		+A3		0					
	^e4				2	1.05	1.12		
		+f1							
		+A3		12					
		^e1			1.7	0.32	0.33		
			+f1						
		^e2			3.2	0.28	0.29		
			+f1					3.8	1.7
		^e3			1.3	0.29	0.28		
			+f1					6.2	2.3
		^e4			4.8	0.28	0.3		
			+f1					9	4.4

Figure 22 : Organisation d'un fichier MTG pour l'extraction des données

A1 (tronc), A2 (branches) et A3 (branches sur A2)

Long feuill (longueur de la feuille) et Larg feuill (largeur de la feuille)

3 Description des espèces

Une description générale des espèces a d'abord été faite sur les individus âgés de 2 ans. Les caractères étudiés sont : la hauteur du tronc (Htot), le diamètre basal du tronc (Dbasal), la surface des feuilles du tronc (SURF), la masse surfacique des feuilles du tronc (MSf), le nombre d'entrenœuds du tronc (Nbren), la longueur des entrenœuds (LEN) du tronc et des branches, le diamètre moyen des entrenœuds (DEN) du tronc et des branches, la longueur des feuilles (Lf) du tronc et des branches, la largeur des feuilles du tronc et des branches (lf).

4 Étude du développement

4.1 Calcul du phyllochrone

Le phyllochrone a été calculé en divisant le nombre de phytomères émis en un an par le tronc, par le nombre de jours (365 jours). Le phyllochrone spécifique correspond à la moyenne calculée chez les individus d'une espèce.

4.2 Calcul des paramètres de développement

4.2.1 Analyse des cimes et établissement du fichier cible

L'analyse des cimes consiste en l'analyse des tiges et des branches à partir de leur extrémité vers la base. Elle permet d'avoir par cohorte des phytomères de même âge et donc qui sont comparables. Pour chaque individu, l'analyse des cimes a consisté à compter à partir de l'apex, le nombre de phytomères de la tige principale ainsi que ceux des deux branches qui y sont présentes à chaque nœud. Tous les axes ont été mesurés.

Différents codes ont été utilisés pour caractériser les axes. Chaque nœud sera représenté par la présence ou pas de ramifications à l'aisselle de chaque feuille. Les codes sont :

- **0** pour l'absence de ramification ;
- **1, 3** ou **10** pour la présence, à l'aisselle d'une feuille, d'un rameau qui comporte respectivement 1, 3 ou 10 phytomères ;
- **999** pour une branche vivante dont le nombre de phytomères n'a pas été relevé ;
- **-111** pour dire que la base de la tige est atteinte.

À partir de ces codes, le fichier cible de la Figure 23 est constitué par espèce puis analysé par le programme `Gloups_Dev` sous le logiciel Matlab. Cette analyse permettra de calculer les paramètres **A** (probabilité de ramification des axes), **Na** (rang d'apparition des premiers rameaux sur la tige principale), **P** (probabilité de développement de la tige), et **B** (probabilité de développement des branches) et **W** (rapport de rythme).

5 Étude de la croissance

5.1 Établissement de relations d'allométrie entre les dimensions ou masse des organes frais et les masses sèches correspondantes

Pour cette étude, 3 individus âgés de 4 ans, de chaque espèce ont été entièrement découpés puis mesurés. Les organes ont été étudiés par âge physiologique spécifique selon la méthode d'évaluation de la biomasse du modèle GreenLab. Le rang de chaque phytomère à partir du sommet de l'axe est noté afin de le positionner dans l'axe porteur. Les organes mesurés sont les feuilles et les entrenœuds de l'axe principal A1 (tronc), les feuilles et les entrenœuds des axes A2 (branches), les feuilles et les entrenœuds des axes A3 (branches sur A2).

Une feuille par nœud a été prise en compte (Figure 24a). Sur chaque feuille, ont été mesurés :

- la longueur (Lf) qui est la longueur du limbe, a été déterminée à l'aide d'une règle suivant la nervure principale ;
- la largeur (lf) qui a été prise au milieu de la feuille ($1/2 L$), perpendiculairement à la nervure principale, à l'aide d'une règle ;
- la surface (SURF) ; pour cette mesure, la feuille a été scannée avec un scanner (HP G4010), puis l'aire a été déterminée avec le module Leaver, version Education du plugin (module d'extension) Toaster ;
- la biomasse sèche qui a été obtenue après séchage à l'étuve à 60 °C pendant 72H et pesage avec une balance de précision de 0,001 g.

Pour les entrenœuds (Figure 24b), les mesures ont concerné :

- la longueur (LEN) mesurée à l'aide d'une règle graduée ;
- le diamètre (DEN) mesuré au milieu de la longueur totale ($1/2 L$) avec un pied à coulisse ; le diamètre est la moyenne des diamètres mesurés dans deux directions perpendiculaires compte tenu de la forme parfois irrégulière des entrenœuds ;
- la biomasse sèche a été obtenue après séchage à l'étuve à 60 °C pendant 72H et pesage avec une balance de précision de 0,001 g ;
- le volume (VEN) a été calculé en attribuant à l'entrenœud les propriétés d'un cylindre de volume $VEN = \pi r^2 h$ ($r =$ rayon d'où la moitié du diamètre $= 1/2 DEN$; $h = LEN =$ longueur de l'entrenœud).

Des régressions ont été faites sur les différentes données pour établir les relations d'allométries.



Figure 24 : Feuille (a) et entrenœuds (b) de *Coffea liberica* var. *dewevrei*

a - feuille scannée 28 X 13 cm

5.2 Estimation de la masse sèche des organes par les relations d'allométrie : mesures non destructives

Les mesures ont été prises au champ directement sur l'arbre, de la base vers le sommet du tronc principal. La tige principale a été entièrement mesurée mais à chaque nœud, une branche a été considérée.

L'axe principal des individus de deux ans a été étudié par étage de cinq phytomères.

Il s'est agit de faire les mesures suivantes sur les organes frais :

- diamètre et longueur d'entrenœud A1, A2 et A3 ;
- longueur et largeur des feuilles A1, A2 et A3.

Ces mesures ont été faites de la même manière que celle de l'étude des allométries. Puis, la biomasse sèche des organes a été déterminée à partir des équations d'allométries.

5.3 Allométrie entre les puits des organes

Le coefficient d'allométrie (k_p) a été déterminé avec le poids des organes. Comme les allométries des entrenœuds ne concernent que la taille de la moelle qui correspond à la croissance primaire, elles ont été calculées à partir des mesures faites sur les cinq derniers entrenœuds non lignifiés de chaque catégorie d'axe, où la croissance secondaire est encore faible. La référence a été le puits de l'organe d'âge physiologique 1 (le tronc). À partir de ce coefficient, le puits des feuilles et des entrenœuds d'âges physiologique 2 et 3 (si nécessaire) ont été déterminés pour toutes les espèces.

5.4 Paramètres de l'environnement

Le climat du site expérimental a été considéré comme constant. L'efficacité climatique (E) a donc été normalisée à la valeur 1 pour rapprocher les relations source-uits.

5.5 Temps de fonctionnement et d'expansion

Le temps de fonctionnement (T_f) des organes qui correspond à la durée de vie des feuilles a été déterminé en comptant le nombre de nœud possédant des feuilles vertes sur la tige principale puis, ce nombre a été converti en cycle de développement.

Le temps d'expansion des feuilles et des entrenœuds (T_a) a été fixé en fonction des observations.

5.6 Constitution et analyse des séries organiques

Les données de biomasse sèche ont servi à constituer des séries organiques pour chaque type d'organe en fonction de l'âge physiologique. Les séries organiques ont été constituées avec les masses (g) des différents organes des axes à partir de la base. Tous les axes de même âge physiologique (A1, A2 ou A3) ont été convertis en un axe moyen.

Un fichier cible est généré en intégrant les paramètres de développement calculés dans le fichier paramètre de `Gloups_Gro`. Les séries organiques simulées tendent généralement avec une bonne approximation vers les séries organiques calculées qui sont tout de même intégré dans le fichier. `Gloups_GroA` lit ce fichier cible (Figure 25) renseigné pour calculer les paramètres cachés qui gouvernent la production.

Information										
Age_max		Dates_number								
	15		1							
dates_of_Plant_measurements										
	15									
blade_petiol_internode_fruitF_fruitM_layer_root										
	1	0	1	0	0	1	0			
Organ_production/CU										
Age		T_Bld1	T_Bld2	T_Int1	T_Int2	T_FrF1	T_FrF2	T_FrM		
	15		28			14	14	10	0	0
Blade-size/position/CU										
	0	15								
	15	-0.0001								
	14	-0.0001								
	13	-0.0001								
	12	-0.0001								
	11	-0.0001								
	10	-0.0001								
	9	-0.0001								
	8	-0.0001								
	7	-0.0001								
	6	-0.0001								
	5	0.4166								
	4	0.4299								
	3	0.5586								
	2	0.4026								
	1	0.172								
Blade-size/position/CU										
	0	15								
	15	-1								
	14	-1								
	13	-1								
	12	-1								
	11	-1								
	10	-1								
	9	-1								
	8	-1								
	7	0.2643								
	6	0.3298								
	5	0.3707								
	4	0.4419								
	3	0.378								
	2	0.2466								
	1	0.0579								

Figure 25 : Fichier cible lu par Gloups_groA (série organique des feuilles)

Âge max : âge maximal des individus en CD

Dates number : nombre de série de mesures

Dates of plant measurement : Date de mesures en CD

Les codes utilisés sont définis comme suit :

- « 0.4166 » ou « 0.2643 » indique la masse (g) des feuilles d'un phytomère
- « 0.0001 » pour la mortalité de l'organe
- « -1 » pour dire que la base de la tige est atteinte

5.7 Ajustement des paramètres

L'ajustement consiste en la calibration des paramètres fonctionnels proprement dite (Figure 26). Les paramètres cibles ont été ajustés aux données de terrain. Dans le principe, l'ajustement confronte les statistiques établies sur des réalisations aléatoires (la résistance des feuilles, la biomasse initiale, les puits des organes) obtenues par le simulateur avec les statistiques des données recueillies sur le terrain (paramètres topologiques du développement, poids secs des organes, temps d'expansion et de fonctionnement foliaire, surface foliaire). En effet, des valeurs attribuées par défaut permettent de calibrer un groupe réduit de paramètres. Les paramètres cibles ont été modifiés petit à petit, jusqu'à obtention d'une convergence acceptable.

La méthode des moindres carrés utilisée a fourni les moyennes et les écarts types des paramètres. Les écarts types ont été calculés sous l'hypothèse d'indépendance entre les paramètres « blue » (best linear unbiased estimator) ; ce qui n'est pas forcément réalisé (si un paramètre blue varie indépendamment des autres).

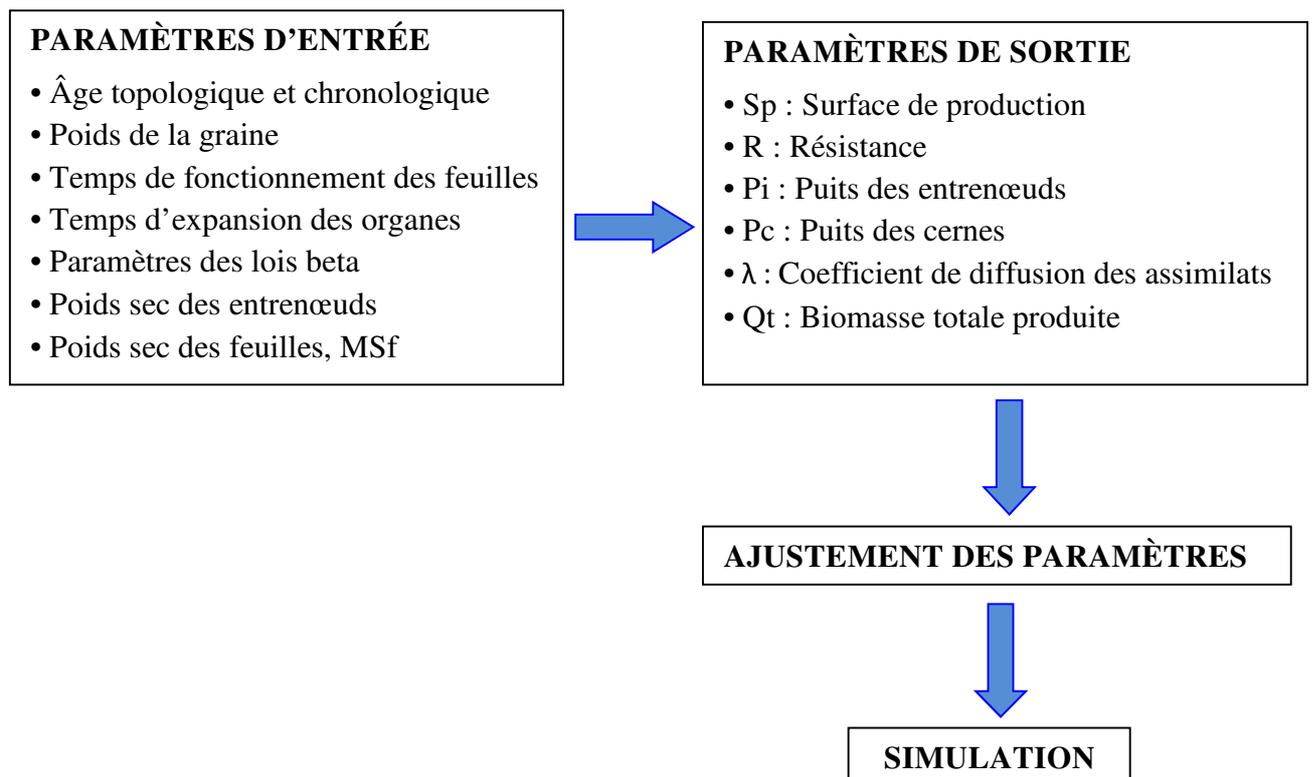


Figure 26 : Méthode d'ajustement des paramètres dans le modèle GreenLab

5.8 Simulation de la croissance

Groupes_groS associe à chaque organe, la quantité de biomasse produite. Dans ce cas, des paramètres topologiques et géométriques tels que le nombre d'axillaires par nœud, la longueur et le poids des organes (entrenœuds et feuilles), le diamètre des entrenœuds et les angles de branchement sont ajoutés au fichier lu (fichier paramètre).

6 Implémentation du modèle GreenLab

Le modèle GreenLab analyse le développement et la croissance des végétaux avec des opérateurs mis au point par De Reffye (2009) à l'AMAP et implémenté au logiciel MATLAB : Groupes (GreenLab Operator and Universal Plant Simulator). Deux modules de Groupes, basés sur la méthodologie GreenLab permettent la calibration chez les plantes à partir des données expérimentales. Ils sont intégrés dans le logiciel MATLAB dont la version R2012b a été utilisée pour les analyses des données de cette étude.

7 Recherche des loci des caractères architecturaux et de production de biomasse

7.1 Caractérisation morphologique des plantes

7.1.1 Mesure d'entrenœuds et de feuilles

Cinq branches ont été prélevées au hasard sur chaque individu (génotype) de sorte à couvrir au mieux, la hauteur totale de l'arbre. Le prélèvement a été fait en saison pluvieuse (avril) pour avoir des organes frais et en croissance. Les mesures suivantes ont été effectuées :

- la longueur (LEN) et le diamètre (DEN) des entrenœuds en fonction du rang pris à partir du sommet de la tige ;
- la longueur (Lf) et la largeur (lf) des feuilles en fonction du rang (comme l'entrenœud).

7.1.2 Mesures des fleurs, des fruits et des graines

Pour faciliter le comptage, les mesures des fleurs ont été effectuées sur les boutons floraux au stade « chandelle » présentées par la figure 27a. Sur cinq branches, le nombre de fleurs par nœud (NfLr) et la masse sèche des fleurs (MsFlr) ont été déterminés. Pour la masse, toutes les fleurs ont été récoltées et séchées à 60 °C à l'étuve pendant 72 H. Une fois sorties de l'étuve, 100 fleurs sèches prélevées au hasard, ont été pesées et remises dans le lot. Cette action a été répétée deux fois ; ce qui a permis d'avoir trois poids de 100 fleurs sèches par arbre.

Le nombre de fruits noués (NFR) par nœud (Figure 27b) a été déterminé sur cinq autres branches. À maturité (Figure 27c), les fruits ont été prélevés sur chaque génotype. Les fruits frais et secs ont été pesés avec la même méthode que celle des fleurs. Les données collectées sur les fruits se sont résumées au nombre de fruits noués (NFR), à la masse fraîche (MfFr) et à la masse sèche (MsFr) de 100 fruits.

Des fruits mûrs récoltés sur chacun de ces mêmes arbres, ont été fermentés (24 H dans l'eau), dépulés, lavés et séchés à l'ombre pendant un jour (24 H). Après déparchage du lot de graines, 30 graines normales et fraîches (non arrondie ou non caracoli) ont été mesurées (Figure 28). Sur chaque graine, la longueur (LGr), la largeur (LarGr) et l'épaisseur (EGr) ont été déterminées. Les deux premiers ont été mesurés à l'aide d'une règle mais, l'épaisseur de la graine a été prise à l'aide d'un pied à coulisse. Par ailleurs, après 72 H de séchage à 60 °C, les pesées à sec de 100 graines ont été faites comme celles des fleurs et des fruits donnant ainsi la masse sèche de 100 graines (MsGr). Toutes les pesées ont été faites avec une balance de précision 0,001g.

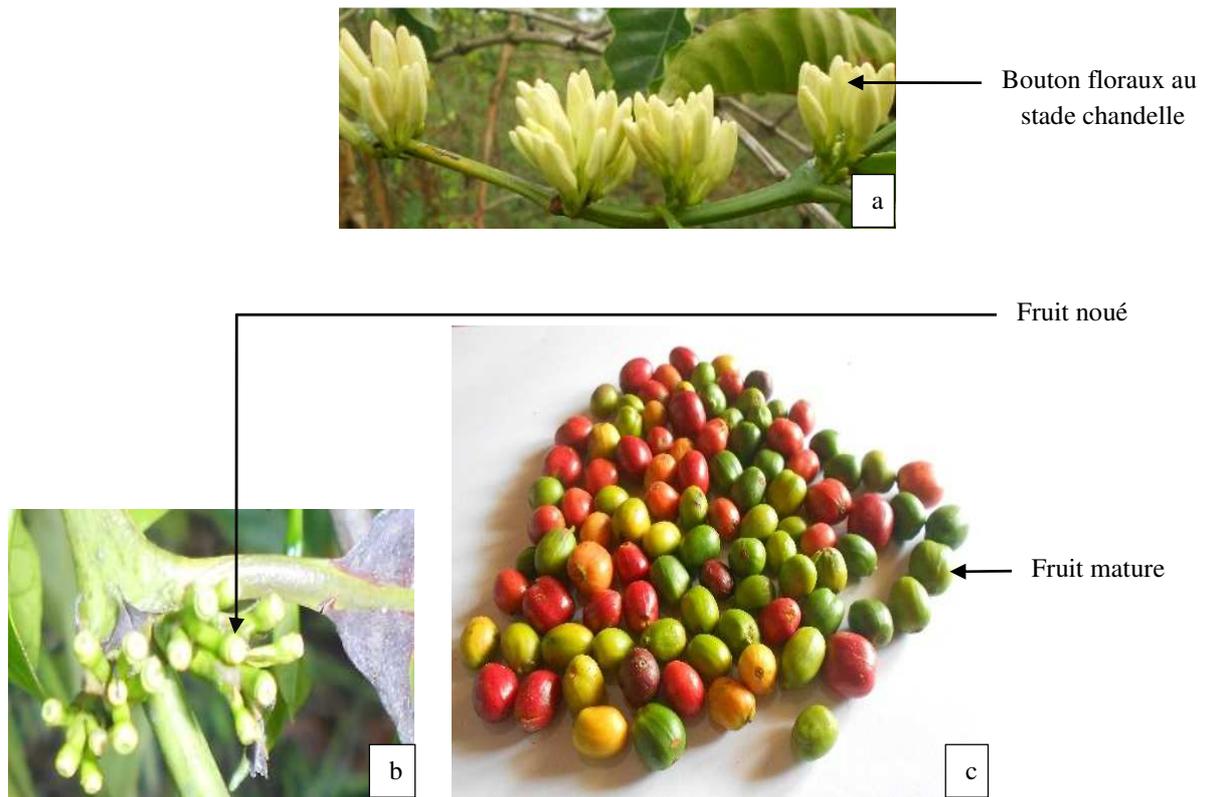


Figure 27 : Boutons floraux au stade chandelle(a), fruits noués (b) et fruits matures (c) de *coffea canephora*

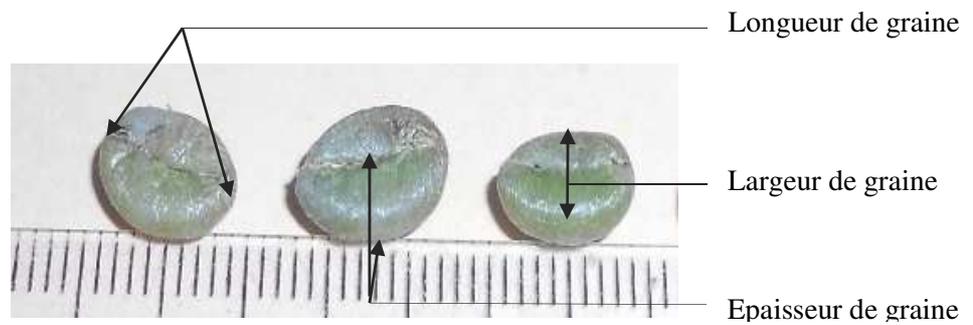


Figure 28 : Graines de *Coffea canephora*

7.2 Cartographie génétique

7.2.1 Extraction d'ADN

Cette manipulation a été faite au Laboratoire d'Amélioration Génétique de l'Université Nangui Abrogoua. L'ADN des feuilles fraîches de chaque individu a été extrait à l'aide du kit d'extraction Qiagen (Qiagen DNeasy Plant Maxi Kit) selon le protocole proposé par celui-ci. La quantification de l'ADN a été réalisée par mesure de l'absorbance à 260 nm avec un Nanodrop ND-1000 (NanoDrop Technologies, Inc). L'absorbance de 260/280 nm a permis de vérifier la qualité (pureté) de l'ADN. Cette dernière a été confirmée par migration sur gel d'agarose 1% (Figure 29) et comparée avec un standard de taille (smart ladder Eurogentec Réf. MW1700-10).



Figure 29 : Gel d'agarose montrant les bandes d'ADN de *Coffea canephora*

7.2.2 Génotypage par séquençage

La digestion enzymatique de l'ADN a été faite par la Plateforme de Génotypage de Montpellier. La plateforme a aussi fait la préparation des banques de fragments prêts au séquençage. Le séquençage Illumina a ensuite été réalisé par la plateforme INRA en Génomique et Transcriptomique GeT-PlaGe de Toulouse. L'appel des SNP (Single Nucleotide Polymorphism) a été fait sur la base du génome de référence de *Coffea canephora* (Denœud *et al.*, 2014), à l'Université de Cornell (USA).

7.2.3 Analyse des marqueurs SNP

Après alignement contre le génome séquencé et publié de *C. canephora* (Dencœud *et al.*, 2014), 103752 marqueurs nucléaires de type Single Nucleotide Polymorphism (SNP) ont été identifiés. Après tri avec le logiciel TASSEL 5.0 (Bradbury *et al.*, 2007), ont été retenus, seuls les 3 084 SNP :

- localisés sur les 11 pseudomolécules de *C. canephora* ;
- conformes à la constitution allélique des parents ;
- présentant moins de 20 % de données manquantes pour chaque locus et pour chaque individu.

La répartition aléatoire des marqueurs entre les différents groupes de liaison a été évaluée par un test χ^2 au seuil de 0,05. L'hypothèse nulle du test a été la répartition uniforme des marqueurs sur les groupes de liaison.

Par ailleurs, la conformité de la ségrégation des marqueurs à la loi mendélienne a été testée avec le test χ^2 de manière à différencier les marqueurs distordus des non distordus. La distorsion de ségrégation (DS) au sein d'une population, est une déviation significative des proportions des individus, d'une classe génotypique donnée par rapport au ratio attendu qui est de 1:1 dans le cas d'un croisement backcross (Xu *et al.*, 1997 ; Castro *et al.*, 2011).

La significativité du test a été interprétée pour caractériser chacun des marqueurs (Tableau I). Un test du χ^2 significatif traduit une distorsion de ségrégation.

Tableau I : Table de correspondance entre la valeur de significativité du test de χ^2 et l'interprétation de la conformité de la ségrégation des marqueurs chez la descendance vis-à-vis des lois de Mendel

P-value (p)	Significativité	Interprétation
$0,05 < p$	NS	marqueur normal
$0,01 < p \leq 0,05$	*	Marqueur faiblement distordu
$0,001 < p \leq 0,01$	**	Marqueur moyennement distordu
$p \leq 0,001$	***	Marqueur fortement distordu

NS : non significatif

7.2.4 Construction de la carte génétique

La carte génétique a été construite indépendamment de la carte physique avec le logiciel MapDisto version 1.7.5 (Lorieux, 2012). Aux marqueurs SNP retenus, ont été ajoutés les marqueurs utilisés par Leroy (Leroy *et al.*, 2011) pour cartographier la même population. Les marqueurs utilisés par ce dernier sont composés de microsatellites (SSR), des dérivés de séquences EST (Expressed Sequence Tag) provenant des banques enrichies en gènes ou de séquences terminales de BAC (Bacterial Artificial Chromosomes), des fragments de gènes intervenants dans le métabolisme du sucre, des lipides, de la caféine et de l'acide chlorogénique et enfin des fragments d'ADN liés à la tolérance à la sécheresse chez le caféier (Leroy *et al.*, 2011).

Pour éviter les fausses liaisons, les loci distordus au-delà du seuil de 1 % (p-value <0,01) ont été éliminés. La cartographie a consisté d'abord à constituer des groupes de liaisons (LG) avec un LOD score (rapport de vraisemblance entre la liaison et l'indépendance de deux marqueurs) minimum de 3 et un seuil maximal de recombinaison de 30 % par la méthode « Test deux points ». Puis, chaque groupe a subi une analyse minutieuse et les loci présentant des doubles recombinaisons ont été supprimés de la carte en les marquant comme « gènes flanquants ». Le meilleur ordre de marqueurs a été généré à l'aide des commandes « AutoCheckInversions » et « AutoRipple ».

Enfin, les distances (en cM) entre les marqueurs ont été estimées en utilisant la fonction de Kosambi (Kosambi, 1944). Cette fonction de cartographie comme toutes les autres, transforme les fréquences de recombinaison (**r**) en distance (**d**) qui elles, sont additives. Mais, sa particularité est qu'elle prend en compte les crossing over multiples avec une probabilité d'interférence (C'est le fait que la présence d'un crossing-over dans une zone réduit la probabilité d'en observer un autre dans le voisinage). Les distances génétiques sont calculées à partir de l'équation suivante : $d = 1/4 \log (1 + 2 r/1-2 r)$.

7.2.5 Recherche de QTLs

7.2.5.1 Analyse de la distribution des caractères morphologiques

La distribution des variables a été analysée avec le test de normalité de Shapiro-Wilk au risque de 95 %. Les caractères qui n'ont pas suivi la loi normale (p -value > 0,05), ont été normalisés par la transformation *rnttransform* (rank-based inverse normal transformation). Le test de normalité, l'analyse descriptive et l'étude de la corrélation entre les caractères ont été faits avec le logiciel R-3.4.1.

7.2.5.2 Cartographie de QTLs

La détermination des QTLs a été réalisée en utilisant la méthode de cartographie par intervalles composites ou Composite Interval Mapping ou CIM (Zheng, 1994). La cartographie d'intervalle composite ajuste des paramètres pour un QTL cible dans un intervalle tout en ajustant simultanément les coefficients de régression des «marqueurs cofacteurs» pour tenir compte de la variance causée par les QTLs non ciblés. Cette approche a pour principe d'éliminer l'effet des QTLs à effets dominants ; elle permet donc une précision de localisation des loci (cas de deux QTLs sur le même intervalle) et de minimiser l'effet des gènes majeurs liés à la position testée. La méthode CIM implémentée dans le logiciel Windows QTL cartographer 2.5 (Wang *et al.*, 2012) a été appliquée avec les paramètres suivants :

- le Modèle 6 ; modèle standard par défaut qui sélectionne certains marqueurs du QTL comme cofacteurs (5 marqueurs dans cette étude) pour contrôler le locus ciblé en utilisant des paramètres supplémentaires tels que la taille de la fenêtre égale à 10 cM (la taille de la fenêtre bloquera de chaque côté, des marqueurs flanquants le site ciblé) et une vitesse de marche de 1 cM (Intervalle de balayage du génome) ;
- la méthode de régression de « Forward »;
- un Test de 1000 itérations (Churchill & Doerge, 1994) qui permet de déterminer le seuil optimal de détection de QTLs par « permutation aléatoire » des données ;
- un seuil (LOD score) déterminé au risque de 5% ; le niveau de seuil contrôle le taux d'erreurs ; un LOD score de 3 par exemple, signifie que l'existence d'un QTL est 1000 fois plus probable que son absence.

8 Analyse statistique des données

Pour l'analyse exploratoire, une analyse descriptive des six espèces a d'abord été faite pour calculer les moyennes et les écartypes de toutes les variables. Puis, la comparaison des moyennes a été effectuée par une analyse de variance à un facteur (ANOVA) ou un test non paramétrique (test de Kruskal-Wallis) suivi du test de Student Newman-Keuls (SNK) à un niveau de significativité de 5%. La corrélation entre les caractères a été déterminée par la méthode de Pearson et l'analyse en composante principale (ACP) a permis de mieux visualiser les relations entre les variables et entre les espèces. Une ACP a également été faite sur les paramètres du modèle pour visualiser leur corrélation ainsi que le regroupement des espèces en fonction de ces paramètres.

Les équations allométriques ont été obtenues par analyse de régression et les paramètres de croissance du modèle GreenLab ont été comparés deux à deux au seuil de 5%.

Toutes ces analyses ont été effectuées avec la version 3.4.1 du logiciel R.

Troisième partie : RÉSULTATS ET DISCUSSION

Chapitre 1 : RÉSULTATS

1 Analyse exploratoire

1.1 Description des espèces

1.1.1 Hauteur, diamètre basal et masse surfacique des arbres

La variabilité interspécifique de la hauteur totale (Htot), du diamètre basal des tiges (Dbasal) et de la masse surfacique des feuilles (MSf) est hautement significative ($p < 0,001$).

Les résultats présentés dans le tableau II, montrent que les arbres les plus grands sont ceux de *Coffea racemosa* ($186 \pm 25,11$ cm) tandis que les arbres de *C. canephora* ($115,5 \pm 16,35$) et PSE ($108,57 \pm 19,34$) sont les plus courts.

L'espèce *Coffea stenophylla* présente les plus faibles valeurs de diamètre basal et de masse surfacique ($1,56 \pm 0,36$ cm et $7,48 \pm 1,7$ g/cm² respectivement.). Contrairement à cette espèce, les individus de *C. liberica* var. *dewevrei* et de *C. liberica* var. *liberica* ont les plus grands diamètres à la base ($3,16 \pm 0,34$ cm et $2,71 \pm 0,26$ cm, respectivement), leurs feuilles sont les plus épaisses avec les plus grandes masses surfaciques ($14,06 \pm 3,6 \cdot 10^{-3}$ g/cm² pour DEW et $11,77 \pm 3 \cdot 10^{-3}$ g/cm² pour LIB).

Tableau II : Description et comparaison des critères des espèces à deux ans

Espèce	Effectif	Dbasal (cm)	SURF (cm ²)	MSf (10 ⁻³ g/cm ²)	Htot (cm)
CAN	15	2,53 ± 0,3 bc	73,42 ± 26,74 c	9,49 ± 2,5 b	115,5 ± 16,35 d
DEW	15	3,16 ± 0,34 a	156,8 ± 86,79 a	14,06 ± 3,6 a	148,7 ± 15,49 b
LIB	15	2,71 ± 0,26 b	132,03 ± 55,64 b	11,77 ± 3 ab	141,2 ± 23,9 bc
STE	13	1,56 ± 0,36 e	13,77 ± 3,97 d	7,48 ± 1,7 c	125,7 ± 15,45 cd
PSE	11	2 ± 0,32 d	18,66 ± 7,29 d	12,82 ± 2,6 a	108,57 ± 19,34 d
RAC	9	2,32 ± 0,4 c	6,61 ± 1,93 d	9,9 ± 1,8 b	186 ± 25,11 a

Pour chaque caractère, les valeurs portant les mêmes lettres sont statistiquement égales

Htot : Hauteur du tronc, Dbasal : Diamètre basal du tronc, SURF : Surface des feuilles du tronc,

MSf : Masse surfacique des feuilles du tronc

CAN : *Coffea canephora*

DEW : *Coffea liberica* var. *dewevrei*

LIB : *Coffea liberica* var. *liberica*

STE : *Coffea stenophylla*

PSE : *Coffea pseudozanguebariae*

RAC : *Coffea racemosa*

1.1.2 Entrenœud et feuilles

Les dimensions et le nombre des entrenœuds ont été étudiés selon le type d'axe (Tableau III). La différence du nombre d'entrenœuds du tronc (Nbren) entre les espèces est hautement significative ($p < 0,001$). Les espèces *Coffea liberica* var. *dewevrei* (DEW) et *C. liberica* var. *liberica* (LIB) ont les plus faibles nombres d'entrenœuds ($20,4 \pm 0,83$ et $21,73 \pm 0,46$, respectivement) tandis que les individus de *C. racemosa* (RAC) ont le plus grand nombre moyen d'entrenœuds ($53 \pm 1,87$).

La variabilité de la longueur moyenne des entrenœuds est très forte entre les espèces ($p < 0,001$) et faible entre les types d'axe spécifique ($p < 0,01$). Les espèces DEW et LIB ont présenté les entrenœuds les plus longs quel que soit le type d'axe. Les longueurs ont été rangées de $6,82 \pm 2,03$ cm pour LIBA1 (tronc des individus de LIB) à $7,98 \pm 1,27$ cm pour DEWA2 (branches des individus de DEW). La plus faible longueur moyenne d'entrenœud a été présentée par RAC. Chez toutes les six espèces, les entrenœuds des branches et ceux de la tige ont présenté statistiquement les mêmes longueurs (Tableau III).

Contrairement à la longueur, les différences de diamètre des entrenœuds observées sont très hautement significatives ($p < 0,0001$) aussi bien entre les espèces qu'entre les axes. Les diamètres des entrenœuds de DEW et LIB ont été les plus grands, suivis de CAN. Les plus faibles valeurs a été celles de STE : elles ont été de $0,9 \pm 0,35$ cm et $0,19 \pm 0,03$ cm respectivement pour STE1 et STE2. Toutes les branches ont présenté des diamètres d'entrenœuds statistiquement égaux quelle que soit l'espèce.

La longueur et la largeur des feuilles varient fortement entre les espèces ($p < 0,0001$), mais, ne varie pas entre les types d'axes.

Les plus longues et larges feuilles ont été celles de DEW et LIB. Les feuilles de LIB sont plus longues que celles de DEW qui sont les plus larges. En revanche, les feuilles de RAC ont été les plus petites de taille.

Tableau III : Description et comparaison des critères des espèces en fonction du type d'axes à deux ans.

Espèce	LEN	DEN	Lf	lf	Nbren
CANA1	4,57 ± 1,43 cd	1,41 ± 0,54 b	10,82 ± 2,22 b	5,44 ± 1,05 d	26,33 ± 0,61 c
CANA2	4,86 ± 0,39 c	0,4 ± 0,05 d	12,36 ± 1,32 b	5,7 ± 0,64 d	
DEWA1	7,15 ± 1,97 ab	1,93 ± 0,68 a	19,94 ± 4,2 a	13,59 ± 3,07 a	20,4 ± 0,83 e
DEWA2	7,98 ± 1,27 a	0,6 ± 0,12 d	19,06 ± 1,23 a	11,9 ± 1,5 b	
LIBA1	6,82 ± 2,03 b	1,73 ± 0,65 a	19,76 ± 3,6 a	10,34 ± 2,57 c	21,73 ± 0,46 d
LIBA2	7,31 ± 1,01 ab	0,57 ± 0,09 d	20,08 ± 1,14 a	10,59 ± 0,78 c	
STEA1	3,77 ± 1,11 de	0,9 ± 0,35 c	7,5 ± 1,53 c	2,68 ± 0,43 e	33,69 ± 2,69 b
STEA2	2,63 ± 0,4 f	0,19 ± 0,03 d	8,62 ± 0,55 c	2,53 ± 0,24 e	
PSEA1	3,89 ± 1,06 de	1,14 ± 0,45 bc	5,41 ± 3,02 de	2,52 ± 0,54 e	26 ± 2,28 c
PSEA2	3,6 ± 0,27 de	0,36 ± 0,11 d	6,85 ± 0,56 cd	2,94 ± 0,23 e	
RACA1	3,26 ± 0,97 ef	1,31 ± 0,57 b	3,79 ± 0,62 e	1,99 ± 0,43 e	53 ± 1,87 a
RACA2	2,61 ± 0,35 f	0,37 ± 0,08 d	3,85 ± 0,35 e	1,89 ± 0,09 e	

Pour chaque caractère, les valeurs portant les mêmes lettres sont statistiquement égales.

Nbren : Nombre d'entrenœuds du tronc, LEN : Longueur des entrenœuds, DEN : Diamètre moyen des entrenœuds, Lf : Longueur des feuilles, lf : Largeur des feuilles.

CANA1 : tronc de *Coffea canephora*

CANA2 : branches de *Coffea canephora*

DEWA1 : tronc de *Coffea liberica* var. *dewevrei*

DEWA2 : branches de *Coffea liberica* var. *dewevrei*

LIBA1 : tronc de *Coffea liberica* var. *liberica*

LIBA2 : branches de *Coffea liberica* var. *liberica*

STEA1 : tronc de *Coffea stenophylla*

STEA2 : branches de *Coffea stenophylla*

PSEA1 : tronc de *Coffea pseudozanguebariae*

PSEA2 : branches de *Coffea pseudozang*

RACA1 : tronc de *Coffea racemosa*

RACA2 : branches de *Coffea racemosa*

1.1.3 Évolution de la longueur des entrenœuds du tronc en fonction des espèces

D'une manière générale, l'évolution des longueurs des entrenœuds du tronc a été irrégulière avec la même allure chez toutes les espèces, à un an comme à deux ans (Figure 30 et 31). Toutefois, les espèces ont présenté des entrenœuds plus courts à la base et des longueurs d'entrenœuds décroissantes vers l'apex. De plus, il a été observé une phase particulière de longs entrenœuds qui a été plus marquée chez *Coffea liberica* var. *dewevrei* et *C. liberica* var. *liberica*.

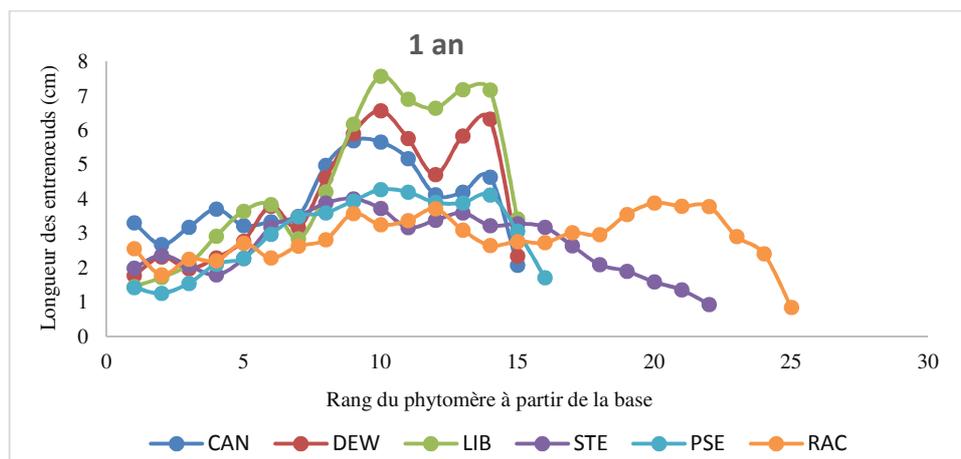


Figure 30 : Évolution de la longueur des entrenœuds de la base au sommet du tronc en fonction des espèces à un an

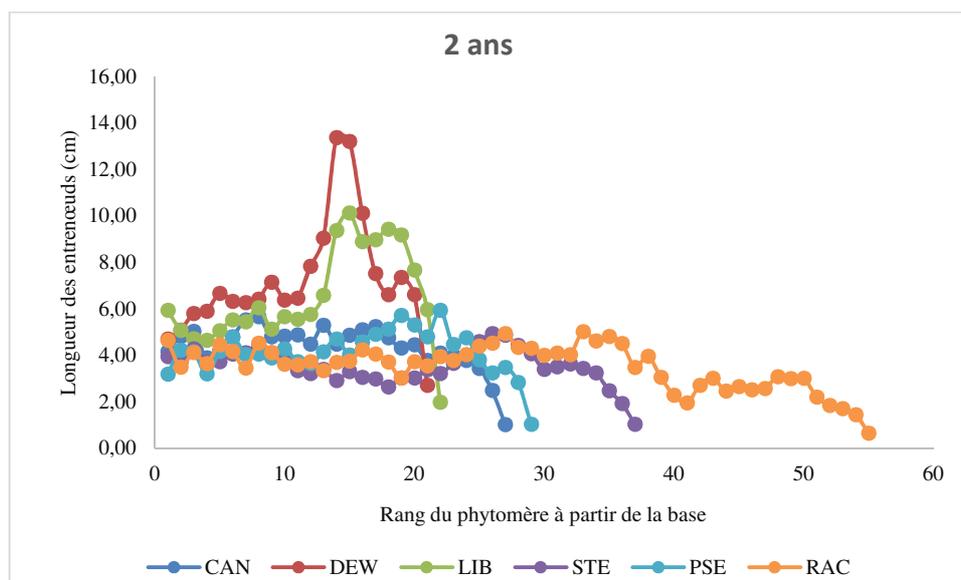


Figure 31 : Évolution de la longueur des entrenœuds de la base au sommet du tronc en fonction des espèces à deux ans

CAN (*Coffea canephora*), DEW (*Coffea liberica* var. *dewevrei*), LIB (*Coffea liberica* var. *liberica*)
STE (*Coffea stenophylla*), PSE (*Coffea pseudozanguebariae*) et RAC (*Coffea racemosa*)

1.1.4 Évolution du diamètre des entrenœuds du tronc en fonction des espèces

Pour toutes les espèces, le diamètre des entrenœuds décroît régulièrement de la base vers l'apex de l'axe principal (Figure 32 et 33). L'évolution des diamètres des entrenœuds des individus à un an a été la même que celle observée à deux ans.

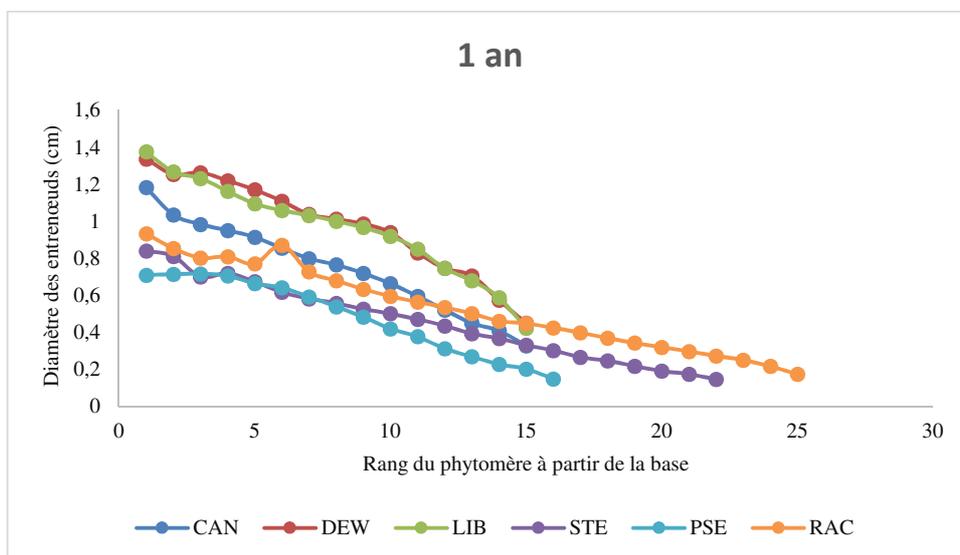


Figure 32 : Évolution du diamètre des entrenœuds de la base au sommet du tronc en fonction des espèces à un an

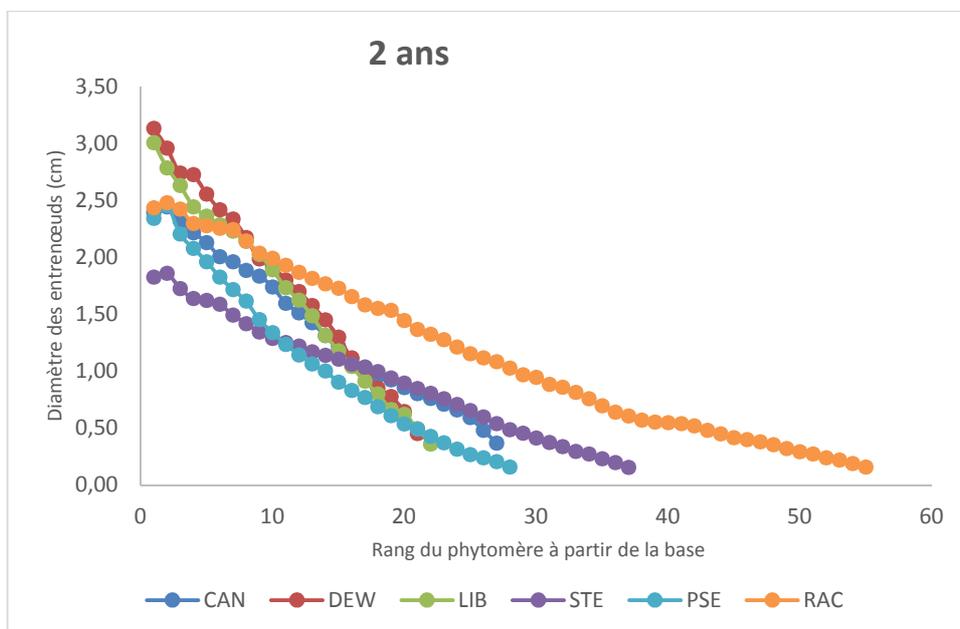


Figure 33 : Évolution du diamètre des entrenœuds de la base au sommet du tronc en fonction des espèces à deux ans

CAN (*Coffea canephora*), DEW (*Coffea liberica* var. *dewevrei*), LIB (*Coffea liberica* var. *liberica*)
STE (*Coffea stenophylla*), PSE (*Coffea pseudozanguebariae*) et RAC (*Coffea racemosa*)

1.2 Analyse des caractères

1.2.1 Relations entre les caractères

L'analyse de la matrice de corrélation (Tableau IV) des différents caractères révèle au risque de 5 %, une forte corrélation positive ($r > 0,8$) entre la longueur des entrenœuds (LEN), la longueur et la largeur des feuilles (Lf et lf) et la surface foliaire (SURF) ; cette relation est moins forte entre ces quatre facteurs et la masse surfacique (MSf) avec une corrélation proche de 0,6. En outre, LEN, Lf, lf, SURF et MSf sont négativement corrélés au nombre d'entrenœuds (Nbren). D'autre part, le diamètre des entrenœuds (DEN) est positivement corrélé au diamètre basal (Dbasal), à SURF et à MSf ($r > 0,7$). Seul, le nombre d'entrenœuds (Nbren) est lié à la hauteur totale ($r = 0,66$).

Tableau IV : Matrice de corrélation entre huit variables mesurées chez les espèces

	LEN	DEN	Lf	lf	Nbren	Dbasal	SURF	MSf	Htot
LEN	1								
DEN	0,36	1							
Lf	0,93	0,32	1						
lf	0,96	0,42	0,97	1					
Nbren	-0,69	-0,47	-0,73	-0,68	1				
Dbasal	0,83	0,98	0,77	0,86	-0,40	1			
SURF	0,98	0,92	0,98	0,99	-0,71	0,87	1		
MSf	0,65	0,71	0,52	0,64	-0,52	0,69	-0,52	1	
Htot	0,08	0,30	-0,01	0,09	0,66	0,31	0,02	0,02	1

LEN : Longueur des entrenœuds
 DEN : Diamètre moyen des entrenœuds
 Lf : Longueur des feuilles
 lf : Largeur des feuilles
 Nbren : Nombre d'entrenœuds du tronc
 Dbasal : Diamètre basal du tronc
 SURF : Surface des feuilles du tronc
 MSf : Masse surfacique des feuilles du tronc
 Htot : Hauteur du tronc

1.2.2 Relation entre la hauteur et le diamètre à la base du tronc

La relation entre le diamètre basal et la hauteur de l'axe principal A1 des 6 espèces a été étudiée à 1 an (Figure 34) et à 2 ans (Figure 35). La différence entre les espèces est plus nette à deux ans. Par ailleurs, la dispersion des points confirme la très faible corrélation positive entre ces deux caractères.

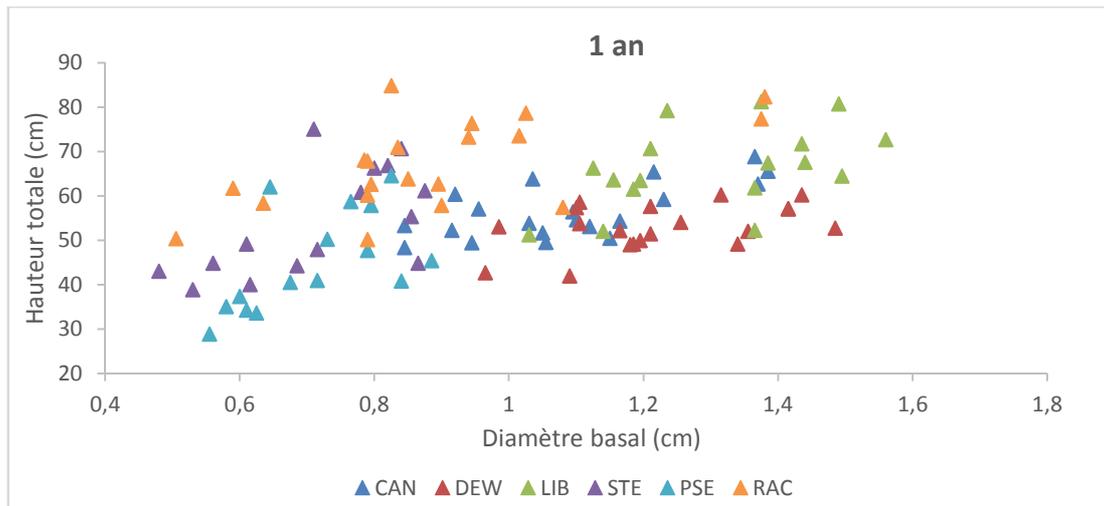


Figure 34 : Représentation de la hauteur totale en fonction du diamètre basal des espèces à un an

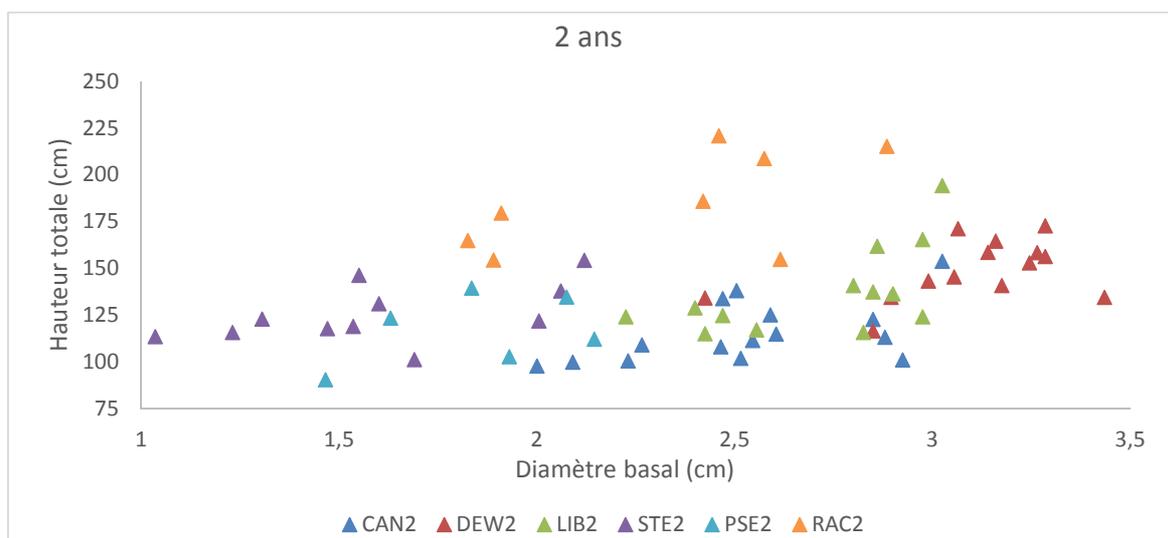


Figure 35 : Représentation de la hauteur totale en fonction du diamètre basal des espèces à deux ans

CAN (*Coffea canephora*), DEW (*Coffea liberica* var. *dewevrei*), LIB (*Coffea liberica* var. *liberica*)
STE (*Coffea stenophylla*), PSE (*Coffea pseudozanguebariae*) et RAC (*Coffea racemosa*)

1.2.3 Relation entre la hauteur et le nombre d'entrenœuds du tronc

L'étude de la relation entre la hauteur et le nombre d'entrenœuds présente un gradient allant des espèces de petite taille avec un faible nombre d'entrenœuds (*Coffea liberica* var. *dewevrei* et *C. liberica* var. *liberica*) vers les espèces caractérisées par une hauteur et un nombre d'entrenœuds élevés (*C. pseudozanguebariae* et *C. racemosa*). Pour un nombre d'entrenœuds relativement similaire, une grande variabilité de hauteur a été observée à l'intérieur de chaque espèce ; et cela, à un an (Figure 36) comme à deux ans (Figure 37).

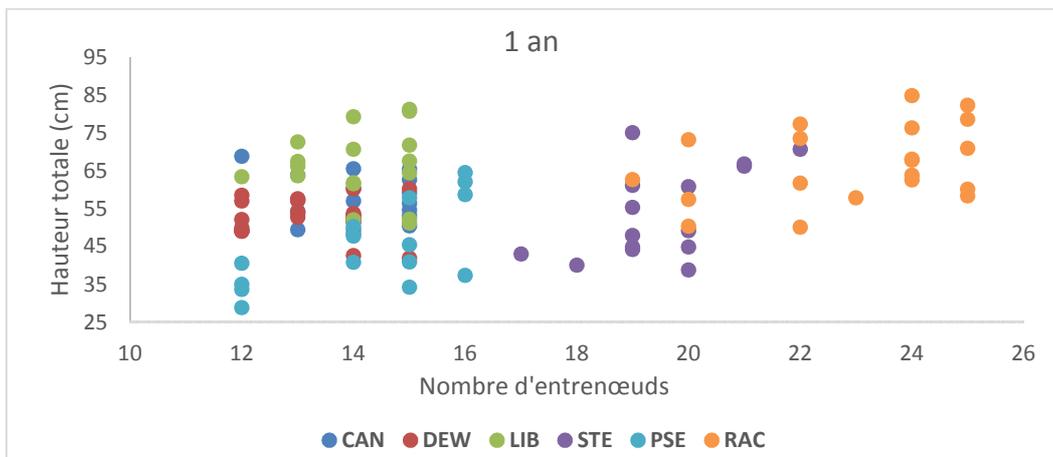


Figure 36 : Représentation de la hauteur totale en fonction du nombre d'entrenœuds du tronc des espèces à un an

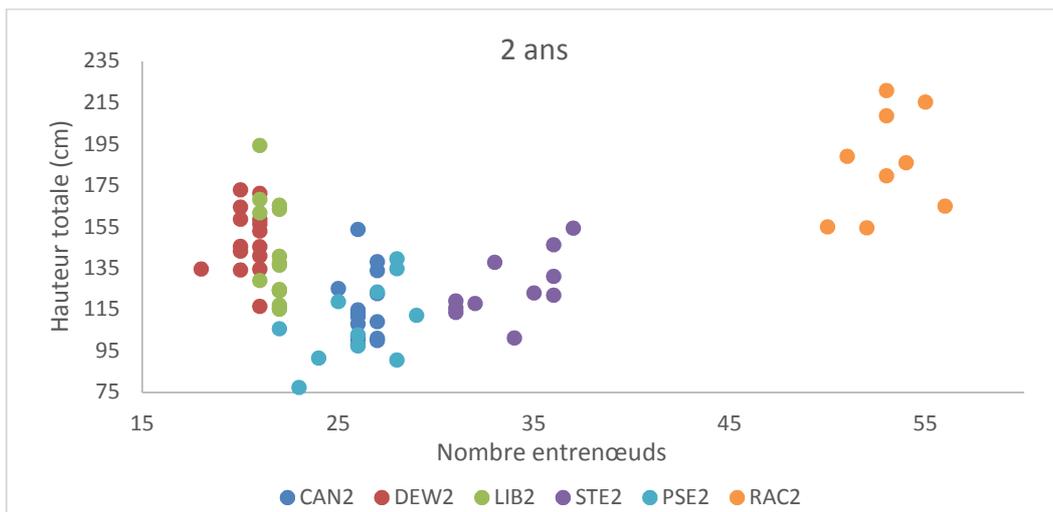


Figure 37 : Représentation de la hauteur totale en fonction du nombre d'entrenœuds du tronc des espèces à deux ans

CAN (*Coffea canephora*), DEW (*Coffea liberica* var. *dewevrei*), LIB (*Coffea liberica* var. *liberica*)
STE (*Coffea stenophylla*), PSE (*Coffea pseudozanguebariae*) et RAC (*Coffea racemosa*)

1.2.4 Description des espèces

Les deux premiers axes de l'analyse en composante principale (ACP) expliquent 74 % de la variabilité totale et sont formés par huit descripteurs ; ils sont donc pertinents pour expliquer la variation totale. Le premier axe explique 56 % de la variabilité et est formé par six caractères. Seulement deux descripteurs contribuent à la formation de la deuxième composante en expliquant 18 % de la variabilité des caféiers étudiés.

La première composante est formée par la longueur des entrenœuds (LEN), la longueur des feuilles (Lf), la largeur des feuilles (lf), la surface des feuilles (SURF), la masse surfacique (MSf) et le diamètre au collet (Dbasal) qui y sont positivement corrélés. Le nombre d'entrenœuds par plant (Nbren) et la hauteur totale (Htot) ont contribué à la formation du deuxième axe (Figure 38). La projection des individus sur cet axe (Figure 39) montre une nette séparation entre les espèces *Coffea liberica* var. *dewevrei* et *C. liberica* var. *liberica* d'une part et les espèces *C. stenophylla*, *C. pseudozanguebariae* et *C. racemosa* quel que soit le type d'axe 4 d'autre part. Ces résultats confirment ceux des corrélations deux à deux de Pearson. Deux groupes d'espèces en découlent : les espèces à petites feuilles et celles qui ont de grandes feuilles ; *C. canephora* étant intermédiaire entre ces groupes.

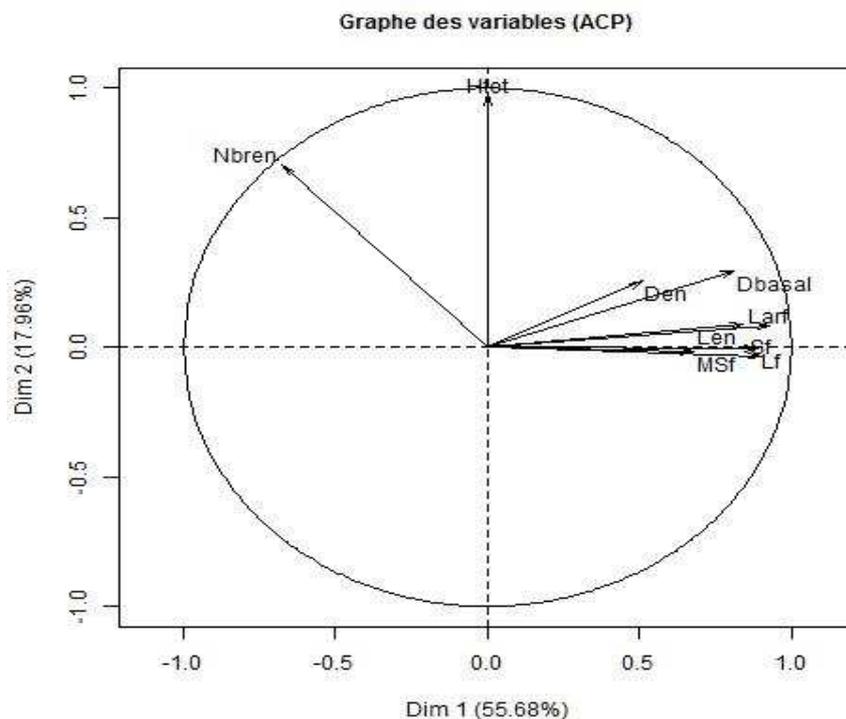


Figure 38 : Projection des caractères mesurés dans le plan 1-2 révélé à partir de l'ACP en fonction du type d'axe

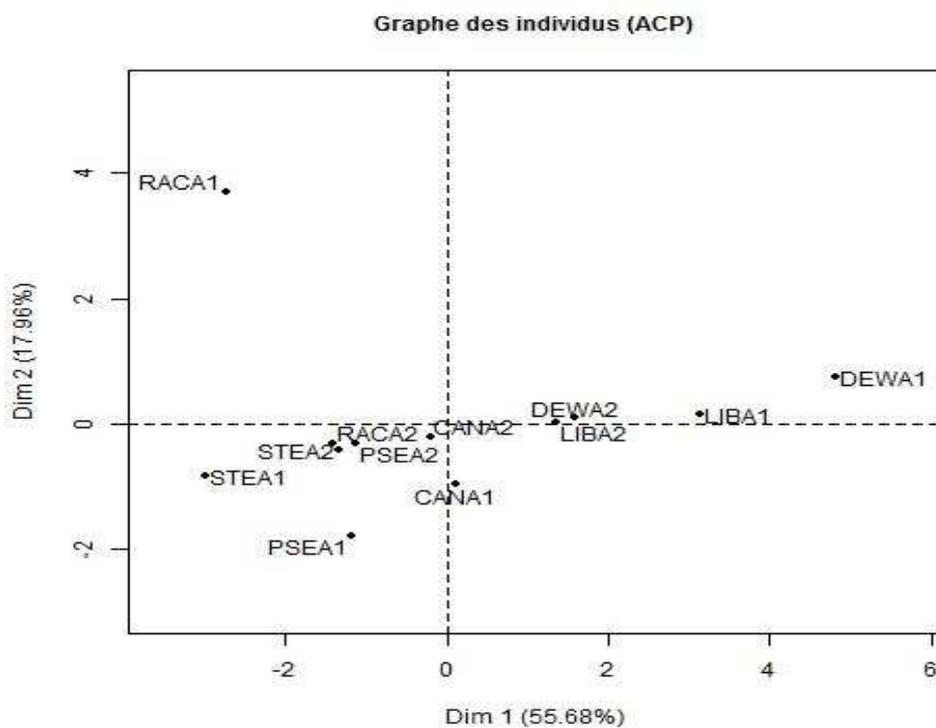


Figure 39 : Projection des espèces dans le plan 1-2 révélé par l'ACP en fonction du type d'axe

2 Développement architectural des caféiers

2.1 Évolution des paramètres de développement en fonction de l'âge

La figure 40 montre une stabilité générale des paramètres topologiques du développement chez toutes les espèces de un et deux ans. Ce sont : les probabilités de ramification (A), de développement du tronc (P), de développement des branches (B) et le rapport de rythme (W). Toutes les probabilités de développement estimées à un an et deux ans sont supérieures à 0,5. La probabilité de développement des branches est plus faible la deuxième année contrairement au rapport de rythme qui est plus faible à un an. La ramification a difficilement commencé chez *Coffea liberica* var. *dewevrei* (A= 0,5).

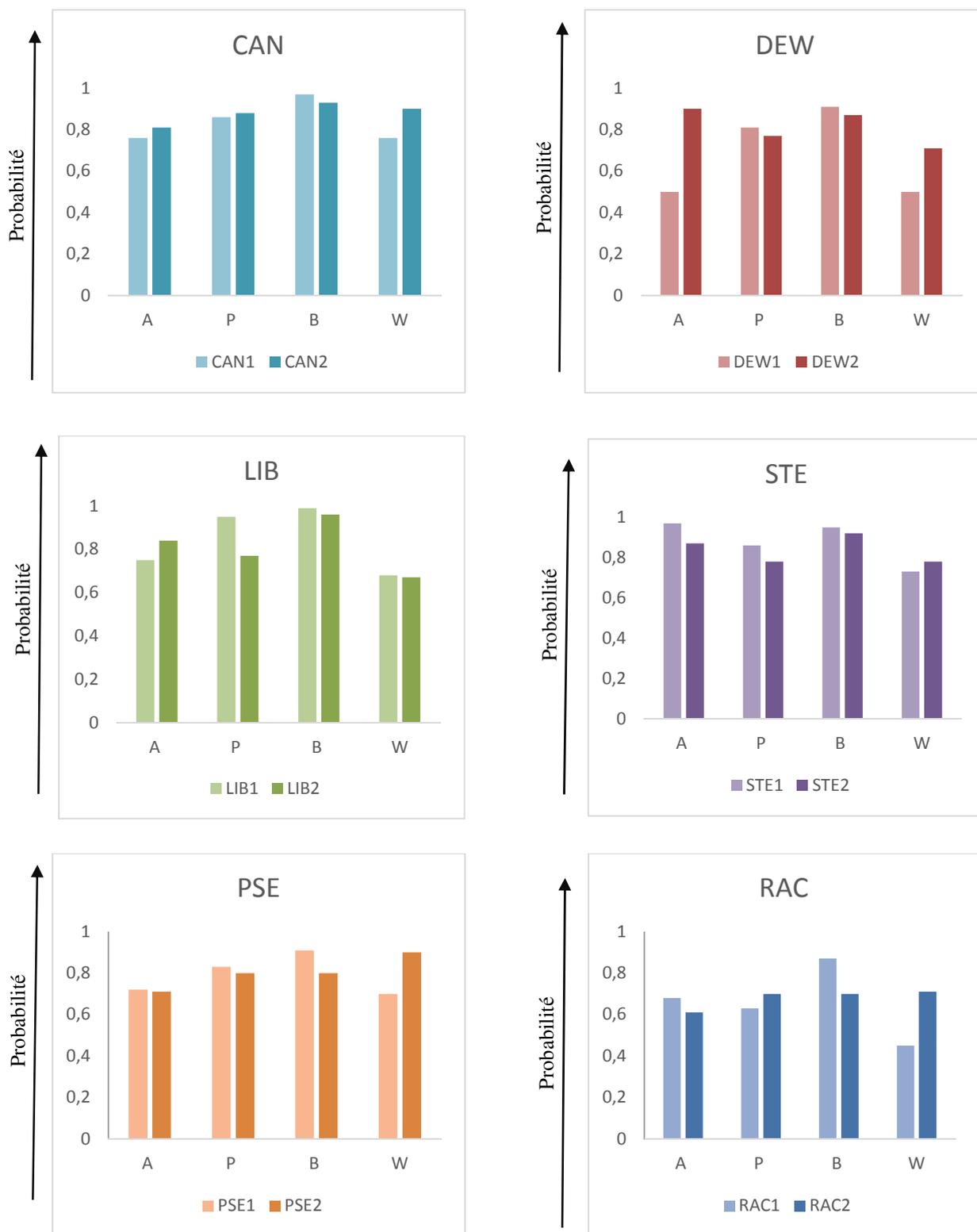


Figure 40 : Paramètres de développement des espèces à un an et à deux ans

CAN (*Coffea canephora*), DEW (*Coffea liberica* var. *dewevrei*), LIB (*Coffea liberica* var. *liberica*)
 STE (*Coffea stenophylla*), PSE (*Coffea pseudozanguebariae*) et RAC (*Coffea racemosa*)

A : probabilités de ramification ; P : probabilité de développement du tronc

B : probabilité de développement des branches ; W : rapport de rythme

A un an (CAN1, DEW1 LIB1, STE1, PSE1 et RAC1)

A deux ans (CAN2, DEW2, LIB2, STE2, PSE2 et RAC2)

2.2 Développement des six espèces de caféier

2.2.1 Paramètres du développement

Sept paramètres de développement ont été évalués sur chacune des six espèces de caféiers étudiées. Il s'agit du phyllochrone, de l'âge chronologique (N), des probabilités de développement du tronc (P), de ramification du tronc (A) et de développement des branches (B), du rang de stabilisation de la ramification (Na) et du rapport de rythme (W). Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau V.

Il ressort de cette analyse que le phyllochrone a été plus court (18 jours) chez *Coffea racemosa* (RAC), contre 45 jours chez *C. liberica* var. *dewevrei* (DEW) et *C. liberica* var. *liberica* (LIB) qui ont présenté les valeurs les plus élevées. Concernant l'âge chronologique, les individus les plus âgés ont été ceux des espèces RAC (55 cycles de développement) et *C. stenophylla* (42 CD). Les valeurs enregistrées chez les autres espèces oscillent entre 21 et 32 CD.

Le tronc et les branches de toutes les espèces ont eu une probabilité de développement proche de 1 (P et $B \geq 0,7$). Cependant, les valeurs ont été plus faibles pour RAC. Chez cette dernière, le tronc et les branches ont présenté le même développement ($P = B = 0,7$), contrairement à CAN (*Coffea canephora*), DEW et STE chez qui la probabilité de développement des branches a été plus élevée que celle du tronc ($B > P$).

Quant au rythme de développement des branches par rapport au tronc, il a varié de 0,67 chez LIB à 0,9 chez les espèces CAN et PSE (*Coffea pseudozanguebariae*).

Des six espèces étudiées, seul RAC a présenté des rameaux d'ordre 3 (rameaux longs). La comparaison spécifique se limitera donc aux rameaux d'ordre 2 ou branches. La ramification a été immédiate chez toutes les espèces. Mais, elle a été plus précoce chez RAC (deuxième phytomère) et PSE (premier phytomère). Les branches sont apparues plus tard chez DEW (septième phytomère depuis la base). La probabilité notée diffère d'une espèce à l'autre. Elle est de 0,61 chez RAC et de 0,9 chez DEW. Cette probabilité est plus faible chez RAC et PSE (Tableau V). Chez toutes les espèces, l'évolution de la fréquence de ramification suit une relation parabolique à la base du tronc, puis se stabilise à la valeur « P » (Figure 41 et 42).

Tableau V : Paramètres de développement des espèces estimés avec Groupes-Dev

Espèces	phyllochrone	N	P	B	W	Na	A	effectifs
CAN	30	27	0,88	0,93	0,9	8	0,81	15
DEW	45	21	0,77	0,87	0,71	12	0,9	15
LIB	45	22	0,77	0,96	0,67	9	0,84	15
STE	24	42	0,78	0,92	0,78	12	0,87	13
PSE	30	32	0,8	0,8	0,9	5	0,71	7
RAC	18	55	0,7	0,7	0,71	6	0,61	7

CAN : *Coffea canephora*DEW : *Coffea liberica* var. *dewevrei*LIB : *Coffea liberica* var. *liberica*STE : *Coffea stenophylla*PSE : *Coffea pseudozanguebariae*RAC : *Coffea racemosa*

N : âge chronologique

P : probabilités de développement du tronc,

B : probabilité de développement des branches

A : probabilité de ramification

Na : rang de stabilisation de la ramification

W : rapport de rythme de développement

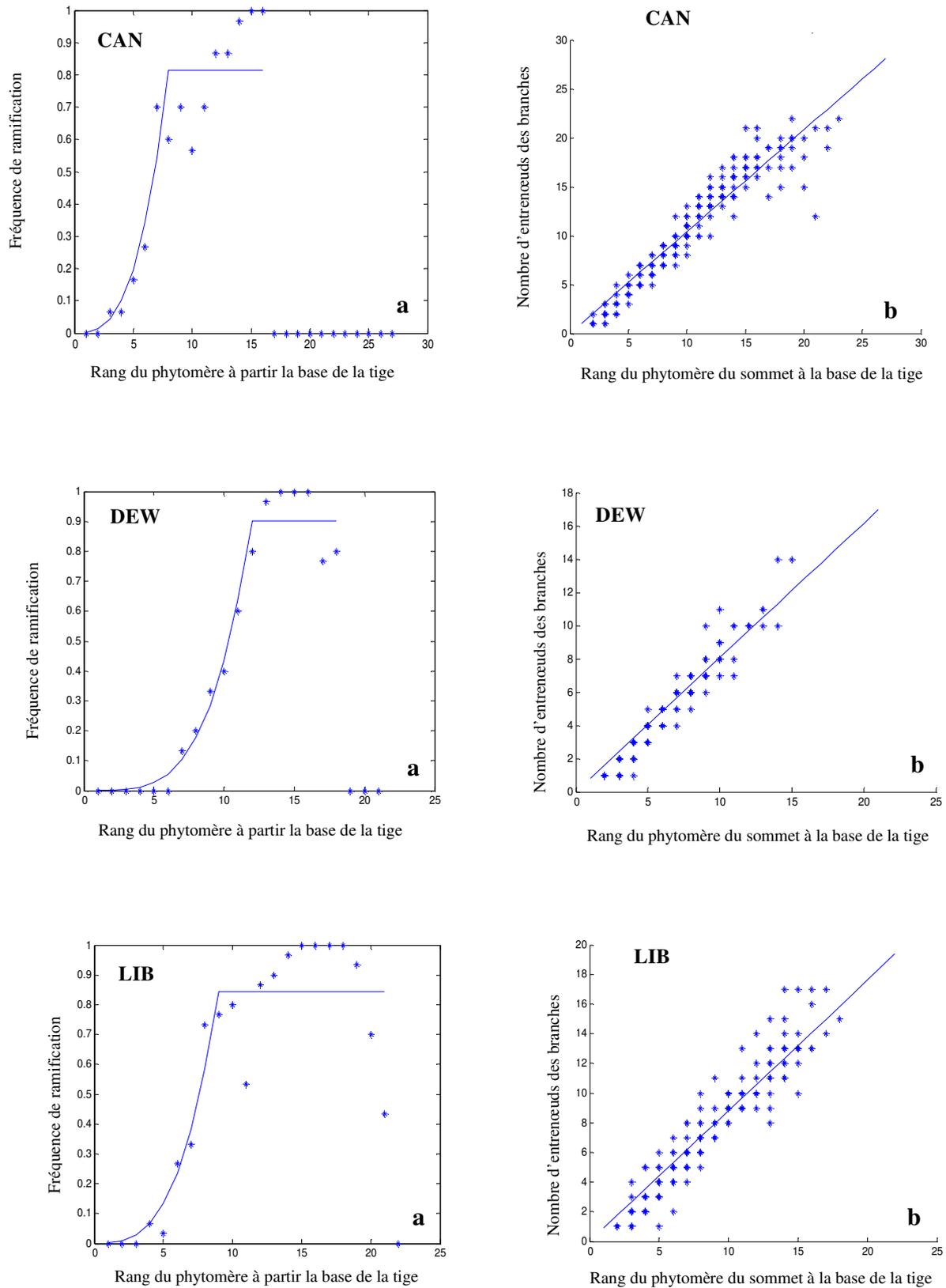


Figure 41 : Évolution de l'intensité de ramification (a) et du nombre d'entrenœuds des branches (b) le long de la tige chez CAN, DEW et LIB

CAN (*Coffea canephora*), DEW (*Coffea liberica* var. *dewevrei*) et LIB (*Coffea liberica* var. *liberica*)

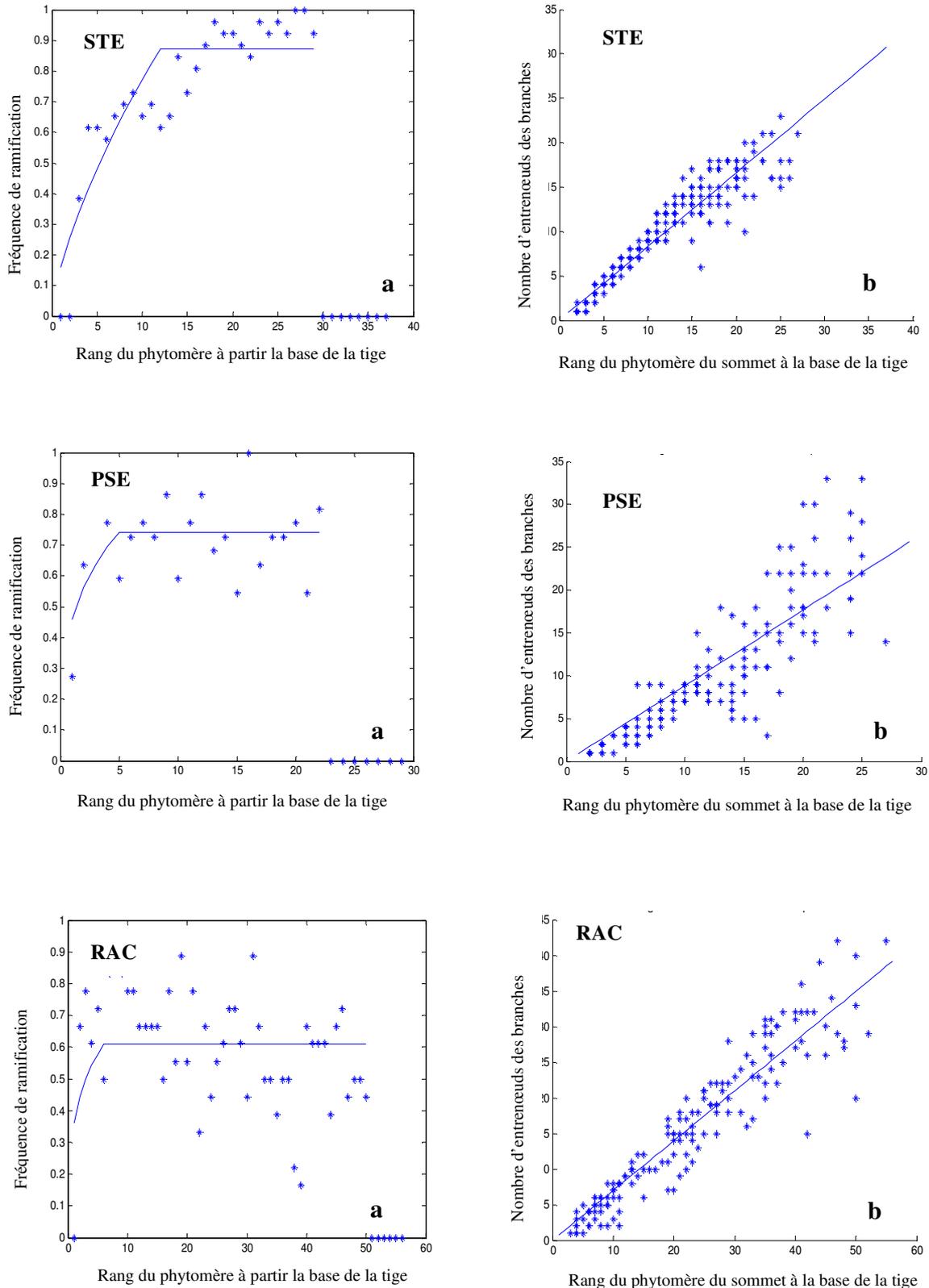


Figure 42 : Évolution de l'intensité de ramification (a) et du nombre d'entre-nœuds des branches (b) le long de la tige chez STE, PSE et RAC

STE (*Coffea stenophylla*), PSE (*Coffea pseudozanguebariae*) et RAC (*Coffea racemosa*)

2.2.2 Simulation du développement

Les ajustements des paramètres topologiques de développement ont permis de simuler et de visualiser le développement architectural des arbres pour chaque espèce. Plusieurs structures potentielles ont été visualisées par espèce à cause de l'aspect stochastique du fonctionnement des méristèmes. Mais, seulement trois individus par espèce ont été présentés dans les figures 43 et 44 ci-dessous.

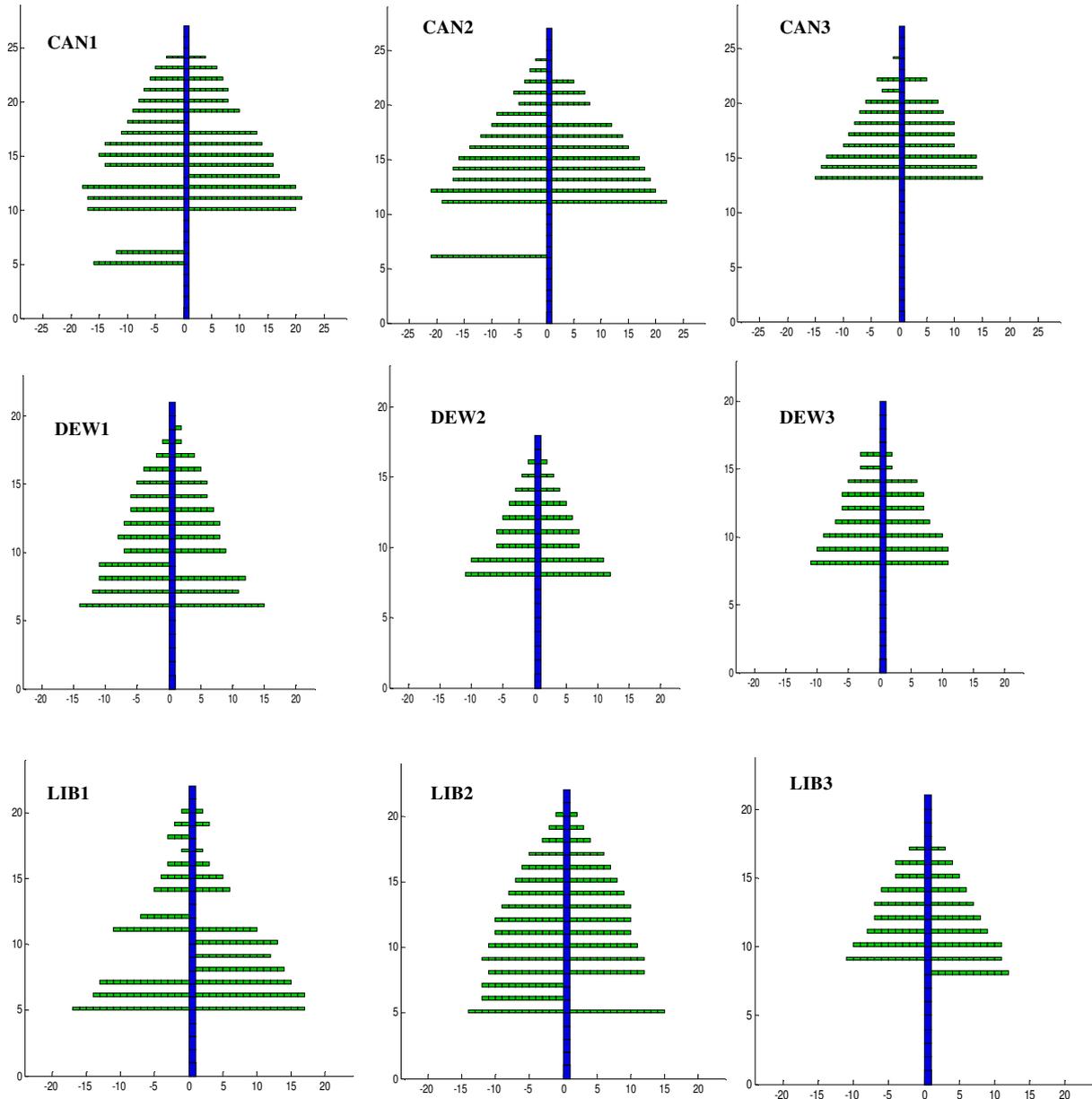


Figure 43 : Structure de trois individus de CAN, DEW et LIB

CAN (*Coffea canephora*), DEW (*Coffea liberica* var. *dewevrei*) et LIB (*Coffea liberica* var. *liberica*)

CAN (CAN1, CAN2 et CAN3), DEW (DEW1, DEW2 et DEW3) et LIB (LIB1, LIB2 et LIB3)

Les chiffres 1 à 3 désignent les exemples de structures présentées pour une espèce donnée.

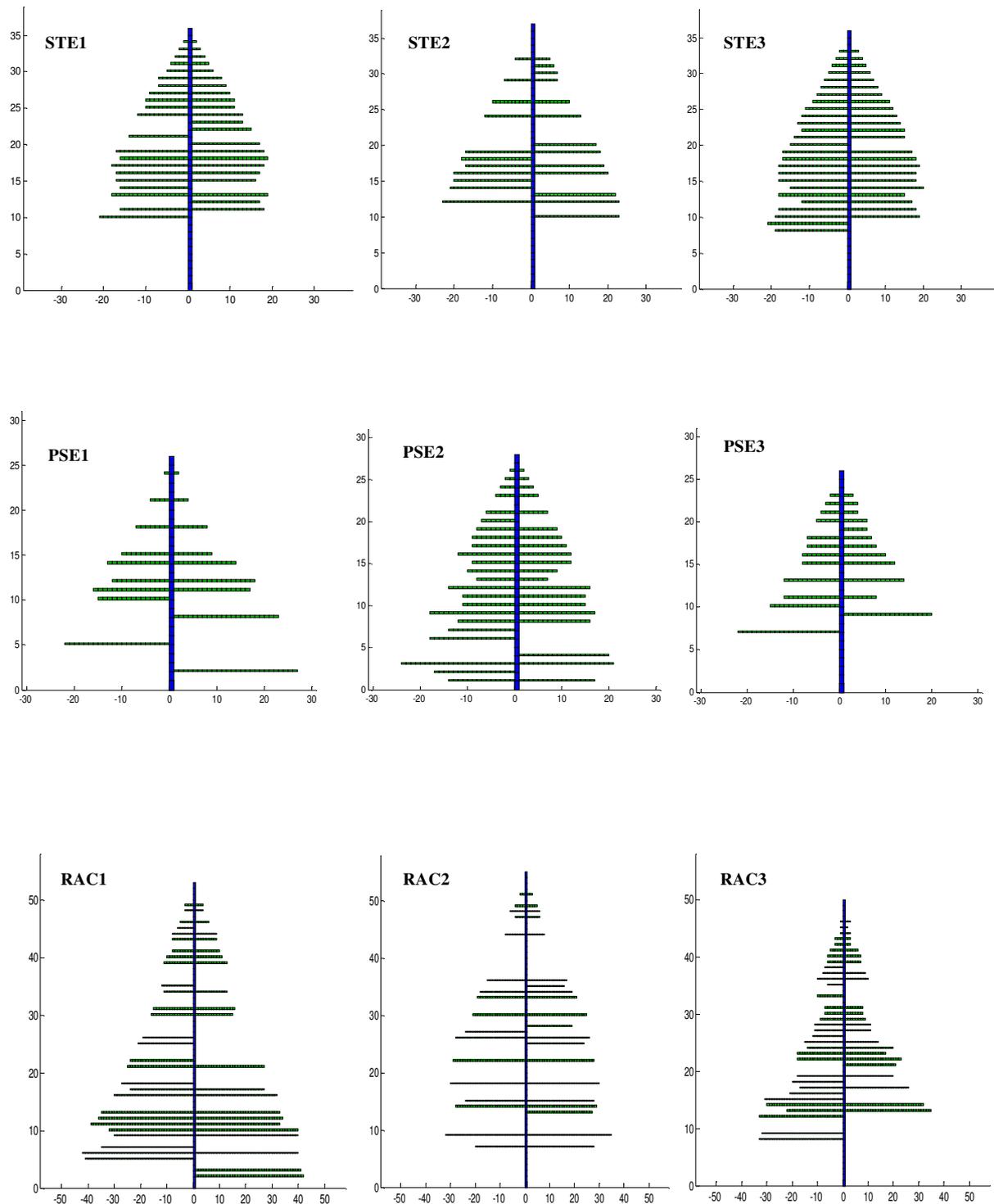


Figure 44 : Structure de trois individus de STE, PSE et RAC

STE (*Coffea stenophylla*), PSE (*Coffea pseudozanguebariae*), RAC (*Coffea racemosa*)

STE (STE1, STE2 et STE3), PSE (PSE1, PSE2 et PSE3) et RAC (RAC1, RAC2 et RAC3)

Les chiffres 1 à 3 désignent les exemples de structures présentées pour une espèce donnée

3 Croissance des caféiers

3.1 Estimation de la biomasse sèche des organes

3.1.1 Estimation de la biomasse sèche chez les individus de 4 ans

Les régressions linéaires entre les dimensions des organes frais et leur masse sèche ont permis d'établir des équations d'allométrie permettant d'estimer la biomasse sèche chez les caféiers. Chez les individus de *Coffea canephora* (CAN), *C. liberica* var. *dewevrei* (DEW) et *C. liberica* var. *liberica* (LIB) âgés de 4 ans, des équations ont d'abord été déterminées en fonction du type d'axe de chaque espèce. Ainsi, une relation a été déterminée d'une part entre la masse sèche de l'entrenœud et son volume (Figure 45a) et d'autre part, entre la masse sèche de la feuille et le produit de sa longueur par sa largeur (Figure 45b). Toutes les régressions ont présenté chacune, un coefficient de détermination (R^2) supérieur à 0,9. Puis une équation générale a été retenue pour estimer la masse sèche de chaque organe (Figure 46 et 47). Les équations d'allométrie déterminées ont eu pour forme :

- Masse sèche d'entrenœud = $0,7 * \text{volume}$
- Masse sèche de feuille = $0,007 (\text{Longueur} * \text{largeur})^{1,02}$

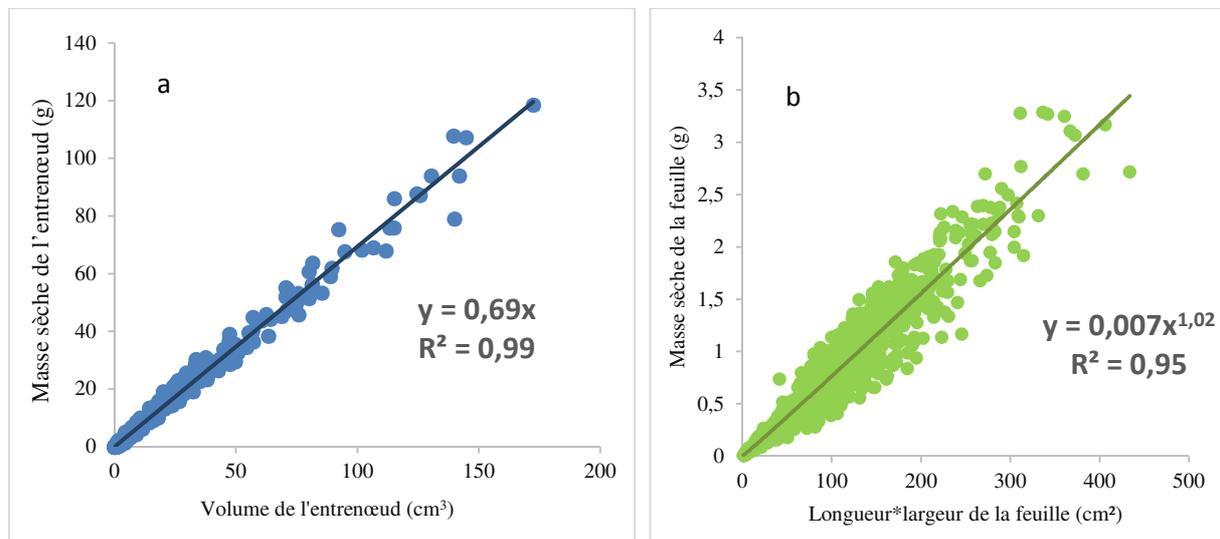


Figure 45 : Régression linéaire entre la masse sèche de l'entrenœud et son volume (a) et, entre la masse sèche de la feuille et le produit de sa longueur par sa largeur (b) chez CAN, DEW et LIB

CAN (*Coffea canephora*), DEW (*Coffea liberica* var. *dewevrei*) et LIB (*Coffea liberica* var. *liberica*)

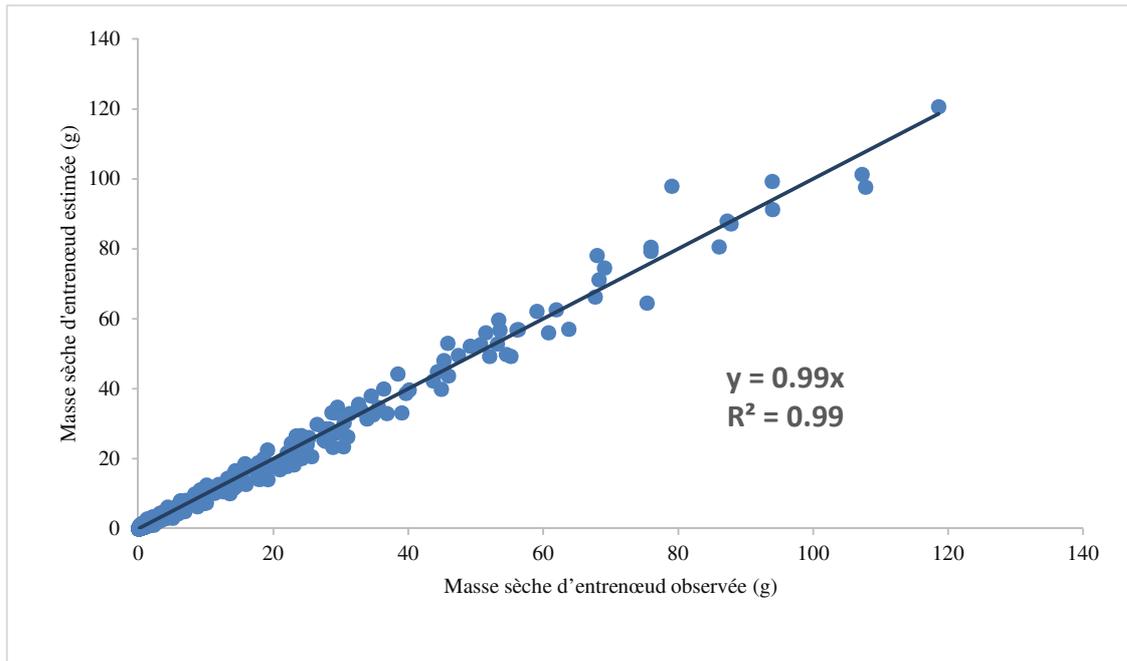


Figure 46 : Relation entre la masse sèche observée des entrenœuds de CAN, DEW et LIB et la masse sèche estimée par l'équation masse = 0,7 volume

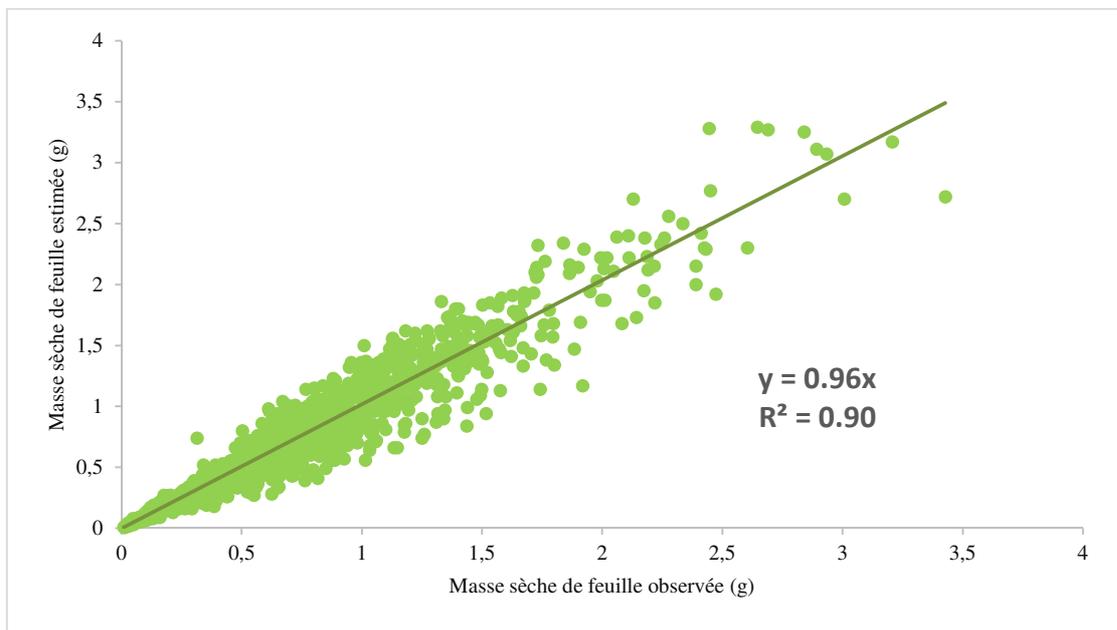


Figure 47 : Relation entre la masse sèche observée des feuilles de CAN, DEW et LIB et la masse sèche estimée par l'équation masse = 0,007 longueur*largeur^{1,02}

3.1.2 Généralisation des équations d'allométrie

Les équations obtenues sur les individus des espèces *Coffea canephora* (CAN), *C. liberica* var. *dewevrei* (DEW) et *C. liberica* var. *liberica* (LIB) âgés de 4 ans, ont été utilisées pour estimer la biomasse sèche des six espèces (CAN, DEW, LIB, STE, PSE et RAC) à un an. Les résultats présentés par les figures 48 et 49 montrent une parfaite corrélation entre les masses observées chez les entrenœuds et les feuilles des jeunes individus et les masses estimées par les équations établies chez les individus âgés.

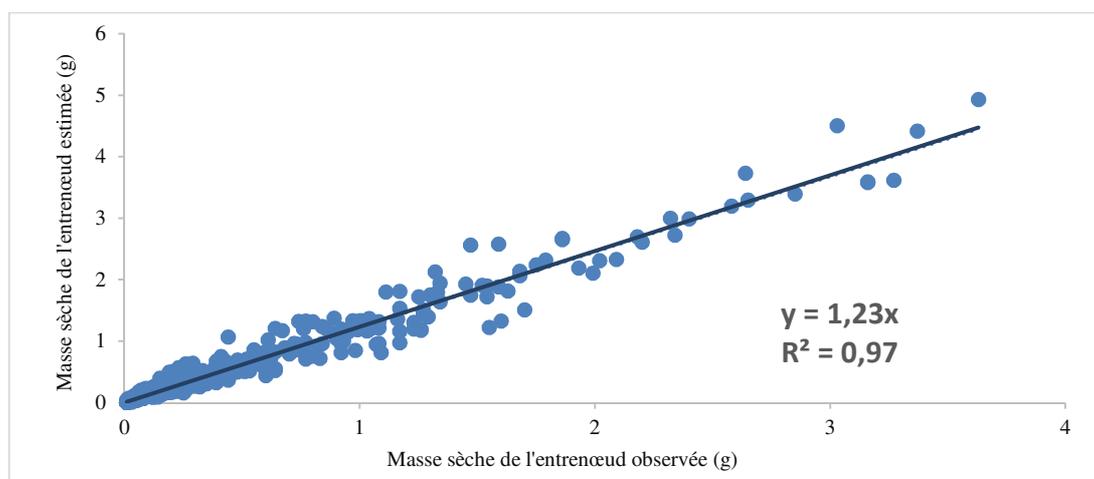


Figure 48 : Relation entre la masse sèche observée des entrenœuds de CAN, DEW, LIB, STE, PSE et RAC et la masse sèche estimée par l'équation masse = 0,7 volume

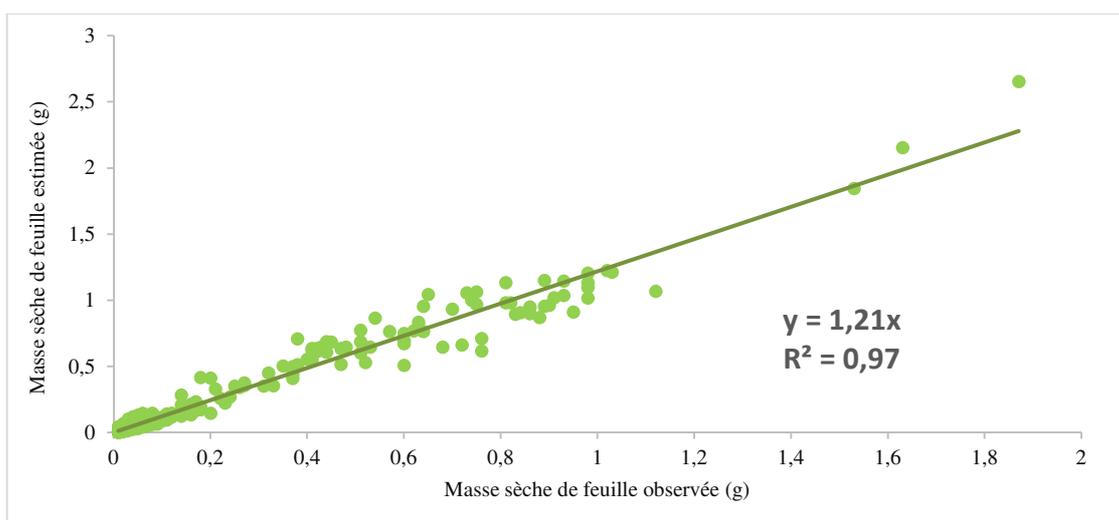


Figure 49 : Relation entre la masse sèche observée des feuilles de CAN, DEW, LIB, STE, PSE et RAC et la masse sèche estimée par l'équation masse = 0,007 longueur*largeur^{1,02}

CAN : *Coffea canephora*, DEW : *Coffea liberica* var. *dewevrei*, LIB : *Coffea liberica* var. *liberica*, STE : *Coffea stenophylla*, PSE : *Coffea pseudozanguebariae*, RAC : *Coffea racemosa*

3.2 Paramètres de croissance des six espèces de caféiers

3.2.1 Paramètres de fonctionnement et d'expansion des organes directement déterminés

Les paramètres de fonctionnement et d'expansion des organes directement présentés ci-dessous (Tableau VI) ont été estimés sans le programme Gloop_Gro. Le temps d'expansion des organes a été estimé à 4 cycles de développement (CD) pour toutes les espèces sur la base des résultats antérieurs. Mais, le temps de fonctionnement des feuilles (Tf) a été mesuré et correspond au nombre de feuilles présentes sur le tronc. Il a varié de 10 CD chez CAN, DEW et LIB à 14 CD chez RAC.

Le puits des feuilles du tronc est toujours pris comme référence, il a donc été estimé à 1.

Chez la plupart des espèces, le puits des feuilles n'a pas varié d'un âge physiologique à un autre, exceptée l'espèce *Coffea pseudozanguebariae* chez qui, les feuilles des branches ont eu un puits légèrement supérieur à celui des feuilles de la tige principale.

Toutes les espèces ont présenté des puits d'entrenœuds des branches plus faibles que ceux des feuilles. Cependant, le puits des entrenœuds des branches des espèces CAN et RAC a été deux fois moins important que ceux des autres espèces (Tableau 6).

Tableau VI : Paramètres d'entrée du modèle des six espèces

Espèce	Taf	Taen	Tf	Pf1 (ref)	Pf2	Pf3	Pen2	Pen3
CAN	4	4	10	1	1,1		0,36	
DEW	4	4	10	1	0,92		0,64	
LIB	4	4	10	1	0,9		0,6	
STE	4	4	10	1	0,85		0,62	
PSE	4	4	12	1	1,28		0,7	
RAC	4	4	14	1	1,1	0,9	0,36	0,6

Taf : Temps d'expansion des feuilles, Taen : Temps d'expansion des entrenœuds, Tf : Temps de fonctionnement des feuilles, Pf1 (ref) : Puits des feuilles du tronc, Pf2 : Puits des feuilles des branches, Pf3 : Puits des feuilles des rameaux longs, Pen2 : Puits des entrenœuds des branches, Pen3 : Puits des entrenœuds rameaux longs

CAN : *Coffea canephora*, DEW : *Coffea liberica* var. *dewevrei*, LIB : *Coffea liberica* var. *liberica*, STE : *Coffea stenophylla*, PSE : *Coffea pseudozanguebariae*, RAC : *Coffea racemosa*

3.2.2 Ajustement des séries organiques

Les séries organiques générées à partir des équations d'allométrie ont été analysées. Les figures 50 à 55 présentent les ajustements obtenus représentant l'évolution de la masse sèche des organes des six espèces en fonction de l'âge physiologique. Seul RAC a présenté des axes d'ordre 3 développés.

Les masses des entrenœuds et des feuilles de toutes les espèces ont été globalement bien ajustées à celle qui ont été simulées par le modèle ; mais les ajustements ont été moins bons chez STE.

Il ressort des figures ci-dessous que la masse sèche des entrenœuds a été mieux ajustée que celle des feuilles. Car, les feuilles présentent une dispersion de masse vers la base des axes.

Chez les six espèces, la masse des entrenœuds décroît en fonction du rang de la base vers l'apex. Les premières feuilles qui ont fonctionné, puis qui sont tombées, sont représentées par les points de 0 g.

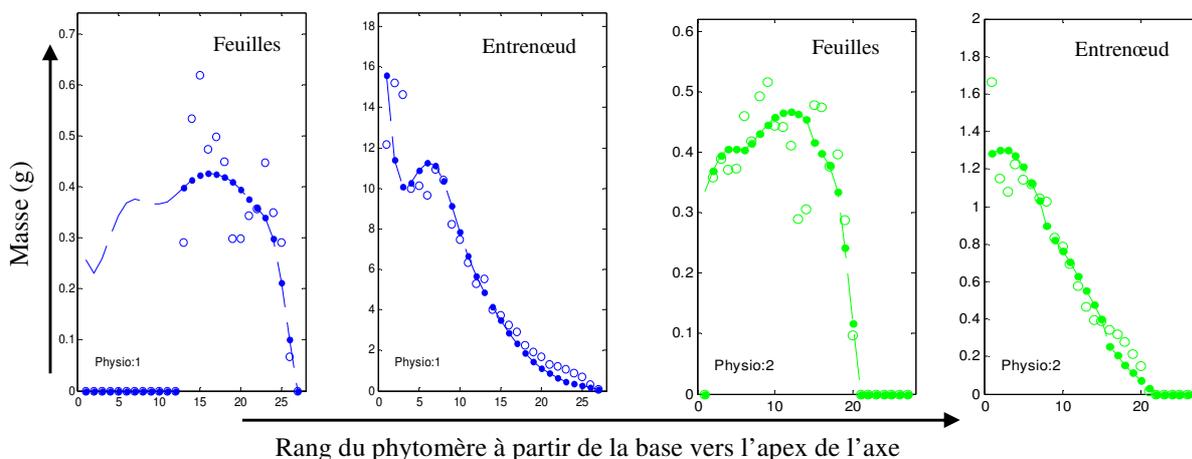


Figure 50 : Ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges (bleu) et des branches (vert) de *Coffea canephora*

Les ronds correspondent aux mesures observées, les points sont les données simulées par GreenLab qui sont reliées par les courbes en pointillées.

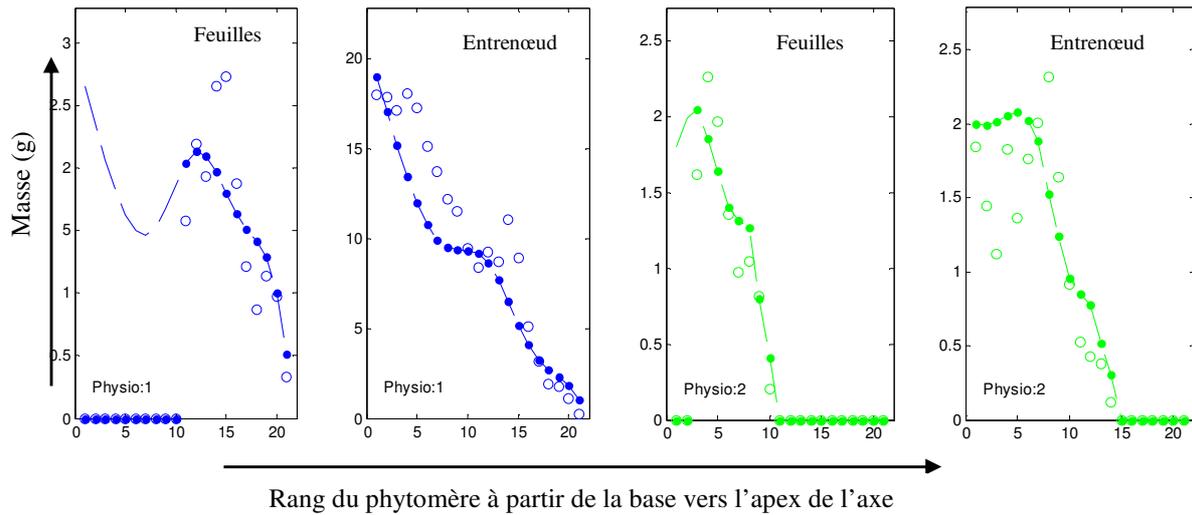


Figure 51 : Ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges et des branches de *Coffea liberica* var. *dewevrei*

Les ronds correspondent aux mesures observées, les points sont les données simulées par GreenLab qui sont reliées par les courbes en pointillées.

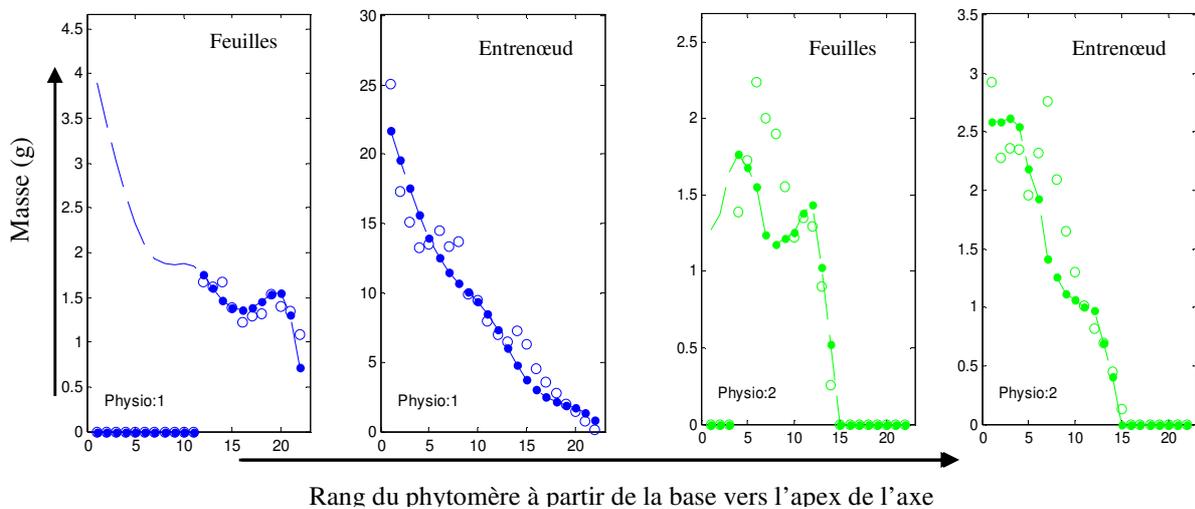


Figure 52 : Ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges et des branches de *Coffea liberica* var. *liberica*

Les ronds correspondent aux mesures observées, les points sont les données simulées par GreenLab qui sont reliées par les courbes en pointillées.

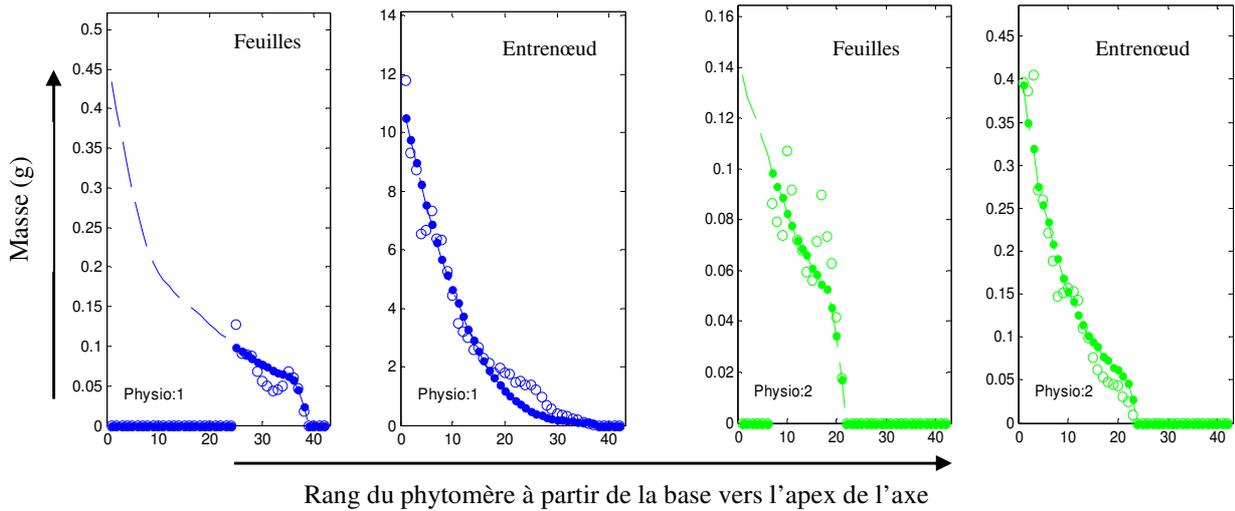


Figure 53 : Ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges et des branches de *Coffea stenophylla*

Les ronds correspondent aux mesures observées, les points sont les données simulées par GreenLab qui sont reliées par les courbes en pointillées.

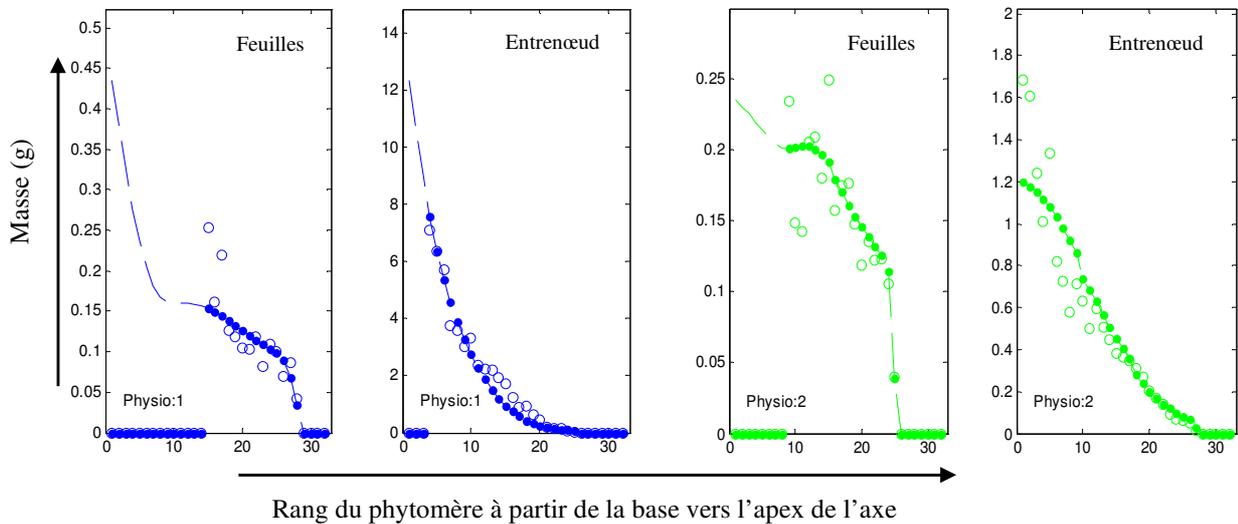


Figure 54 : Ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges et des branches de *Coffea pseudozanguebariae*

Les ronds correspondent aux mesures observées, les points sont les données simulées par GreenLab qui sont reliées par les courbes en pointillées.

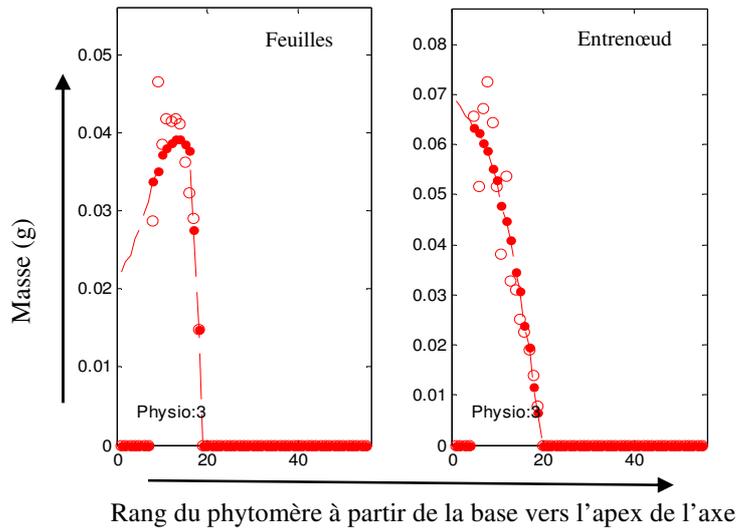
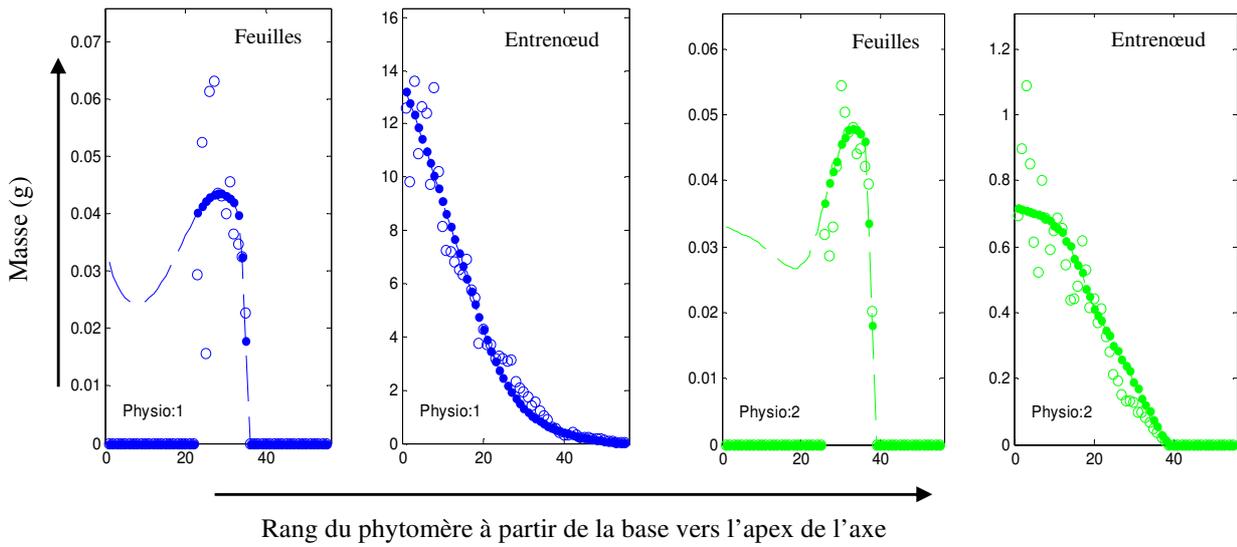


Figure 55 : Ajustements des séries organiques des feuilles et des entrenœuds des tiges, des branches et des branchettes de *Coffea racemosa*

Les ronds correspondent aux mesures observées, les points sont les données simulées par GreenLab qui sont reliées par les courbes en pointillées.

3.2.3 Paramètres de sortie de GreenLab

Les paramètres de croissance présentés dans le tableau VII ont été obtenus par inversion du modèle. Ce sont les indicateurs de croissance qui ont permis d'obtenir les meilleurs ajustements présentés ci-dessus. Ce sont : la résistance foliaire (R), la surface de production (Sp), la biomasse initiale fournie par la graine (Q0), la quantité de biomasse de la plante (Qt), le puits des cernes (Pc), le coefficient de diffusion des assimilats (Lambda) et le puits des entrenœuds du tronc (Pi).

Selon GreenLab, les feuilles des espèces *Coffea racemosa* (RAC) et de *C. stenophylla* (STE) résistent plus à l'évapotranspiration que celles des autres espèces avec des valeurs de résistance de 300 et 263 respectivement. Les espèces *C. canephora* (CAN), *C. liberica* var. *dewevrei* (DEW) et *C. pseudozanguebariae* (PSE) ont eu approximativement les mêmes résistances de feuilles. Mais, la surface de production la plus élevée a été celle de *C. liberica* var. *liberica* (LIB) avec 78000 cm² ; suivie de RAC qui en a présenté 4 fois moins (17349 cm²).

Concernant la quantité de biomasse, les graines de DEW et LIB ont fourni les plus grandes biomasses initiales (Q0) ; les valeurs ont été de 9 et 10 g respectivement. Les plantes des autres espèces ont statistiquement disposé des mêmes ressources initiales mis à part ceux de RAC qui en ont disposé de cinq fois moins de ressource (0,25 g). Mais, les plantes de cette dernière ont produit les quantités de biomasse les plus élevées soit 663g.

Quant aux puits, les cernes des espèces DEW, LIB et RAC ont eu statistiquement les mêmes valeurs : 0,18 ; 0,16 et 0,22 respectivement ; et ces valeurs ont été les plus faibles. Le puits des entrenœuds du tronc des individus de CAN (4,96) a été cinq fois supérieur à celui des feuilles (1) contrairement à RAC chez qui, les entrenœuds ont eu un puits (0,4) deux fois plus faible celui de ses feuilles. En plus, RAC a présenté un faible coefficient de diffusion d'assimilat. Pour les espèces LIB, STE et PSE, les entrenœuds ont présenté les mêmes puits que les feuilles (environ 1).

Tableau VII : Paramètres de croissance estimés avec le programme Gloups-Gro

espèces	R	Sp	Q0	Qt	Pc	Pi1	Lambda
CAN	115,66 c	3798,86 d	3,09 b	426,48 b	0,23	4,96	1,38 a
DEW	132,67 c	7063,89 c	9,36 a	319,16 b	0,18	2,01	1
LIB	198,26 b	78485,8 a	10,8 a	476,95 a	0,16	1,11	0,72 a
STE	263,1 a	2885,48 d	1,58 b	241,67 c	0,35	1,14	0,73 a
PSE	118,04 c	1927,12 e	2,43 b	295,35 c	0,57	1,3	0,75 a
RAC	300,84 a	17349 b	0,25 c	663,32 a	0,22	0,4	0,33 b

Pour chaque caractère, les valeurs portant les mêmes lettres sont statistiquement égales

R : résistance foliaire, Sp : surface de production, Q0 : biomasse initiale, Qt : quantité de biomasse de la plante, Pc : puits des cernes, Pi : puits des entrenœuds du tronc, Lambda : coefficient d'assimilat

CAN : *Coffea canephora*, DEW : *Coffea liberica* var. *dewevrei*, LIB : *Coffea liberica* var. *liberica*, STE : *Coffea stenophylla*, PSE : *Coffea pseudozanguebariae*, RAC : *Coffea racemosa*

3.2.4 Evolution de l'Offre et de la Demande spécifique

L'Offre (Q) correspond à la biomasse disponible (source) et la demande (D) est la quantité de biomasse nécessaire à la croissance de l'ensemble des organes de la plante.

La biomasse disponible a été 4 fois plus faible chez *Coffea stenophylla* (STE) et *C. pseudozanguebariae* (PSE) et tend à se stabiliser tandis que la demande croît de façon exponentielle chez toutes les espèces. Surtout pour *C. racemosa* (RAC) où la demande des plantes (3000) a été environ 10 fois celles des autres espèces. Mais, les quantités de biomasse nécessaires à la croissance des plants (environ 100) de *C. liberica* var. *dewevrei* (DEW) et *C. liberica* var. *liberica* (LIB) ont été 4 fois plus faibles que celles demandées par les individus des espèces CAN, STE et PSE (Figure 57).

Contrairement aux espèces de petites feuilles, la quantité de biomasse produite par cycle de CAN, DEW et LIB a été croissante et au-dessus de la demande de la plante pendant les premiers cycles d'où les valeurs de rapports qui sont au-dessus de 1. À partir d'un nombre de cycle (environ 10 cycles), la courbe décroît comme celles des espèces de petites feuilles et toutes les valeurs tendent à se stabiliser (Figure 56).

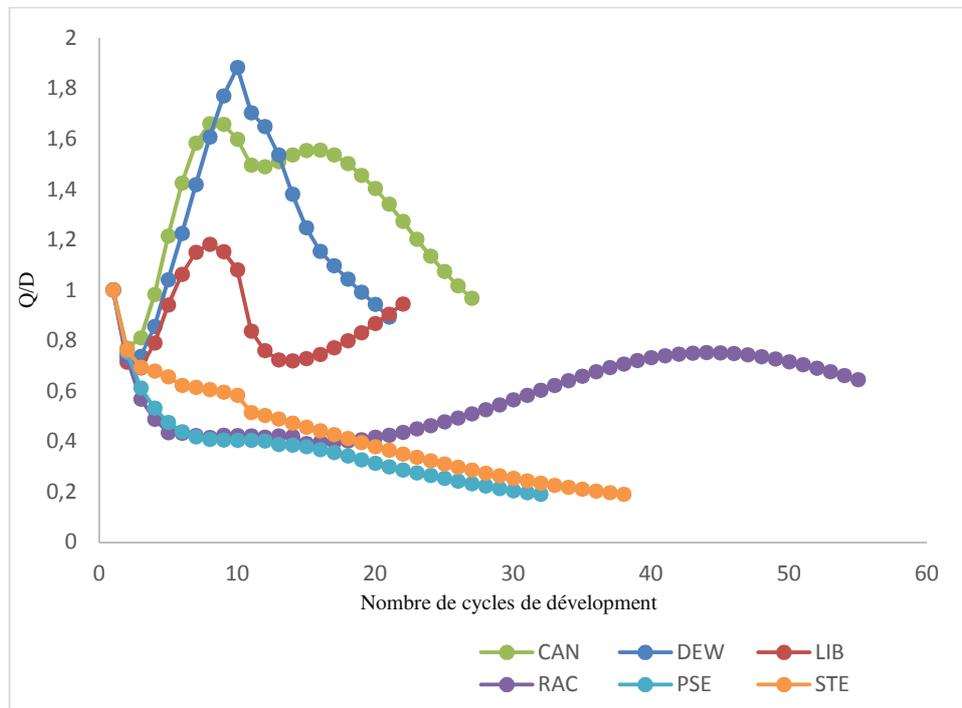


Figure 56 : Évolution du rapport Q/D en fonction du nombre de cycle de développement des espèces

Q : offre, D : demande,

CAN : *Coffea canephora*, DEW : *Coffea liberica* var. *dewevrei*, LIB : *Coffea liberica* var. *liberica*,
STE : *Coffea stenophylla*, PSE : *Coffea pseudozanguebariae*, RAC : *Coffea racemosa*

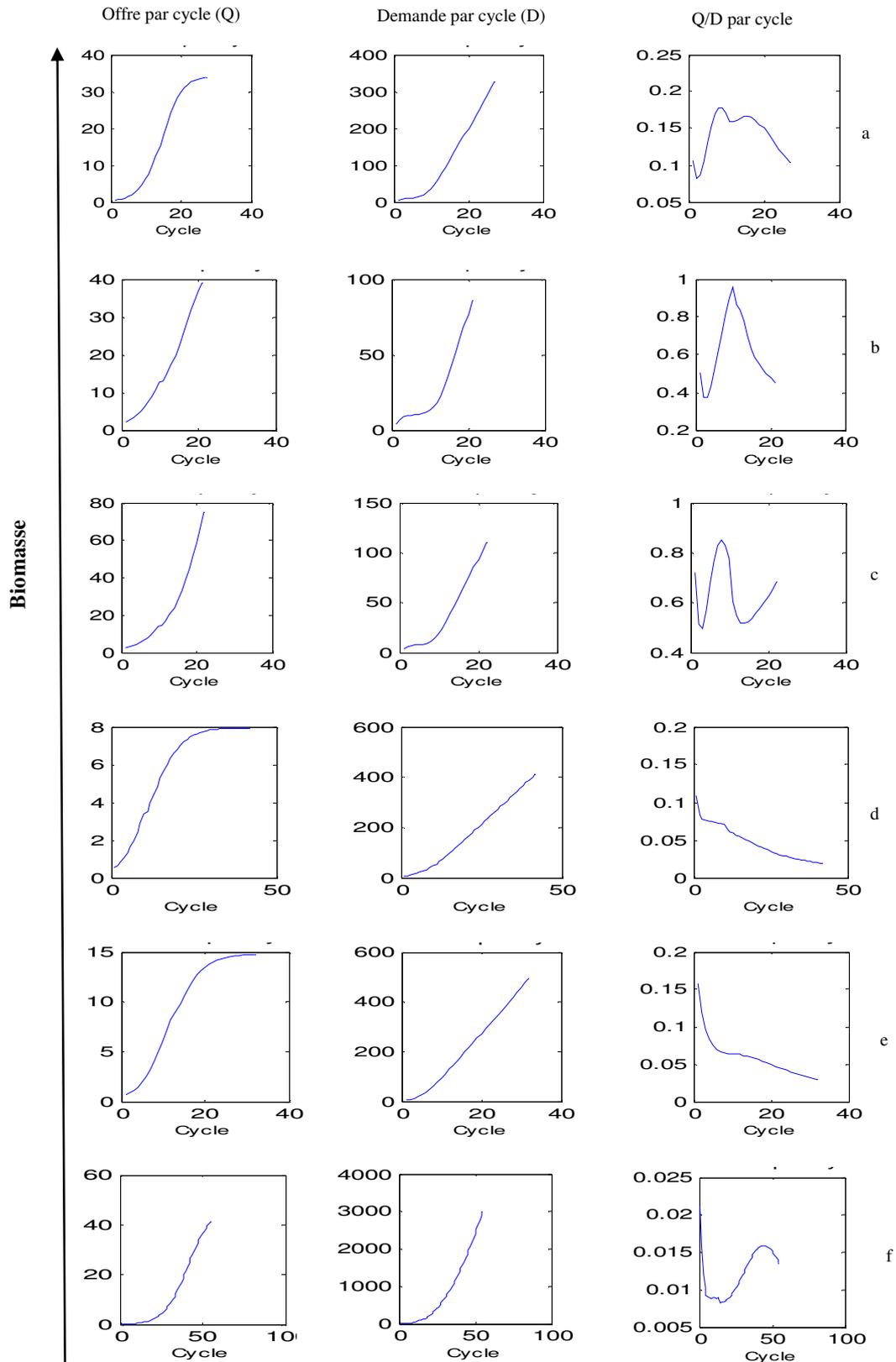


Figure 57 : Évolution de l'offre (Q), de la demande (D) et du rapport de l'offre sur la demande (Q/D) en fonction du cycle de développement (Cycle) chez CAN (a), DEW (b), LIB (c), STE (d), PSE (e) et RAC (f)

CAN : *Coffea canephora*, DEW : *Coffea liberica* var. *dewevrei*, LIB : *Coffea liberica* var. *liberica*, STE : *Coffea stenophylla*, PSE : *Coffea pseudozanguebariae*, RAC : *Coffea racemosa*

3.2.5 Simulation de l'architecture des plantes

La simulation des plantes a été faite pour chaque espèce (Figure 58 et 59). Les plantes obtenues sont proches de celles observées.

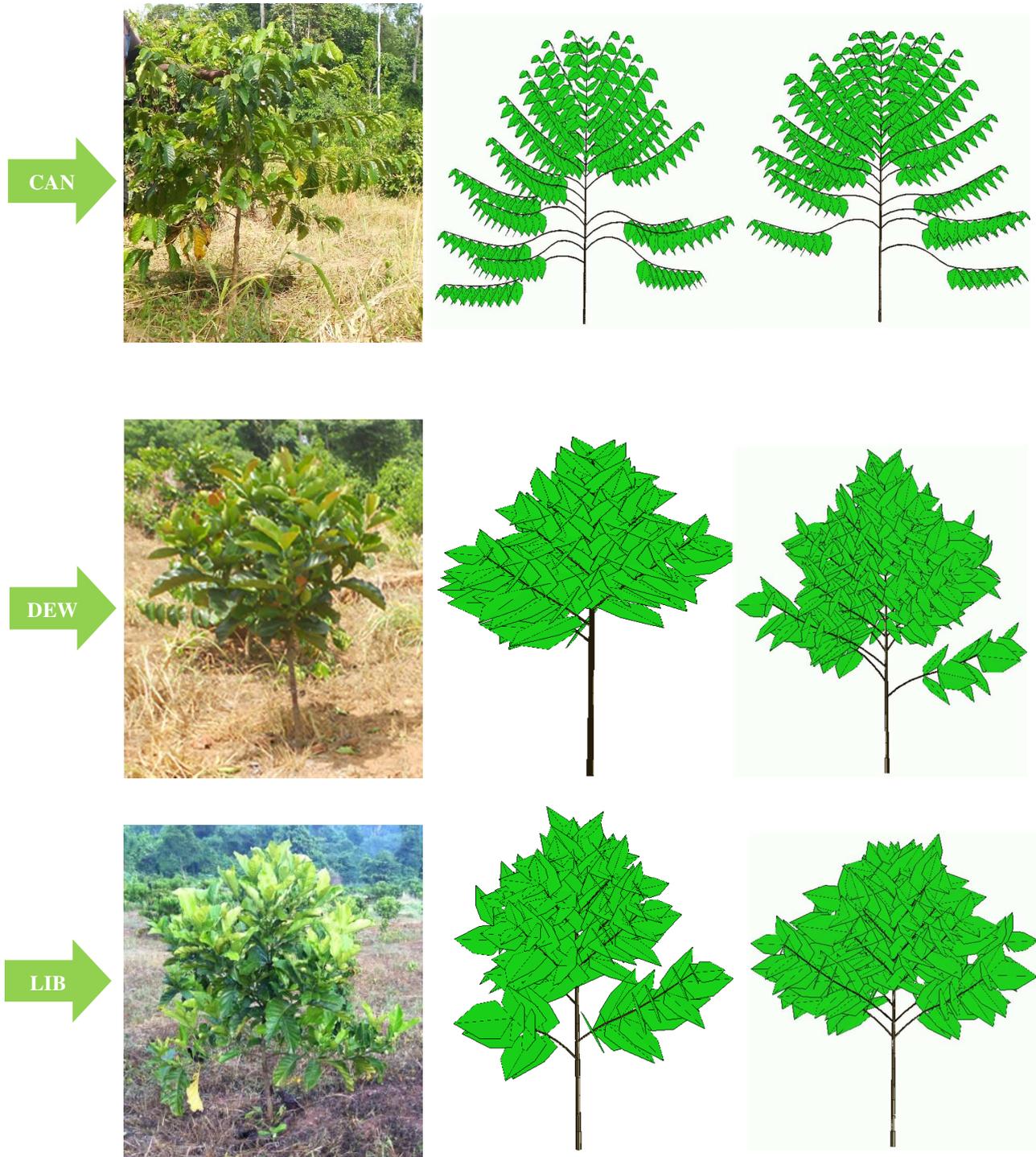


Figure 58 : Plants de 2 ans observés et simulés de CAN, DEW et LIB

CAN : *Coffea canephora*, DEW : *Coffea liberica* var. *dewevrei*, LIB : *Coffea liberica* var. *liberica*

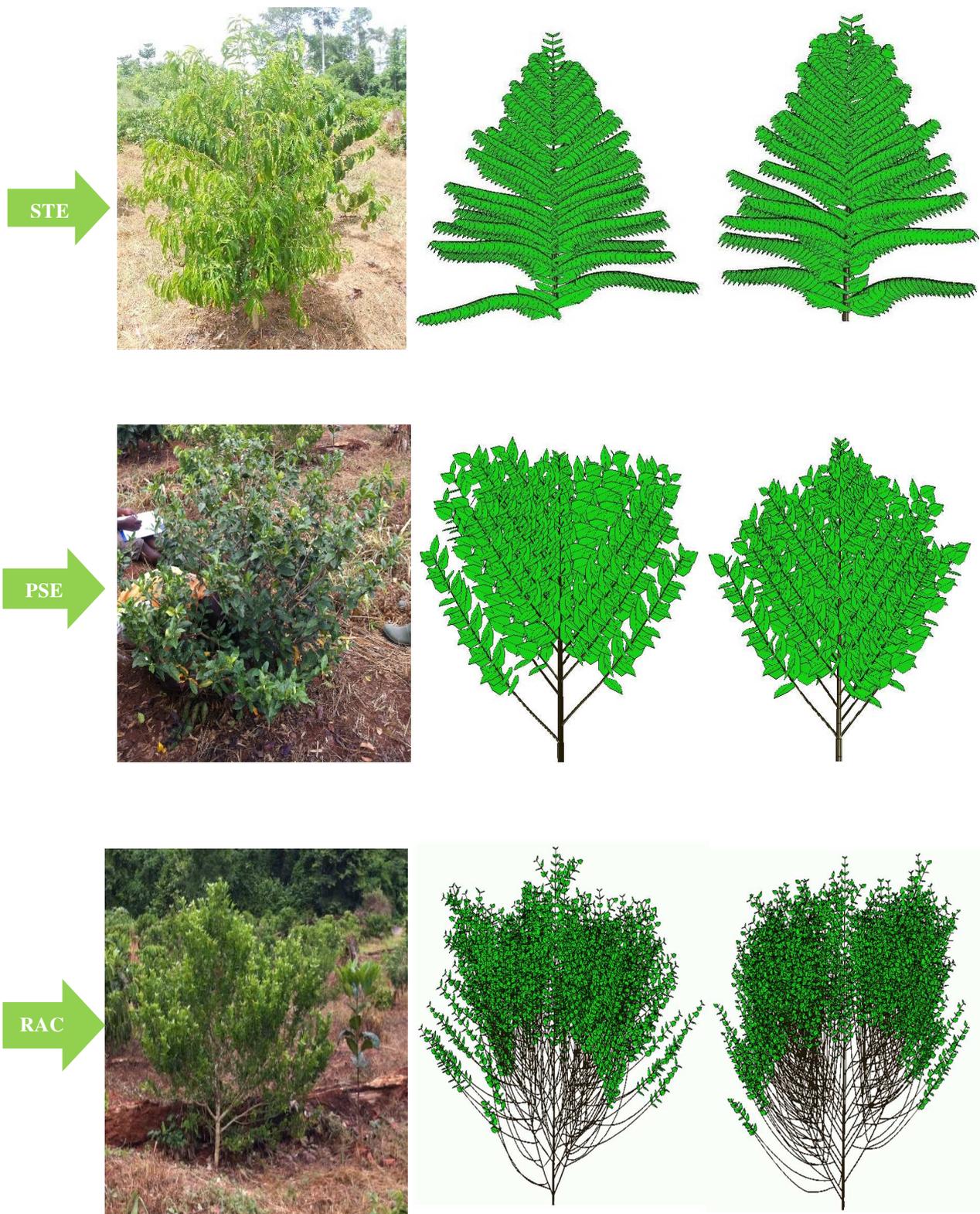


Figure 59 : Plants de 2 ans observés et simulés de STE, PSE et RAC

STE : *Coffea stenophylla*, **PSE** : *Coffea pseudozanguebariae*, **RAC** : *Coffea racemosa*

3.3 Analyse des paramètres de développement et de croissance

L'analyse simultanée des paramètres de développement et de croissance met en exergue deux facteurs principaux de variabilité. Le premier facteur avec 43,4 % d'inertie est expliquée par un long phyllochrone (phyllo), une réserve initiale élevée (Q0), des probabilités de croissance du tronc et des branches élevées (P et B), une forte ramification (A), de faibles valeurs d'âge chronologique (N) et de temps de fonctionnement des feuilles (Tf).

Il s'agit d'une composante de développement qui oppose les espèces *Coffea liberica* var. *dewevrei* (DEW) et *C. liberica* var. *liberica* (LIB), à *C. racemosa* (Figure 60). Cette dernière espèce se singularise par un nombre élevé de cycles de développement et un long temps de fonctionnement des feuilles. La deuxième composante (21,6%) est expliquée par le rapport de rythme qui est élevé pour *C. canephora* (CAN) et *C. pseudozanguebariae* (PSE).

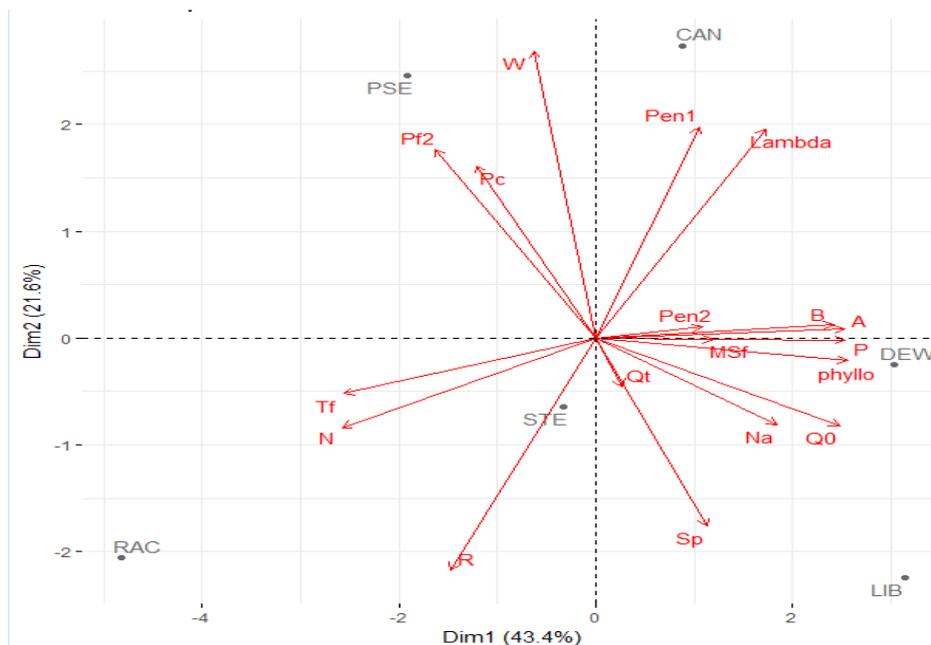


Figure 60 : Projection des espèces en fonction des paramètres de développement et de croissance dans le plan 1-2 révélé par l'ACP

CAN : *Coffea canephora*, DEW : *Coffea liberica* var. *dewevrei*, LIB : *Coffea liberica* var. *liberica*
 STE : *Coffea stenophylla*, PSE : *Coffea pseudozanguebariae*, RAC : *Coffea racemosa*

4 Identification de qtls des caractères architecturaux et de production

4.1 Caractérisation agromorphologique

4.1.1 Distribution des caractères

Au total, 15 variables ont été mesurées sur 158 individus de *Coffea canephora* constitués de la descendance backcross, de leurs parents et grands parents. Les figures 61, 62, 63 et 64 montrent que toutes les variables utilisées pour l'analyse des QTLs ont suivi la loi normale dans la population, selon le test de Shapiro Wilk au risque de 0,05. Les moyennes des grands parents (P1 et P2), des parents (F1 et P3) et de la population backcross (BC1) y ont été indiquées par des flèches. D'une manière générale, la moyenne de la F1 et de la BC1 est comprise entre celles des grands parents (P1 et P2) pour la F1 et entre la F1 et le parent P3 pour la BC1. Le détail des graphiques est présenté en annexe 4.

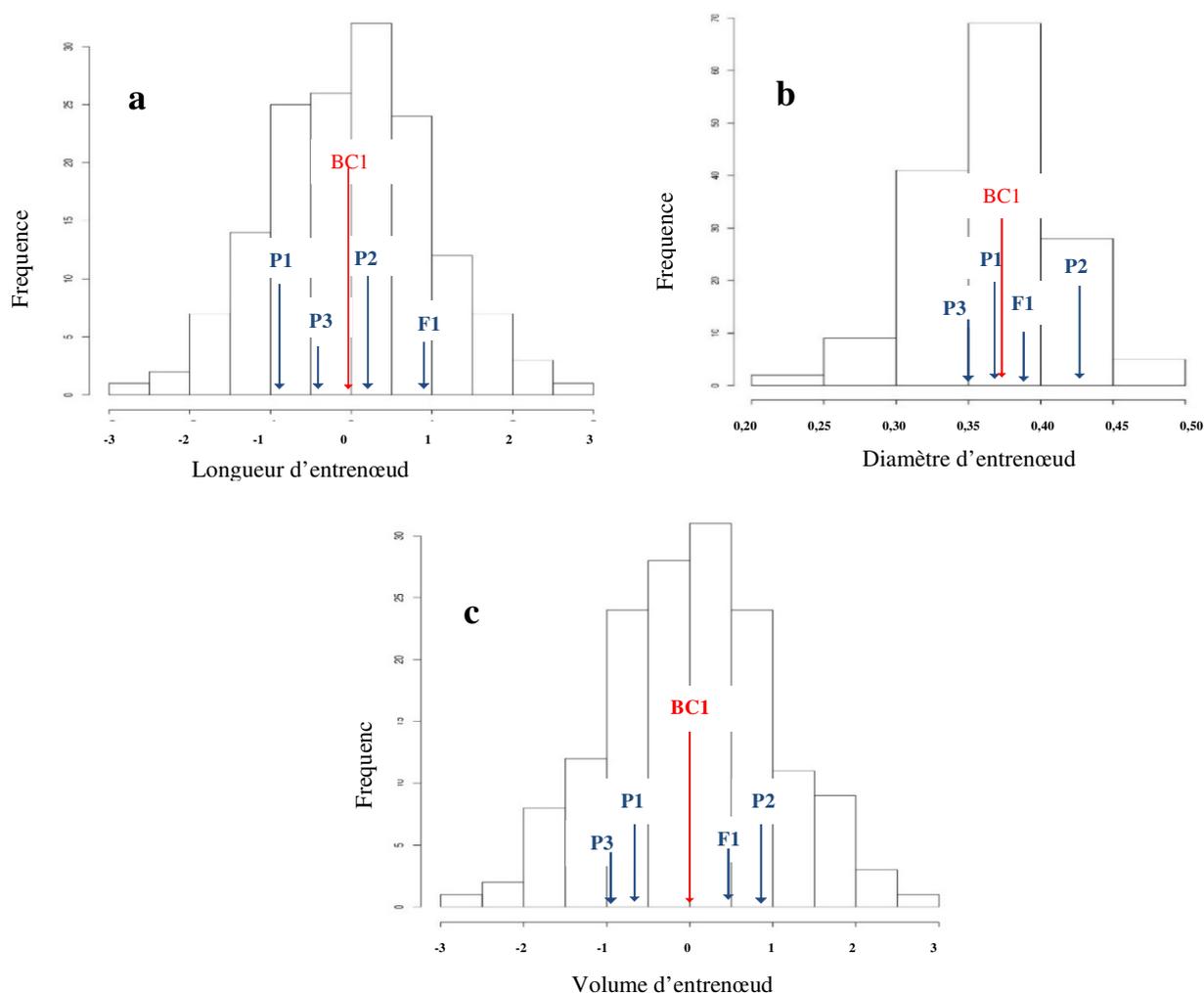


Figure 61 : Distribution des caractéristiques des entrenœuds de *Coffea canephora*

a) Longueur d'entrenœud, b) Diamètre d'entrenœud et c) Volume d'entrenœud

Les flèches indiquent les moyennes de la population et des parents

BC1 : backcross, F1 : parent 1, P3 : parent 2, P1 : grand parent 1 et P2 : grand parent 2

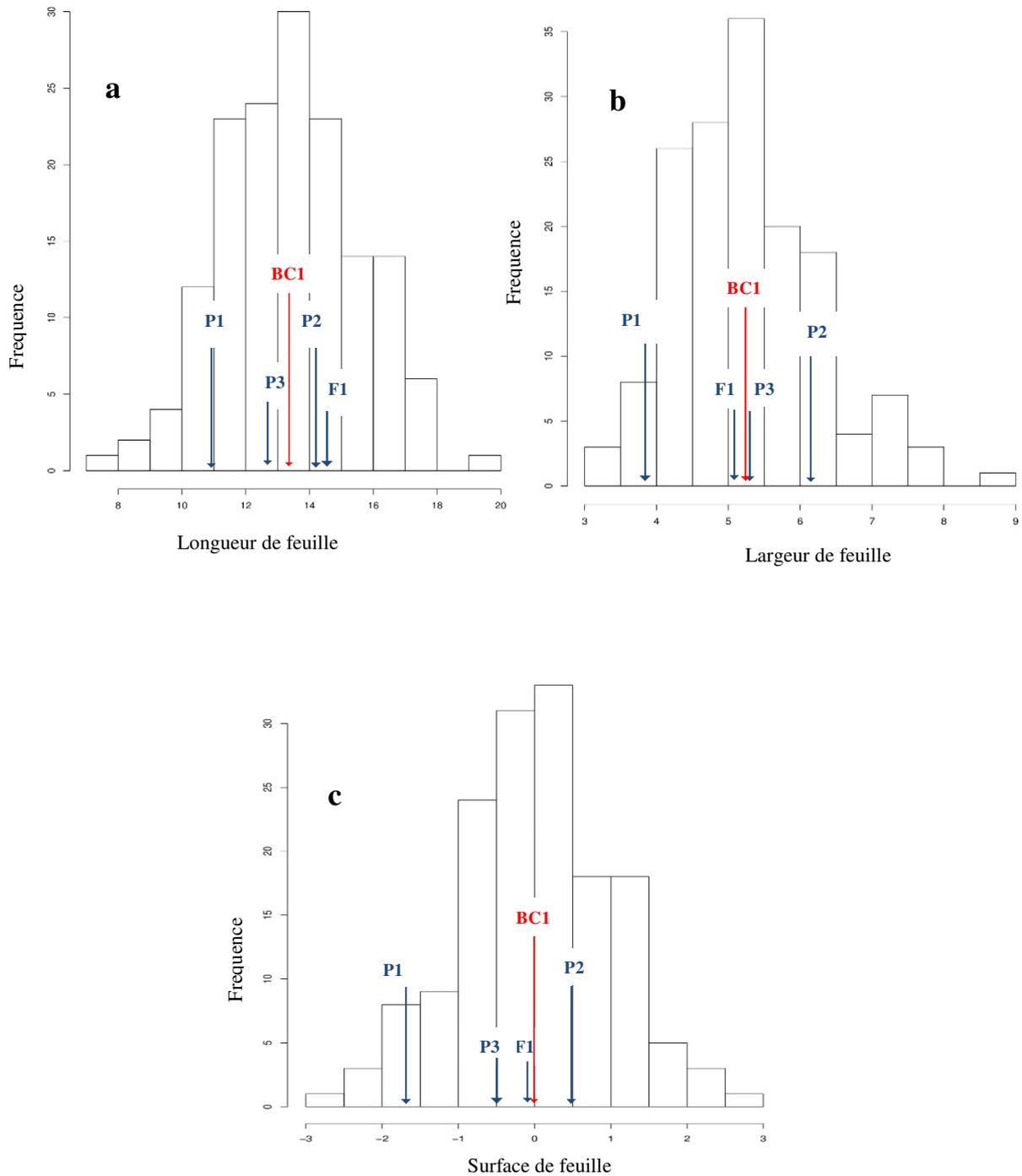


Figure 62 : Distribution des caractéristiques des feuilles de *Coffea canephora*

a) Longueur de feuille, **b)** Largeur de feuille, **c)** Surface de feuille

Les flèches indiquent les moyennes de la population et des parents.

BC1 : backcross, F1 : parent 1, P3 : parent 2, P1 : grand parent 1 et P2 : grand parent 2

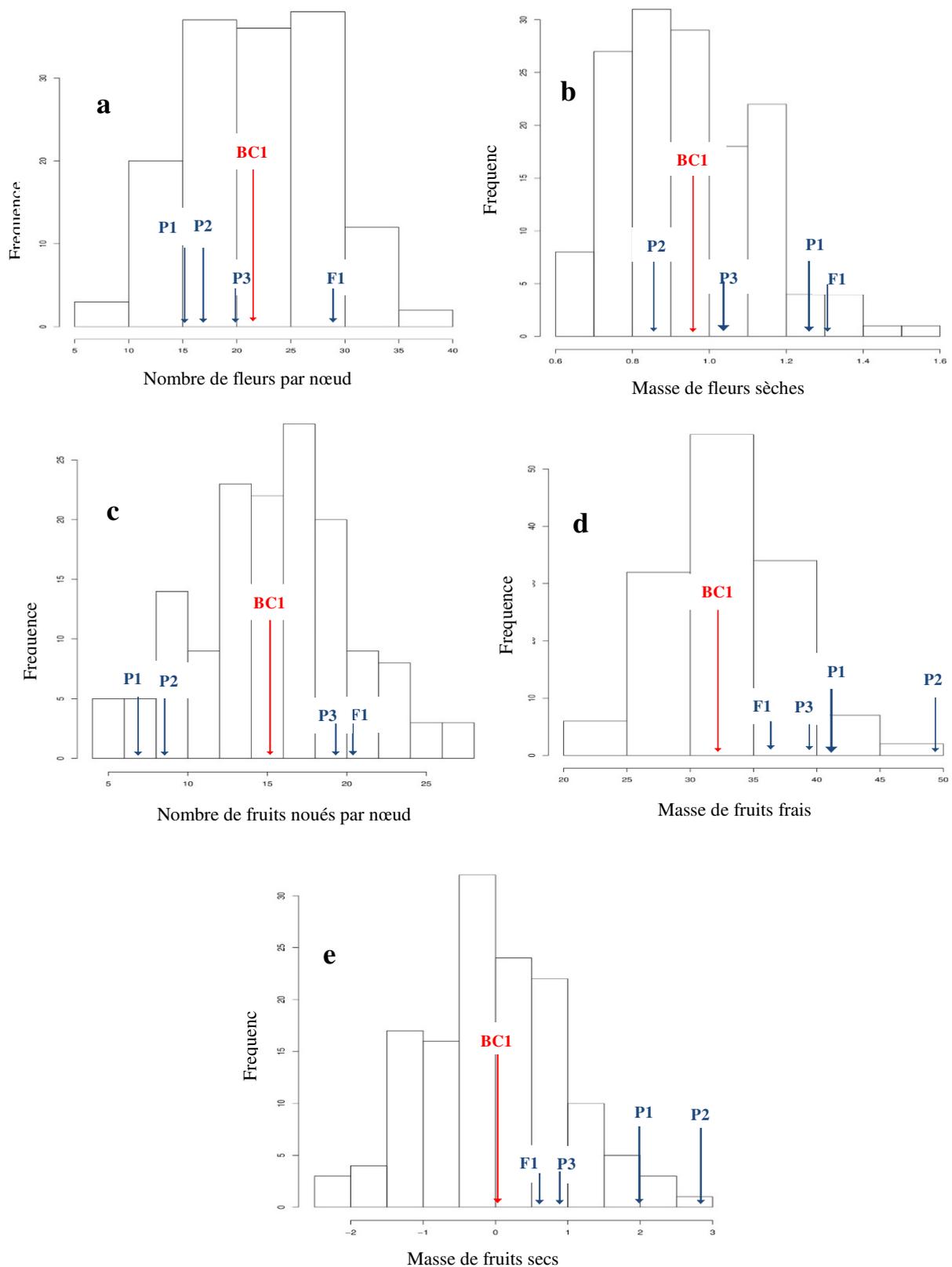


Figure 63 : Distribution des caractéristiques des fleurs et des fruits de *Coffea canephora*

a) Nombre de fleurs par nœuds, **b)** Masse de fleurs sèches, **c)** Nombre de fruits noués par nœuds

d) Masse de fruits frais, **e)** Masse de fruits secs

Les flèches indiquent les moyennes de la population et des parents.

BC1 : backcross, F1 : parent 1, P3 : parent 2, P1 : grand parent 1 et P2 : grand parent 2

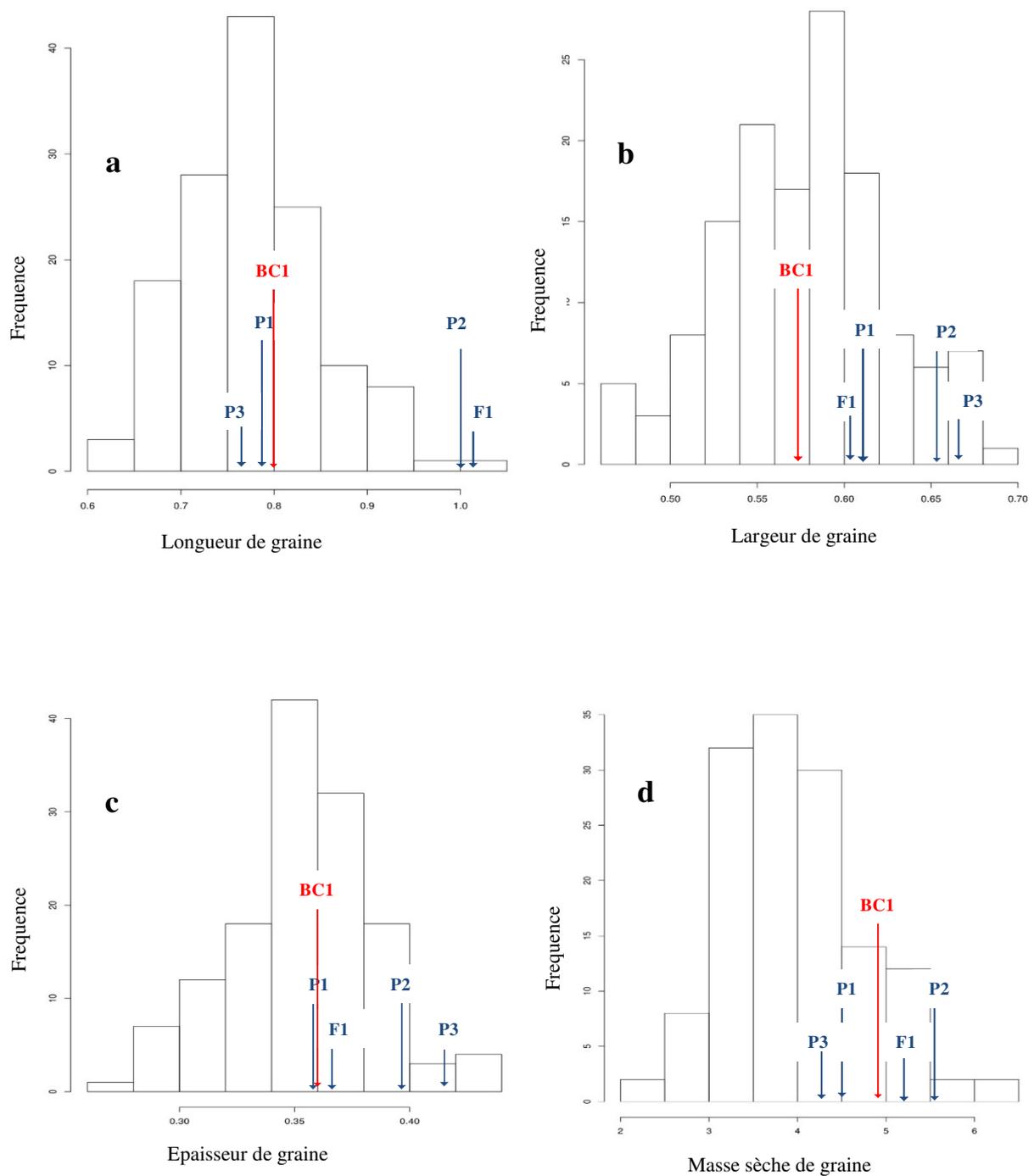


Figure 64 : Distribution des caractéristiques des graines de *Coffea canephora*

a) Longueur de graine, b) Largeur de graine, c) Epaisseur de graine, d) Masse sèche de graines
Les flèches indiquent les moyennes de la population et des parents.

BC1 : backcross, F1 : parent 1, P3 : parent 2, P1 : grand parent 1 et P2 : grand parent 2

4.1.2 Analyse des relations entre caractères

La matrice de corrélation des différents caractères analysés est rapportée dans le tableau VIII. Les résultats montrent une faible corrélation positive mais significative entre la croissance des organes végétatifs (entrenœuds et feuilles) et les organes de production (fleurs, fruits et graines) du caféier. D'une part, le volume de l'entrenœud (VEN) qui prend en compte la longueur et le diamètre (LEN et DEN) de l'entrenœud, est positivement corrélé ($r = 0,68$) avec la surface de la feuille (SURF) qui est fonction de la longueur (Lf) et de la largeur (lf). Par ailleurs, les dimensions du fruit et de la graine sont fortement corrélées et faiblement corrélées aux dimensions de l'entrenœud et de la feuille. Les arbres qui produisent de gros fruits et de grosses graines sont ceux qui ont les plus gros entrenœuds et les plus grosses feuilles.

Tableau VIII : Matrice de corrélation entre 15 variables mesurées sur la population de *Coffea canephora*

Variables	LEN	DEN	VEN	Lf	lf	SURF	NFR	LGr	LarGr	EGr	MsGr	MfFr	MsFr	NfLr	MsFlr
LEN	1														
DEN	0,06	1													
VEN	0,71**	0,67**	1												
Lf	0,44**	0,55**	0,61**	1											
lf	0,53**	0,54**	0,71**	0,86**	1										
SURF	0,52**	0,54**	0,68**	0,92**	0,95**	1									
NFR	0,05	0,24*	0,22*	0,21*	0,21*	0,21*	1								
LGr	0,03	0,21*	0,19*	0,16*	0,18*	0,17*	0,07	1							
LarGr	0,06	0,17*	0,14	0,13	0,12	0,13	-0,04	0,41**	1						
EGr	0,11	0,21*	0,23*	0,17*	0,17*	0,17*	0,06	0,47**	0,84**	1					
MsGr	0,12	0,15	0,18*	0,15	0,16*	0,2*	-0,1	0,6**	0,67**	0,61**	1				
MfFr	0,07	0,21*	0,19*	0,16*	0,14	0,2*	-0,14	0,5**	0,59**	0,55**	0,76**	1			
MsFr	0,05	0,26*	0,21*	0,07	0,07	0,1	-0,08	0,38**	0,47**	0,4**	0,46**	0,66*	1		
NfLr	0,07	0,19*	0,19*	0,16*	0,20*	0,16*	0,20*	0,04	-0,09	-0,01	-0,03	-0,07	0,05	1	
MsFlr	0,15	0,17*	0,21*	0,19*	0,22*	0,23*	0,02	0,26*	0,21*	0,24*	0,22*	0,23*	0,28*	-0,13	1

Les corrélations en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification de $p < 0,05$ (*) et de $p < 0,01$ (**)

LEN : longueur d'entrenœud, DEN : diamètre d'entrenœud, VEN : volume d'entrenœud, Lf : longueur de feuille, lf : largeur de feuille, SURF : surface de feuille, NFR : Nombre de fruits par nœud, LGr : longueur de graine, LarGr : largeur de graine, EGr : épaisseur de graine, MsGr : masse sèche de graines, MfFr : masse fraîche de fruits, MsFr : masse sèche de fruits, NfLr : Nombre de fleurs par nœud, MsFlr : masse sèche de fleurs

4.2 Caractérisation génétique

4.2.1 Analyse des marqueurs

Au total, 103 752 marqueurs nucléaires de type Single Nucleotide Polymorphism (SNP) ont été identifiés après alignement contre le génome séquencé de *Coffea canephora*. Mais, après criblage avec le logiciel Tassel, 3084 SNP ont été retenus pour l'estimation des distorsions de ségrégation. Ces marqueurs ne sont pas répartis de façon aléatoire entre les groupes de liaison correspondant aux chromosomes (Figure 65). Au seuil de 5 %, les groupes 2 et 7 ont eu les taux les plus élevés de polymorphisme : environ 16 et 12 % respectivement. La plus faible fréquence de polymorphisme a été présentée par le groupe 11 (7 %).

La figure 66 montre que 50 % des marqueurs sont distordus. L'intensité de distorsion varie de faible à forte chez chaque chromosome. La distribution physique comparée des marqueurs à 5 % (tous les marqueurs) et à 1 % montre que les distorsions touchent quasiment tous les chromosomes (Figure 67). Cependant, le chromosome S3, noté par les flèches bleue et rouge, est le plus affecté.

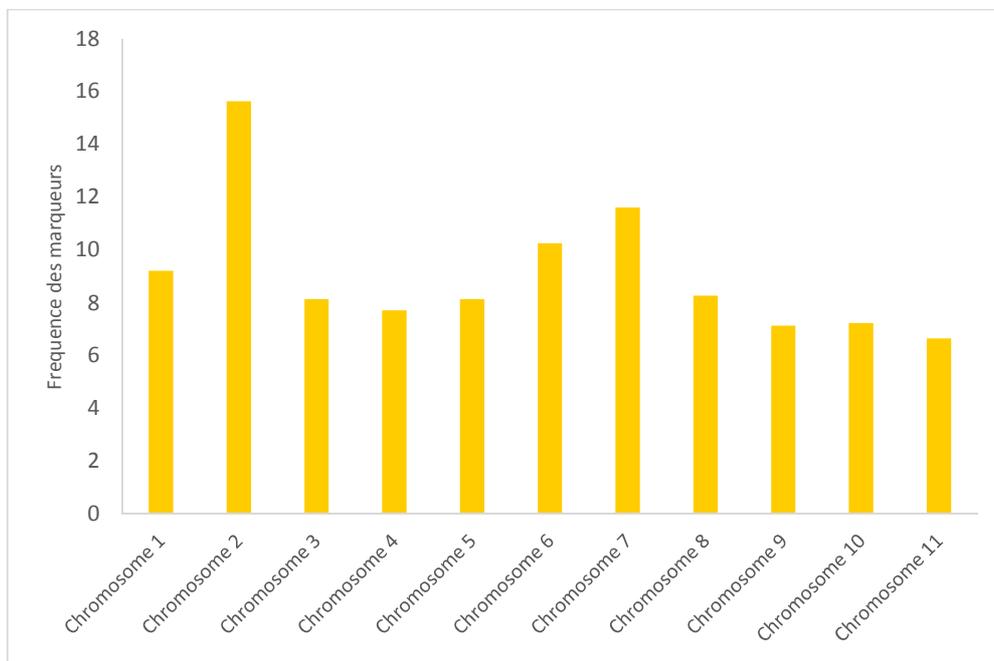


Figure 65 : Distribution des marqueurs SNP sur les chromosomes

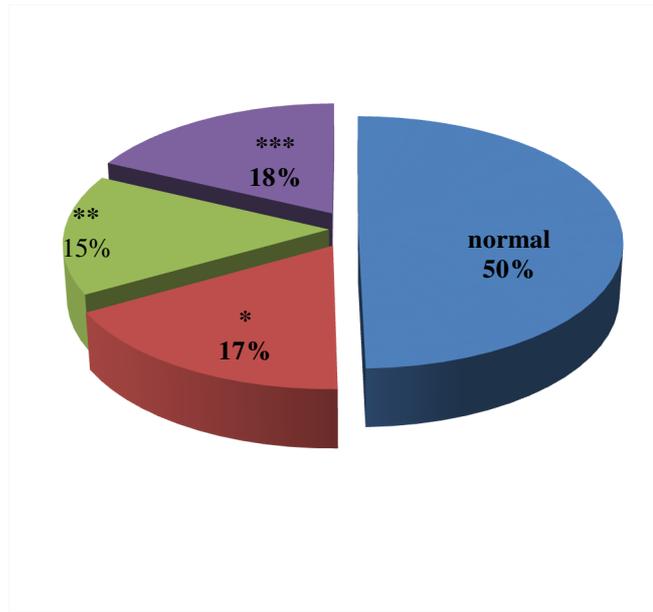


Figure 66 : Ségrégation des marqueurs SNP dans la population de *Coffea canephora*

- * marqueurs faiblement distordus
- ** marqueurs moyennement distordus
- *** marqueurs fortement distordus

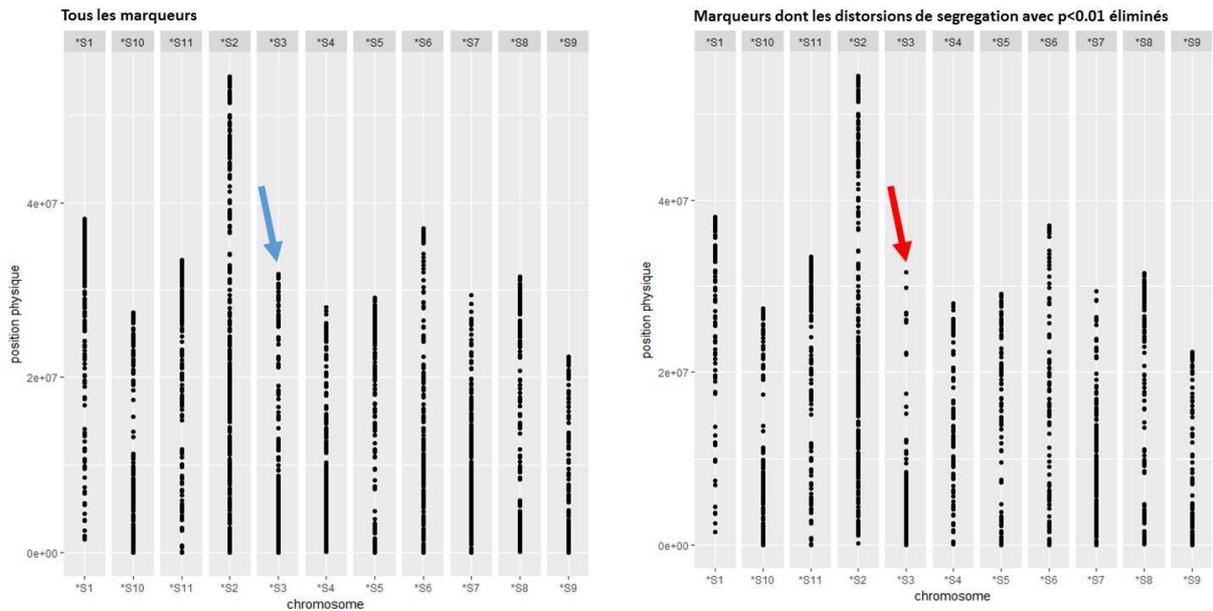


Figure 67 : Distribution physique des marqueurs à 5 et 1% de distorsion sur les chromosomes

4.2.2 Cartographie génétique de la population

4.2.2.1 Construction de la carte

La carte génétique a été construite avec un total de 2257 marqueurs. Les 11 groupes de liaison présentés par la carte ont été assignés aux 11 chromosomes du génome de *Coffea canephora*.

Le tableau IX décrit chaque groupe de liaison par le nombre de marqueurs liés, la longueur de la carte, les distances moyennes et les distances maximales observées entre les loci. La longueur totale de la carte a été de 1357 cM avec une densité moyenne de 0,7 et une distance maximale de 9,2 cM observée entre les marqueurs. La longueur des chromosomes a varié de 70,1 pour le chromosome 7 à 185,4 cM pour le chromosome 9.

Tableau IX : Caractéristiques de la carte génétique de *Coffea canephora*

Chromosome	Nombre total de marqueurs	Longueur (cM)	Densité	Distance maximale entre les loci (cM)	Nombre de SNP	Autres marqueurs
Chromosome 1	181	100,5	0,6	9,2	166	15
Chromosome 2	424	121,1	0,3	6,4	408	16
Chromosome 3	150	160,1	1,1	7,8	143	7
Chromosome 4	135	125	0,9	8,2	122	13
Chromosome 5	164	130,3	0,8	6,1	156	8
Chromosome 6	177	105,4	0,6	4	165	12
Chromosome 7	293	70,1	0,2	1,5	283	10
Chromosome 8	212	120,7	0,6	6,8	209	3
Chromosome 9	161	185,4	1,2	6,9	161	0
Chromosome 10	202	133,1	0,7	3,2	192	10
Chromosome 11	158	105,3	0,7	5,2	154	4

4.2.2.2 Étude de la relation entre la distance physique et la distance génétique

Les résultats présentés par la figure 68a montrent une bonne corrélation positive entre la distance physique des marqueurs SNP déterminée par leurs positions sur le chromosome (en nombre de bases) et la distance génétique estimée par les fréquences de recombinaison entre les marqueurs. De manière générale, la distance entre marqueurs suit leur position physique sur les pseudomolécules : plus deux marqueurs sont proches physiquement, plus la distance en cM qui les sépare est petite. Cependant, il y a une région qui échappe à cette règle et qui correspond au centromère. Dans la région autour du centromère, il n'y a quasiment pas de recombinaison ; donc les distances entre marqueurs sont quasi nulles alors que les distances physiques ne le sont pas (cf cercle rouge sur la figure 68 et détail du chromosome noté S10). L'évolution de la relation a été plus détaillée avec le chromosome 3 pris comme exemple (Figure 68b). Les points hors courbes ont représenté des données aberrantes éliminées pour la construction de la carte.

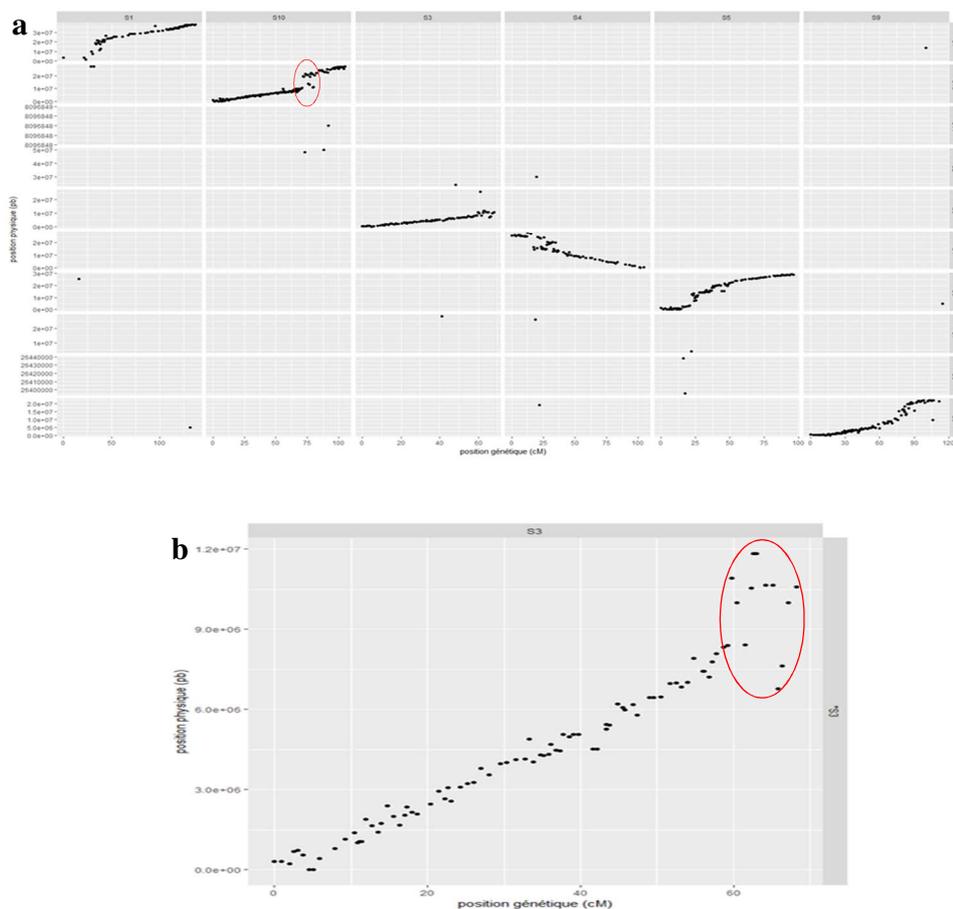


Figure 68: Détail du chromosome S10 avec le centromère en position sub-métacentrique (a) et relation entre distance génétique et distance physique des marqueurs SNP situés sur le groupe de liaison 3 (b)

La zone en rouge est certainement la région centromérique, confondue avec la région télométrique

4.3 Cartographie des QTLs

La recherche de liaisons entre les 2257 marqueurs cartographiés et les 15 variables mesurées a été effectuée sur 152 individus de la descendance backcross de *Coffea canephora* pour lesquelles les données morphologiques et génétiques étaient disponibles.

La cartographie par intervalle composite (CIM) a permis de détecter 28 loci (QTLs) à effet additif, impliqués dans la variabilité de 13 caractères de la population au seuil de 0,05 avec un LOD score minimum de 3. Les résultats présentés dans le tableau 10 montrent que ces QTLs ont été répartis sur 9 chromosomes. Pour faciliter la visualisation, seules les régions chromosomiques contenant des QTLs ont été représentées sur la carte (Figure 69 à 71). Les QTLs déterminés ont concerné les organes végétatifs (entrenœuds et feuilles) comme les organes reproducteurs (fleurs, fruits et graines).

4.3.1 Au niveau des entrenœuds

Pour les dimensions des entrenœuds, un total de neuf QTLs ont été identifiés sur six chromosomes. Ce sont trois loci liés à la longueur (LEN), quatre loci pour le diamètre (DEN) et deux loci liés au volume des entrenœuds (VEN). Ces QTLs ont expliqué respectivement 28 %, 38 % et 24 % de la variabilité de ces caractères. Les régions génétiques qui gouvernent l'élongation des entrenœuds (chromosome 6, 7 et 11) sont différentes de celles de leur diamètre (chromosome 10, 2 et 3) ; excepté le chromosome 11 sur lequel les deux régions se chevauchent.

4.3.2 Au niveau des feuilles

S'agissant des feuilles, ont été identifiés 10 QTLs répartis sur cinq groupes de liaison. Trois principaux loci identifiés sur les chromosomes 2 et 11 ont expliqué chacun 31 % de la variabilité de la longueur (Lf) et de la surface (SURF) des feuilles avec des LOD score de 4 ; 15,2 et 14,9. En somme, 69 % de la variabilité de la longueur des feuilles, 34 % pour la largeur (lf) et 46 % pour la surface ont été expliqués par les QTLs détectés. Mais, pour la surface foliaire, les effets additifs élevés ont été positifs sur les chromosomes 2 et 7, et négatifs pour le chromosome 11.

Par ailleurs, les entrenœuds et les feuilles ont eu des QTLs en commun. Cette situation est illustrée par la figure 71 qui montre sur les chromosomes 7 et 11, des régions qui ont été liées aux dimensions des feuilles en même temps qu'aux dimensions des entrenœuds avec des LOD qui varient de 4 à 15. Toujours sur le groupe de liaison 11, une région importante est liée aux dimensions des organes végétatifs avec une implication variant de 11 % (diamètre des entrenœuds) à 31 % (longueur et surface des feuilles).

4.3.3 Au niveau des fleurs

Un loci identifié sur le chromosome 1 explique 17 % de la variabilité de nombre de fleurs (NfLr) dans la population. Quant à la masse sèche des fleurs (MsFlr), elle a été liée à deux QTLs sur les chromosomes 2 et 5 qui ont expliqué 17,4 % de sa variabilité.

4.3.4 Au niveau des fruits

Deux QTLs à effets additifs antagonistes ont été liés au nombre de fruits (NFR). Ces loci ont été déterminés sur les chromosomes 2 et 4, et expliquent 19 % de la variabilité. Un seul locus identifié sur le chromosome 1 a été lié à la masse sèche des fruits (MsFr) en expliquant seulement 7,7 % de la variabilité. Ce QTL à effet additif négatif, contient le marqueur CFS_1D.

4.3.5 Au niveau des graines

Les résultats ont montré l'implication de la région S3a5981540-S3a6068185 du chromosome 3 dans la variation des dimensions de la graine. Ce locus a expliqué 11,6 % de la variabilité de la longueur de la graine (LGr), 14,8 % pour la largeur (LarGr) et 16,4 % pour la masse sèche des graines (MsGr) de la population backcross de *coffea canephora* étudiée.

Tableau X : Caractéristiques des QTLs détectés par cartographie par intervalle composite (CIM)

Caractères	QTLs	Chrom	Position (cM)	Région chromosomique	LOD	R ² (%)	additivité
LEN	LEN1	6	43	S6a19478161-S6a13856890	3,1	7	0,42
	LEN2	7	48,9	S7a11011384-S7a6048098	3,5	8	-0,3
	LEN3	11	31,3	S11a21047981-S11a25885486	5,2	13	0,47
DEN	DEN1	2	13,7	S2a20831170-S2a11482004	3,6	8	-0,01
	DEN2	3	126,4	S3a5981540-S3a6435722	4,9	11	-0,03
	DEN3	10	30,4	S10a3952010-S10a3958956	3,9	8	0,01
	DEN4	11	39,5	S11a22809417-S11a28054008	5,2	11	0,02
VEN	VEN1	7	11,3	S7a11692017-S7a9929178	4	8	-0,06
	VEN2	11	39,5	S11a21047981-S11a27331012	7,5	16	0,08
Lf	Lf1	2	14,1	S2a13315731-S2a7239406	4	31	-0,57
	Lf2	3	126,4	S3a6201033-S3a6435722	3	2	-0,45
	Lf3	6	58	S6a16135265-S6a10985207	3,2	5	-0,57
	Lf4	11	40,4	S11a21068028-S11a27372102	15,2	31	1,19
lf	lf1	2	56,4	S2a14835361-S2a16822798	3,5	6	-0,25
	lf2	7	38,7	S7a12111177-S7a11040026	3,4	6	0,77
	lf3	11	40,4	S11a21068028-S11a27372102	11	22	0,46
SURF	SURF1	2	46,5	S2a12485890-S2a15411329	4,9	8	-6,82
	SURF2	7	10	S7a11370082-S7a8241966	3,8	7	-13,73
	SURF3	11	40,4	S11a21068028-S11a27372102	14,9	31	13,14
NFR	NFR1	2	21,5	S2a1735498-S2a1077625	3,7	8	-1,66
	NFR2	4	66,7	S4a17874527-S4a20191932	4,6	11	2,52
LGr	LGr1	3	118,2	S3a5981540-S3a6068185	4,8	11,6	-0,16
LarGr	LarGr1	3	118,2	S3a5981540-S3a6068185	5,9	14,8	-0,12
MsGr	MsGr1	3	119,21	S3a5981540-S3a6435722	6,8	16,4	-1,1
MsFr	MsFr1	1	25,0	CFS_1D-S1a1550470	3,2	7,7	-1,39
NfLr	NfLr1	1	49,1	S1a289761-S1a32822507	6,9	17	3,7
MsFlr	MsFlr1	2	51,9	S2a17050302-S2a15812553	3,9	8,7	-0,08
	MsFlr2	5	103,3	ssr119559-X500	3,9	8,7	0,09

Chrom : chromosome, LEN : longueur d'entrenœud, DEN : diamètre d'entrenœud, VEN : volume d'entrenœud, Lf : longueur de feuille, lf : largeur de feuille, SURF : surface de feuille, NFR : Nombre de fruits par nœud, LGr : longueur de graine, LarGr : largeur de graine, EGr : épaisseur de graine, MsGr : masse sèche de graines, MfFr : masse fraîche de fruits, MsFr : masse sèche de fruits et NfLr : Nombre de fleurs par nœud, MsFlr : masse sèche de fleurs

Les chiffres 1 à 4 de la colonne QTLs marquent le rang du QTL pour chaque caractère.

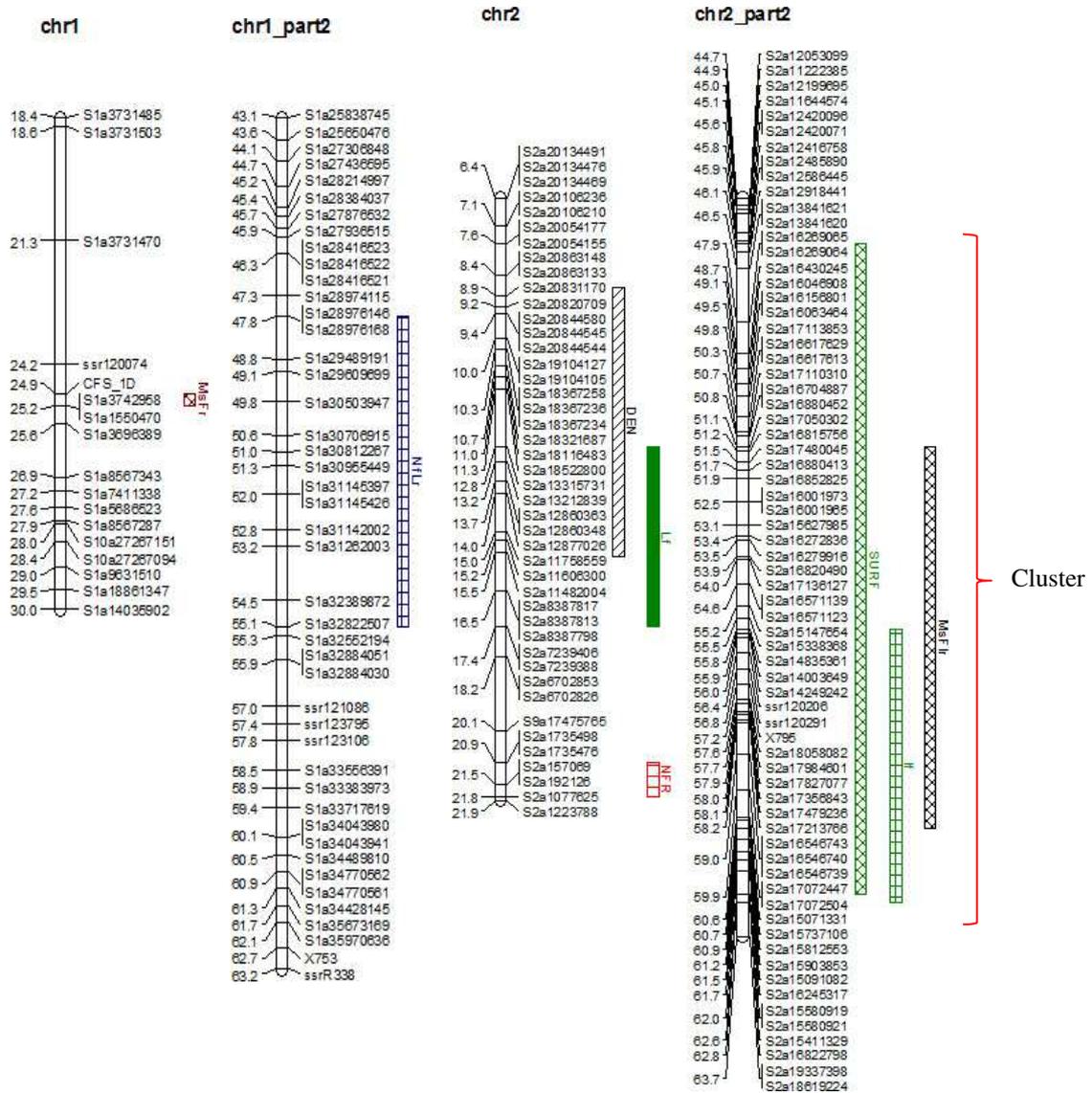


Figure 69 : Localisation des QTLs sur les chromosomes 1 et 2

Chr : chromosome

Les marqueurs figurent à droite et les distances génétiques (en cM, Kosambi) à gauche.

Les QTLs des caractères sont marqués par des barres de différentes couleurs à droite du chromosome

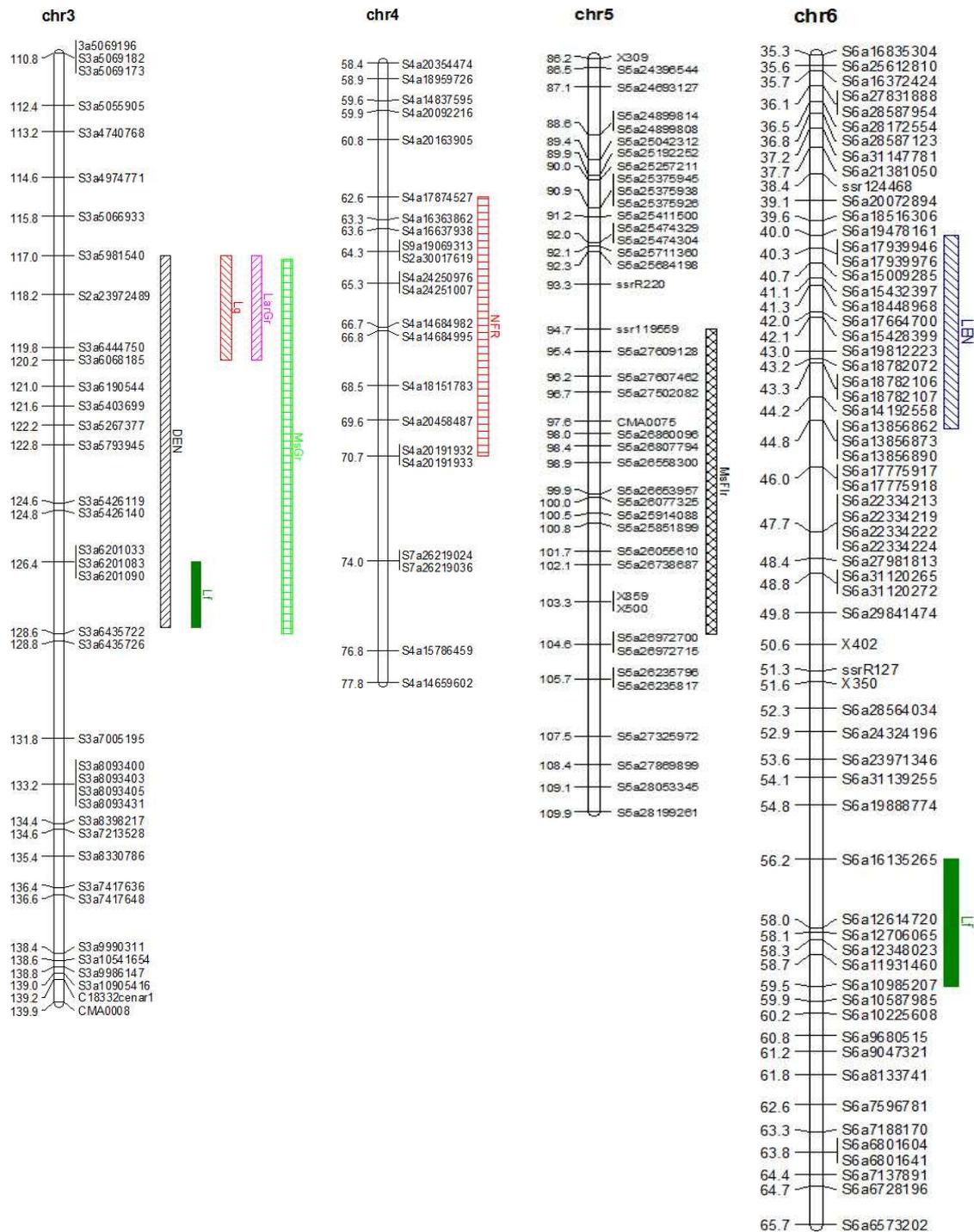


Figure 70 : Localisation des QTLs sur les chromosomes 3, 4, 5 et 6

Chr : chromosome

Les marqueurs figurent à droite et les distances génétiques (en cM, Kosambi) à gauche.

Les QTLs des caractères sont marqués par des barres de différentes couleurs à droite du chromosome

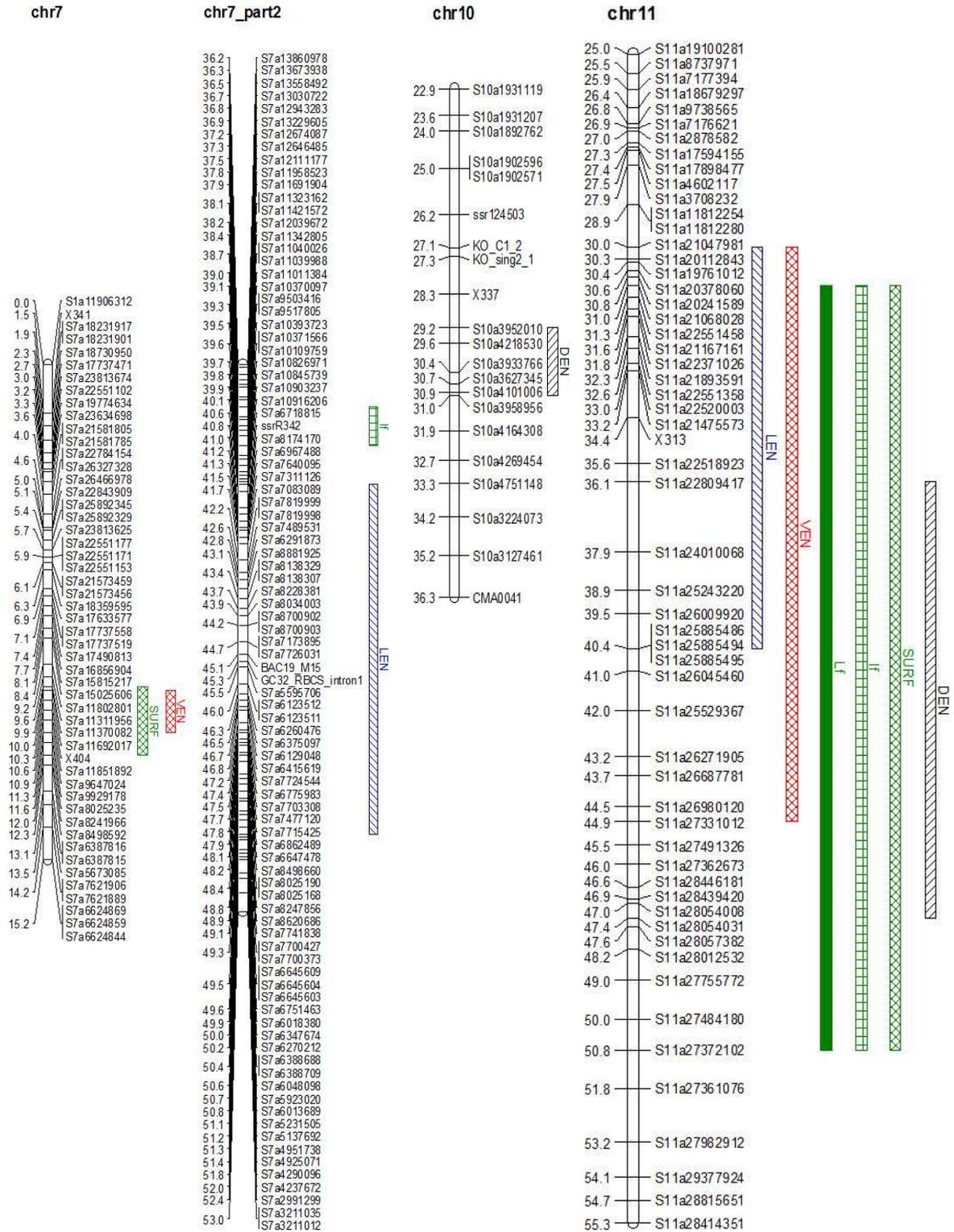


Figure 71 : Localisation des QTLs sur les chromosomes 7, 10 et 11

Chr : chromosome, part : partie

Les marqueurs figurent à droite et les distances génétiques (en cM, Kosambi) à gauche.

Les QTLs des caractères sont marqués par des barres de différentes couleurs à droite du chromosome

Chapitre 2 : DISCUSSION

1 Architecture et croissance des espèces

Au total, six espèces provenant d’Afrique de l’Ouest, du Centre et de l’Est ont été étudiées. Ce sont : *Coffea canephora* (CAN), *C. liberica* var. *dewevrei* (DEW), *C. liberica* var. *liberica* (LIB), *C. stenophylla* (STE), *C. pseudozanguebariae* (PSE) et *C. racemosa* (RAC).

L’étude de l’ontogénèse (développement des axes) des troncs a montré une même évolution de la longueur et du diamètre des entrenœuds chez toutes les espèces étudiées. Partant de la base vers l’apex de la tige, la longueur des entrenœuds est stable puis décroissante à cause de l’expansion de l’organe. Toutefois, le gradient morphogénique appelé « effet de base » est caractérisé par les premiers entrenœuds qui sont plus courts à la base. La phase particulière de longs entrenœuds présentée par les plantes serait due à l’arrosage momentané en conséquence d’une longue période de sécheresse. Contrairement à la longueur, le diamètre évolue de façon décroissante et régulière de la base vers l’apex. Cette décroissance est due à la croissance secondaire qui diminue dans le sens de l’apex de la tige.

Quant au nombre d’entrenœuds des tiges, la faible variation à l’intérieur d’une espèce, traduit le fait que les caféiers ont le même âge (De Reffye *et al.*, 2018). Par contre, la hauteur varie beaucoup entre individu. Cette hétérogénéité pourrait s’expliquer par l’effet de l’environnement et du génotype. En effet, chaque plante a son micro climat. Etant donné que les individus mesurés sont issus de graines, et vu la propriété d’allogamie des caféiers, la variation intraspécifique morphologique des espèces pourrait aussi être dûe à leur variation génotypique.

Tous les facteurs étudiés sont liés. Mais, l’existence de petits groupes liés a été mieux clarifiée par l’analyse en composante principale. Cette analyse a aussi permis d’évaluer la contribution des facteurs dans la variation interspécifique.

Il ressort des caractères architecturaux que les espèces à grande feuilles accumulent plus de matière dans leurs feuilles et leurs entrenœuds. Ces espèces, représentées par DEW et LIB, produisent moins de phytomères et sont de petites tailles. En effet, les individus à grandes feuilles consacraient plus de matières à l’expansion des organes créés qu’à l’émission de nouveaux organes (De Reffye *et al.*, 2018). Cela se justifie par le phyllochrone qui a été plus long pour ces plantes. L’espèce RAC qui a le plus court phyllochrone a émis plus d’entrenœuds aboutissant à une forte hauteur des plantes. Le phyllochrone détermine donc le nombre d’entrenœuds émis et l’âge chronologique qui permettent également d’estimer la production de la plante à un temps donné. Dans cette étude, le pas de temps a été déterminé par année ; ce temps prend en compte les saisons pluvieuses comme les saisons sèches. La même méthode a été utilisée par Andrianasolo (2012) qui a observé un phyllochrone variant en fonction des

espèces, de l'habitat et du climat. Ce qui pourrait justifier la différence entre le temps d'émission des entrenœuds chez les géotypes de l'espèce *Coffea canephora* de cette étude (30 jours) et ceux analysés par De Reffye en 1979 qui sont de 15 jours. Car, cet auteur a mesuré des clones qui présentent quelques différences par rapport aux hybrides de cette étude. Toutefois, des résultats semblables ont été obtenus par Ouattara (2013) qui a observé en moyenne, 13 entrenœuds émis en 15 mois sur des plants de CAN étudiés en pépinière. Il serait donc intéressant de faire une étude précise de suivi de croissance par espèce et par saison et surtout d'en étudier la stabilité.

Par ailleurs, la masse surfacique (MSf) a varié d'une espèce à une autre. Deux espèces, une à grandes feuilles (DEW), originaire d'Afrique du Centre et l'autre à petite feuilles (PSE), originaire d'Afrique de l'Est ont eu les MSf les plus élevées. Selon ces résultats, la masse surfacique ne dépendrait pas de la surface de la feuille mais plutôt du géotype et de l'origine géographique. Les études de Poorter *et al.* (2009) ont montré que les espèces à haut taux de masse surfacique présentent des densités de tissus foliaires plus élevées. Ils ont aussi montré que ce paramètre variait fortement avec la lumière, la température, la concentration en CO₂, le stress en éléments nutritifs et en eau. La masse surfacique serait donc un indicateur de l'écologie de la plante, car les individus se trouvant dans des conditions de croissance limitée en présentent de faibles valeurs (Poorter & De Jong, 1999 ; Westoby *et al.*, 2002). Ce rapport qui est un trait foliaire fonctionnel essentiel à la croissance des plantes (Lambers & Poorter, 1992) est en effet, une stratégie d'adaptation (Grime, 1997 ; Westoby *et al.*, 2002).

Architecture des caféiers

Concernant le développement des six espèces, les paramètres de développement des axes des jeunes caféiers ont montré des probabilités de développement du tronc (P) et des branches (B) élevées, supérieures à 70 %, chez toutes les espèces. Ceci indique le faible taux d'échec dans l'émission des phytomères. Ces résultats sont en accord avec les analyses réalisées par Mathieu (2006) qui a noté que chez les arbres tropicaux à développement continu, la plupart des cycles de développement aboutissent à l'émission de phytomères à partir de tous les méristèmes.

De plus la linéarité du développement a été attestée par les représentations des distributions des rameaux en fonction de leur taille (nombre d'entrenœuds). Les caféiers sont caractérisés par un développement continu. Dans ce mode de croissance, les méristèmes apicaux et latéraux, contribuent au développement en émettant des phytomères sans période de repos, dans les conditions normales (De Reffye *et al.*, 2012). Des mesures similaires réalisées par Andrianasolo

(2012) chez cinq espèces de caféiers malgaches, ont révélé des valeurs élevées de P et B ($> 0,8$). Les mêmes résultats avaient été obtenus par De Reffye (1981b), qui a déterminé des P et B supérieurs à 70 % chez des clones de *Coffea canephora*. Selon cet auteur, l'origine des pauses est d'ordre physiologique et leur fréquence est endogène (liée au génome). La quasi-stabilité des paramètres de la première année à la deuxième année confirme l'hypothèse de l'auteur. De plus, dans le cas d'une plante à croissance continue comme le caféier, la vitesse de développement peut varier en fonction de l'âge physiologique de l'axe (Barthélémy & Caraglio, 2007). Ce qui justifie le fait que le développement des branches soit supérieur ou égal à celui du tronc chez toutes les espèces. La ramification tout comme le nombre de phytomères des branches sont des critères de sélection importants des caféiers car, mis à part les exceptions, seules les branches des caféiers produisent des fruits (Snoeck, 1991 ; Cilas 2006). Les caféiers avec des branches qui font moins de pause sont favorables aux programmes d'hybridation (CNRA, 2017).

Toutefois, le rapport de rythme de développement des branches par rapport au tronc (W) varie d'une espèce à une autre. Et, pour les six espèces, ce rapport a été inférieur à 1. Ce qui signifierait que le tronc pousse plus vite que les branches ($W < 1$). En effet, ce rapport serait influencé par le développement du tronc qui à son tour, serait influencé par l'effet du stochastique (aléatoire) d'où l'obtention d'écartype plus élevé que dans le cas des branches (De Reffye *et al.*, 2018). Mais, le rythme de croissance des branches par rapport au tronc de *Coffea canephora* et de *Coffea pseudozanguebariae* ont été plus proche de 1. Les structures topologiques de ces espèces sont proches des modèles architecturaux de caféiers sollicités par les paysans en Côte d'Ivoire (CNRA, 2017). Les arbres d'une telle architecture sont de petite taille ; ce qui facilite l'accès aux branches pendant la récolte. De plus, ces caféiers conservent une certaine « jupe ou couronne » à la base qui favorise la maturation groupée des fruits (CNRA, 2017). La connaissance des paramètres de fonctionnement de tels caféiers pourrait faciliter le schéma de sélection caféière. Toujours sur les caféiers, les résultats de Andrianasolo (2012) chez cinq espèces de caféiers malgaches, et de Ouattara (2013) chez cinq espèces de caféiers africains dont *Coffea stenophylla*, *Coffea pseudozanguebariae* et *Coffea racemosa*, ont montré que la vitesse de croissance des axes orthotropes et plagiotropes évoluait en fonction de l'espèce.

Quant à l'intensité de ramification (A), celles obtenues dans cette étude, ont été très élevées par rapport aux résultats de Ouattara (2013) sur les mêmes espèces ($A < 0,5$). De plus, dans les observations de cet auteur, *Coffea racemosa* (RAC) a eu le taux de rameaux le plus élevé. Mais,

la précocité de cette espèce a été attestée par le rang d'apparition des premiers rameaux et surtout, RAC a été la seule espèce qui a développé des rameaux secondaires (rameaux d'ordre 3). La différence de l'intensité de ramification pourrait s'expliquer par la différence d'âge et des conditions climatiques des travaux étant donné que Ouattara a effectué ses mesures sur des plants plus jeunes, en pépinière et sous ombrage. Les valeurs observées sur les jeunes individus sont influencées par « l'effet de base » ; le taux de ramification évolue progressivement jusqu'à se stabiliser (Andrianasolo, 2012). Aussi, cette différence pourrait-elle se justifier par le fait que ces espèces s'expriment mieux en conditions naturelles.

Croissance des caféiers

S'agissant de la croissance des espèces, l'établissement des lois allométriques ont permis de faire une étude non-destructive de l'architecture des plantes par GreenLab. En effet, à partir des mesures effectuées sur les différents organes, leur biomasse sèche a été déduite. Des équations d'abord établies sur des individus âgés de grandes feuilles provenant des forêts humides, ont été généralisées en y ajoutant des espèces de petites feuilles originaires des forêts sèches. Ces équations allométriques pourraient désormais être utilisées pour estimer la masse sèche des entrenœuds et des feuilles de caféiers. Des équations pareilles avaient été proposées par Antunes *et al.* (2008) et Schimldt *et al.* (2015) pour étudier les feuilles de *Coffea canephora* et *C. arabica*. Toutefois, l'estimation de la biomasse de la plante entière nécessite la prise en compte du nombre et des types d'organes de cette dernière. En ce sens, Siles *et al.* (2010) et Negash *et al.* (2013) ont déterminé des équations d'allométrie pour estimer la biomasse aérienne de l'arabica. Mais, selon ces auteurs, pour estimer la biomasse avec précision, des équations doivent être paramétrées pour chaque espèce dans son environnement.

Les biomasses des organes observées et simulées ont été bien ajustées par GreenLab. En effet, la qualité des ajustements des séries organiques utilisant la méthode des moindres carrés, montre l'adéquation du modèle aux caféiers (De Reffye *et al.*, 2018).

Ces ajustements de séries organiques ont permis d'estimer les paramètres écophysologiques dits cachés par inversion du modèle. Ainsi, la complexité de l'architecture est simplifiée car elle résulte de l'action d'un petit nombre de paramètres. Ceux-ci génèrent un petit nombre de séries organiques qui contiennent l'information suffisante pour reconstituer le développement et la croissance des plantes. Par ailleurs, d'autres plantes ont présenté de bons ajustements des données observées et estimées par GreenLab. Ce sont des arbres forestiers tels que le peuplier (Yang *et al.*, 2011) et le teck (Tondjo, 2016), et des plantes cultivées telles que le cotonnier (De

Reffye *et al.*, 1999), le tournesol (Guo *et al.*, 2003), le maïs (Guo *et al.*, 2006) et le blé (Kang *et al.*, 2008). Chez le caféier, des ajustements de même qualité ont été obtenus par Andrianasolo (2012) sur six espèces malgaches. Mais, ils ont été moins bons dans les travaux de Ouattara (2013). Les deux raisons avancées par cet auteur ont été le faible nombre des individus analysés et les aléas climatiques. Considérant les arguments de Ouattara (2013), la dispersion des masses des entrenœuds et des feuilles à la base des axes constatée lors de nos analyses, pourrait se justifier par des perturbations d'ordre climatique dans le développement des premiers entrenœuds. En effet, dans de telles études, l'environnement doit être propice. Cette idée a été rapportée par Mathieu (2006), qui préconise une modélisation des paramètres environnementaux pour obtenir des résultats plus précis. Mais, par manque d'information, GreenLab suppose par défaut l'environnement constant ($E = 1$). Outre cet effet, l'impact de la différence génotypique des individus pourrait être évoqué. Car, la population étudiée pour chaque espèce est constituée d'individus issus de graines et, ces graines ont été formées par des fécondations allogames. Cette hypothèse se justifie par la grande variabilité de la hauteur des arbres au sein d'une même espèce tandis que le nombre d'entrenœuds a été relativement stable. La variation génotypique aurait été dévoilée par le faible nombre de mesures observées à la base.

Par ailleurs, les données telles que les dimensions et le poids des organes mesurés directement sur la plante, ne peuvent être considérées comme des paramètres, mais comme le résultat du fonctionnement photosynthétique de la plante (De Reffye *et al.*, 2018). Leurs valeurs dépendent des paramètres dits « cachés » de la plante, qui sont déterminés par ajustement du modèle sur des données observées. Ces paramètres de croissance sont d'ordre écophysio-logique. Certains d'entre eux tels que la résistance (R), la surface de production (S_p), la biomasse initiale (Q_0), la quantité de biomasse totale (Q_t) et le coefficient de diffusion des assimilats (λ) sont attribués à la plante entière tandis que d'autres tels que le puits (P_i), le temps de fonctionnement (T_f) et d'expansion (T_a) sont propres aux organes.

Le temps de fonctionnement des feuilles correspond à leur durée de vie sur la plante (De Reffye *et al.*, 2018). Le fonctionnement des feuilles est un facteur indispensable à la croissance de la plante ; car, les feuilles constituent les premiers organes sources de production de biomasse grâce à la photosynthèse. En effet, le nombre de feuilles, leurs orientations dans la structure de l'arbre déterminent la capacité photosynthétique de l'arbre car, le taux d'assimilation nette du dioxyde de carbone (CO_2) est positivement corrélé au nombre de feuilles (Garnier *et al.*, 1999; Roggy *et al.*, 2005). Le temps de fonctionnement long des feuilles de *Coffea*

pseudozanguebariae (12 CD) et *C. racemosa* (14) pourrait être une stratégie d'adaptation de ces espèces qui proviennent de forêts sèches. Mais aussi, la ramification aurait un rôle à jouer dans la chute des feuilles. Sachant que les branches sont développées par les bourgeons axillaires localisés à l'aisselle des feuilles, leur croissance pourrait empêcher la survie de celles-ci, soit par simple gêne, soit par une variation de la concentration en hormone. Cette dernière s'explique par le fait que le développement des rameaux nécessite une hausse de la concentration en auxine suivie de celle de la cytokinine. Si le rôle de l'auxine dans l'abscission des feuilles n'est pas encore bien défini, celui de la cytokinine par contre est clair : elle entraîne la senescence des feuilles à des concentrations élevées. Une expérience sur les tomates a montré que les variétés mutantes qui présentaient une faible ramification avaient une quantité de cytokinine nettement inférieure à celles qui avait une ramification normale normalement (Hopkins, 2003). Les espèces CAN, DEW et LIB pourraient être caractérisées par une quantité de cette hormone plus élevée que les espèces des zones sèches. Toutefois, ces hypothèses pourraient être vérifiées en étudiant plus d'espèces des deux différentes zones.

Quant à la forte résistance à la transpiration (R) des espèces *Coffea racemosa* et *C. stenophylla*, elle pourrait se justifier par leur faible masse surfacique et leurs milieux de vie d'origine secs (forêt sèche).

Aucun des précédents caractères n'est corrélé à la production de biomasse totale. Pourtant tous ces paramètres sont des facteurs de croissance et donc de production de biomasse. La production de biomasse est en effet le résultat de l'effet combiné des paramètres de développement et de croissance qui interfèrent avec l'environnement climatique. Cette production dépendrait du fonctionnement des méristèmes et de tous ces paramètres dits « cachés », qui ne sont révélés que par le modèle structure-fonction GreenLab (Mathieu, 2006 ; Ma *et al.*, 2011 ; De Reffye *et al.*, 2018). La différence de paramètres de croissance présentée par ces espèces de diverses origines bioclimatiques, serait un facteur à prendre en compte. En effet, les espèces auraient réagi différemment aux longues périodes de sécheresse. L'environnement non contrôlé aurait influencé les paramètres de croissance ; ce qui aurait créé un environnement favorable à la croissance de *Coffea racemosa*. Cette espèce a été déjà décrite comme une espèce rustique et favorable à l'hybridation pour lutter contre la sécheresse due aux changements climatiques (Louarn, 1992). Toutefois, une bonne calibration du modèle GreenLab comme tous modèles biologiques nécessite un environnement contrôlé (Mathieu, 2006 ; De Reffye *et al.*, 2018).

Le poids des graines estimé (Q_0) de *Coffea liberica* var. *liberica* et *C. liberica* var. *dewevrei* est plus élevé que pour les autres espèces. Ces résultats rejoignent la théorie du Durian de Corner qui postule que les espèces à grandes feuilles ont des tiges à gros diamètres et de gros fruits (Corner, 1949). A l'exception de quelques paramètres, ces deux espèces ont présenté des schémas de développement et de croissance semblables.

Tous les organes, même les feuilles (principaux organes sources) sont des puits qui attirent la biomasse synthétisée pour leur croissance. Contrairement au café Arabica (Mathieu, 2006), aux caféiers malgaches (Andrianasolo, 2012) et au Teck (Tondjo, 2016), les puits des feuilles n'ont pas varié d'un âge physiologique à un autre. Ce qui explique que les feuilles du tronc et des branches d'un même étage renferment les mêmes quantités de biomasse. En effet, De Reffye *et al.* (2018) après des expériences sur plusieurs plantes y compris le caféier, ont constaté que la force du puits d'un organe variait selon son type et son âge chronologique. Selon ces auteurs, le puits croît depuis la création de l'organe jusqu'à un maximum, pour ensuite décroître et enfin s'annuler quand l'organe a atteint sa maturité. Il avait aussi mentionné que certains puits étaient particuliers : c'est le cas des cernes ligneux des axes végétatifs à l'origine de la croissance secondaire. Le puits élevé des entrenœuds du tronc par rapport aux branches serait donc dû à la croissance secondaire importante du tronc. Ce qui justifie la détermination du puits des cernes (P_c) et du coefficient de diffusion des assimilats (λ). En effet, le tronc concentre plus de biomasse à cause de l'effet de la loi de Pressler sur la croissance secondaire qui est bien contrôlée avec seulement ces deux paramètres. Chez la plupart des espèces de cette étude, le coefficient λ est voisin de 1, ce qui montre une adéquation à la loi de Pressler.

La demande de la plante et la production par cycle évoluent de façon exponentielle avec une même allure sigmoïdale ; ce qui prouve que les individus étudiés sont en pleine croissance. Les rapports offre/demande élevés chez les espèces à grandes feuilles en début de croissance, pourraient s'expliquer par la ramification tardive (seulement à partir d'un certain cycle). En effet, l'absence de rameaux s'accompagne d'une demande plus faible par rapport aux plantes qui en possèdent ; ce qui permet à DEW, LIB et CAN de disposer de plus de ressource et donc de biomasse assez importante pour couvrir la demande. De plus, ces espèces ont de grandes feuilles qui leur prévalent une surface de production assez larges pour favoriser la production de biomasse. Cette hypothèse est confirmée par la loi de Pressler (De Reffye *et al.*, 2018). L'apparition des branches entraîne la décroissance du rapport source-puits jusqu'à des valeurs stables qui montrent un pseudo-équilibre de plante. Selon l'évolution de la courbe Q/D deux groupes spécifiques sont démarqués : d'une part les espèces de petites feuilles et d'autre part,

les espèces de grandes feuilles. Andrianasolo (2012) qui a travaillé sur des jeunes caféiers malgaches a eu les mêmes résultats. Toutefois, les courbes de cette étude comme celles de ce chercheur et celles obtenues sur les plantes pérennes à croissance rythmique (Letort *et al.*, 2012 ; Tondjo, 2016), n'ont pas eu les mêmes allures. Le fait que les résultats de cette étude aient été obtenus en condition non contrôlées pourrait justifier cette différence. Car, la quantité de biomasse produite dépend non seulement de la demande des organes de la plante mais aussi, des facteurs environnementaux qui peuvent perturber l'équilibre trophique de celle-ci (Marcelis *et al.*, 2004 ; Ma *et al.*, 2011). En effet, le rapport de l'offre sur la demande détermine la croissance de la plante : l'émission et l'expansion des organes. Le nombre de phytomères émis à chaque cycle dépend de Q/D au moment de l'initiation, ce rapport détermine l'apparition de branche et la croissance des axes. La valeur du rapport source/puits est donc fortement liée à l'architecture qui détermine la demande et la production de biomasse (Ma *et al.*, 2011 ; De Reffye *et al.*, 2018).

2 Cartographie de QTLs

Dans cette étude, le nombre de groupes de liaison correspond au nombre de chromosomes du génome de *Coffea canephora* ($x = 11$). Sur la même population, Leroy *et al.* (2011) ont aussi obtenu 11 groupes de liaison. Mais, le niveau de polymorphisme (3083 SNP) observé dans notre étude est supérieur à celui de l'étude précédente, bien que leurs travaux soient portés sur un nombre plus élevé d'individus (273). Cette différence pourrait s'expliquer par les types de marqueurs et la méthode de génotypage utilisés. En effet, les SNP de notre étude aurait donné plus d'informations que les SSR utilisés par Leroy *et al.* (2011). Ce même argument a été rapporté par Moncada *et al.* (2016) pour expliquer la richesse de la carte de *Coffea arabica* qui comporte plus de marqueurs SNP.

Un taux de 50 % de marqueurs distordus renfermant 18 % de forte distorsion a été observé dans la population étudiée. Les distorsions sont fréquentes en cartographie génétique. Chez l'aubergine (*Solanum melongena* L.) par exemple, 6,5 % de distorsion sur 446 marqueurs ont été obtenus par Barchi *et al.* (2010). Sur des populations interspécifiques de CAN et PSE, Akaffou (2013) a observé des taux de distorsion de 28 et 47 % avec 233 AFLP et SSR respectivement. Moncada *et al.* (2016) ont aussi observé une déviation de 15 % chez des populations de *Coffea arabica* avec 848 SSR et SNP. Des phénomènes biologiques, notamment les barrières reproductives pourraient expliquer l'existence des distorsions de ségrégation. C'est le cas de CAN chez qui l'auto-incompatibilité est causée par un gène S. Selon les travaux de

Lashermes *et al.* (1996) confirmés par ceux de Lashermes *et al.* (2001), ce gène serait localisé sur le groupe de liaison 9. Ce groupe de marqueurs liés pourrait correspondre au chromosome 3 de cette étude qui a présenté la plus forte distorsion (60 %).

Étant donné que, tous les algorithmes de cartographie développés sont construits sur l'hypothèse d'une ségrégation mendélienne des marqueurs (Lorieux *et al.*, 1995a ; Lorieux *et al.*, 1995b), les distorsions de ségrégation peuvent influencer les fréquences de recombinaison et laisser croire à l'existence de fausses liaisons d'où des inexactitudes dans la cartographie génétique (Liu *et al.*, 2010). L'une des solutions les plus adoptées est de les exclure de l'analyse. Mais cette méthode réduit la couverture du génome, d'autant plus que les informations concernant les caractères quantitatifs ou qualitatifs des *loci* peuvent être perdus (Song *et al.*, 2006). Les analyses de Liu *et al.* (2010) ont montré que les distorsions de ségrégation pouvaient être ignorées si elles ne sont pas sévères et si leurs effets ne sont pas nécessairement préjudiciables pour les QTLs, d'autant plus qu'elles peuvent influencer positivement ou négativement les résultats des analyses statistiques.

Cette étude a aussi permis d'obtenir une carte saturée de *Coffea canephora* constituée des 11 groupes de liaison avec une longueur totale de 1357 cM. La carte génétique a été saturée conformément au génome de CAN publié par Denoeud *et al.* (2014). La carte obtenue au cours de cette étude est comparable en terme de longueur, à celle de Paillard *et al.* (1996) qui a une longueur de 1402 cM, de Lefevre-Pautigny *et al.* (2010) qui a une longueur de 1331 cM et de Leroy *et al.* (2011) qui a une longueur de 1290 cM ; ce qui confirme qu'elle est de bonne couverture.

Par ailleurs, une nette précision a été apportée à la carte génétique de la population étudiée d'autant plus que la densité qui a été de 5,5 chez Leroy *et al.* (2011) a été de 0,7 dans cette étude. Une pareille distance moyenne entre marqueurs n'avait jamais été obtenue auparavant. L'amélioration de la carte serait due au nombre et au type de marqueurs génotypés. L'utilisation des marqueurs SNP en plus des SSR a permis à Moncada *et al.* (2016) de construire une carte génétique saturée de *Coffea arabica*. Une étude pareille chez le blé a amélioré la carte génétique par la densité et la couverture du génome avec 2575 marqueurs SNP (Shi *et al.*, 2017). Selon Fleury *et al.* (2010), les cartes génétiques à haute densité constituent un outil puissant pour la cartographie des QTLs et l'identification subséquente des gènes impliqués dans ces QTLs. Toutefois, la cartographie simultanée des SNP et des marqueurs utilisés par Leroy *et al.* (2011) a permis de certifier la carte génétique de la population de back cross de *Coffea canephora*. Une autre preuve de cette attestation est la relation linéaire obtenue entre les distances génétiques

estimées obtenues après génotypage et les distances physiques données par le séquençage du génome (Dencœud *et al.* 2014).

Des loci qui gouvernent la croissance des entrenœuds et des feuilles ont été localisés. Pour les entrenœuds ces loci ont été liés à la longueur, au diamètre et au volume tandis que pour les feuilles, ce sont des régions liées à longueur, à la largeur et à la surface qui ont été identifiées. En ce qui concerne les entrenœuds de *Coffea canephora*, des QTLs des dimensions des entrenœuds et des branches (Mérot-L'Anthoëne *et al.*, 2014) ont déjà été cartographiés. De tous les caractères architecturaux mesurés par Mérot-L'Anthoëne *et al.* (2014), seul le diamètre des entrenœuds a montré une stabilité d'une année à une autre. Ces auteurs, ayant comparé leurs résultats à ceux de Leroy *et al.* (2011) ont proposé une répétition des travaux de recherche de QTLs sur le génome entier séquencé de l'espèce CAN. De plus, c'est sur une population backcross interspécifique (*C. liberica* Hiern et *C. canephora* Pierre) que N'Diaye (2007) a identifié et cartographié des QTLs pour la longueur du pétiole, la surface foliaire. Mais, ces études se sont limitées à quelques centaines de marqueurs SSR. Cette étude constitue donc la toute première qui, à partir du génome complet séquencé de l'espèce *Coffea canephora* et avec plus de 2000 marqueurs, a cartographié des loci liés aux caractères architecturaux tels que la longueur, le diamètre et le volume pour les entrenœuds et, la longueur, la largeur et la surface foliaire pour les feuilles.

L'importance de ces caractères architecturaux mesurés est incontestable car, ils sont directement liés au rendement du caféier (Leroy *et al.*, 1991 ; Leroy, 1993 ; Montagnon, 2000). En effets, plusieurs travaux ont montré le déterminisme génétique de ces paramètres. Dans leurs travaux, Cilas *et al.* (2006) ont observé que la longueur des entrenœuds était très héritables. Dans le même contexte, des QTLs de la hauteur de la plante, de la longueur des entrenœuds et de la largeur des feuilles ont été identifiés chez le café Arabica (Moncada *et al.* 2016) et le haricot rouge (Li *et al.*, 2017). En accord avec les travaux de ces auteurs, nous pouvons conclure que l'identification des QTLs des caractères des organes végétatifs peut contribuer à l'amélioration et à la sélection d'espèces.

Par ailleurs, des clusters des QTLs des caractéristiques foliaires et des entrenœuds ont été mis en évidence sur les chromosomes 2, 7 et 11. Toutefois, ce phénomène a été plus marqué sur le chromosome 11 sur lequel une même région comporte trois QTLs (LEN3, DEN4 et VEN2) caractérisant les entrenœuds et trois autres pour les caractéristiques foliaires (Lf4, lf3 et SURF3). Une corrélation positive ($r > 0,6$ au risque de 0,001) a été observée d'une part, sur les

trois caractères foliaires et d'autre part, entre le diamètre et le volume des entrenœuds. De même, toutes les variables des entrenœuds ont été significativement corrélées à celles des feuilles avec un coefficient $r > 0,4$ au risque de 0,001. À cela, vient s'ajouter le fait que les effets additifs de tous les QTLs détectés ont été positifs avec un maximum de 13,14. Cette région est d'autant plus importante qu'elle explique 40 % de la variabilité des entrenœuds et 84% de celle des feuilles. Il pourrait donc s'agir d'un QTL additif majeur à effet pléiotropique qui gouverne la croissance des organes d'où la production de biomasse de la plante ou, de plusieurs QTLs fortement liés qui interviendraient dans la multiplication cellulaire et l'accumulation de carbone. Cette région pourrait être directement liée à l'activité photosynthétique. Selon Simon (1994) et Hervé *et al.* (2001), les QTLs liés à la photosynthèse peuvent être déterminés de façon additive par l'apport de CO₂, la Rubisco (une enzyme qui permet la fixation du CO₂ pendant le cycle de Calvin de la photosynthèse) et les chlorophylles. Une étude plus approfondie des loci du chromosome 11 est nécessaire pour identifier les rôles déterminants qu'ils jouent afin d'en tenir compte dans les programmes de sélection assistée par marqueurs ou de clonages de gènes. L'analyse avec GreenLab pourrait lier les clusters des chromosomes 2, 7 et 11 à un paramètre de croissance (puits des organes, surface de production ou résistance des feuilles) ; ce qui rendrait plus précis le rôle et la position du QTL (De Reffye *et al.*, 2018). En effet, le volume des entrenœuds et la surface des feuilles sont tous deux des estimateurs de la biomasse de ces organes. À leur tour, les biomasses des organes sont des indicateurs de leurs puits respectifs. Même si les paramètres cachés de GreenLab n'ont pas pu être estimés sur ces individus, l'identification des QTLs des paramètres d'entrée du modèle (poids des entrenœuds et masse surfacique des feuilles) est une première approche. Ces résultats permettront de mieux apprécier par comparaison, ces loci à ceux qui seront détectés quand il s'agira des paramètres de GreenLab. Car, selon De Reffye *et al.* (2018), les loci des paramètres de développement et de croissance des arbres seraient plus précis et plus prometteurs pour une sélection assistée par marqueurs. En effet, l'architecture d'une plante est une organisation remarquable dont le programme de développement est génétiquement déterminé et son expression est modulée par l'environnement (De Reffye *et al.*, 2018).

Peu d'études ont été faites sur les fleurs de caféier ; probablement à cause de la difficulté à manipuler ces fleurs. Pourtant, le nombre de fleurs est positivement corrélé au nombre de fruits donc au rendement du caféier. Nos travaux ont donc permis d'identifier un QTL qui contrôle la production de fleurs par nœud (NfLr) à 17 % dans une population intraspécifique de *Coffea canephora*. Le déterminisme génétique du nombre de fleurs a été prouvé par Akaffou (2013)

sur une population interspécifique de PSE et CAN. Contrairement à nos résultats, cet auteur a pu cartographier cinq QTLs majeurs expliquant jusqu'à 42 % la variabilité de ce caractère. Il a supposé une hérédité polygénique du nombre de fleurs par nœud. Toujours sur des hybrides interspécifiques (*C. canephora* x *C. heterocalyx*), Coulibaly (2002) a identifié des loci qui gouvernent le nombre de fleurs par nœud. Des études complémentaires de fleurs sur cette même population pourraient permettre la cartographie d'autres gènes impliqués dans la production florale. Des QTLs du nombre de fleurs ou du nombre d'inflorescences ont aussi été détectés chez *Oryza sativa* L. (Liu *et al.*, 2010 ; Zhu *et al.*, 2010), *Glycine max* L. (Zhang *et al.*, 2010), *olea europaea* L. (Sadok *et al.*, 2013) et *Vitis vinifera* L. (Doligez *et al.*, 2010).

Des régions gouvernant le nombre de fruits (un QTL) et leur masse sèche (deux QTLs) ont été identifiées. S'agissant de la graine, un QTL a été identifié pour chaque caractère : la largeur, la longueur et la masse sèche.

La cartographie des gènes liés aux dimensions et aux poids des fruits et des graines ont fait l'objet de plusieurs travaux car, le fruit puis la graine sont les parties les plus importantes du caféier. Ainsi, des loci liés à la taille des graines ont été identifiés chez l'Arabica (Moncada *et al.*, 2016). Chez une population interspécifique de CAN X LIB, des QTLs de la forme des fruits et des graines ont été cartographiés (N'Diaye, 2004). Toutefois, dans ses travaux sur une descendance CAN X PSE, Akaffou (2013) a évoqué l'effet additif polygénique du poids des graines. Concernant l'espèce *Coffea canephora*, des régions gouvernant les dimensions des fruits et des graines et leurs poids ont été identifiées par Leroy *et al.* (2011) et Mérot-L'Anthoëne *et al.* (2014). Contrairement aux résultats précédents, un seul locus a été lié au poids des fruits.

Pour les graines, les trois QTLs (LGr1, LarGr1 et MsGr1) se chevauchent (cluster) sur le chromosome 3 laissant supposer qu'il s'agit d'un même locus lié au poids de cet organe. En plus de l'effet additif négatif commun aux QTLs, les trois variables qu'ils gouvernent sont positivement corrélées ($r > 0,4$). Cette région pourrait désigner un même QTL à effet pléiotropique négatif sur la taille des graines d'où leur poids. Nos résultats rejoignent ceux de Leroy *et al.* (2011) sur la même population. Car, des 11 QTLs cartographiés sur cinq groupes de liaison, seulement ceux du groupe B de leur carte, ont montré une stabilité sur deux ans. En plus, sur ce groupe, tous les effets additifs ont été négatifs comme dans cette étude. Ce groupe pourrait donc correspondre au chromosome 3 de notre étude. Le chromosome 11 de cette étude susciterait un intérêt particulier pour l'amélioration de la taille des graines chez le caféier.

Cependant, deux marqueurs (CMA0008 et C18332cenar1) du groupe D de l'étude précédente ont été localisés sur le même chromosome. Leroy *et al.* (2011) avaient aussi signalé que ces loci étaient très distordus. La déviation des résultats pourrait être attribuée à l'influence de la forte distorsion de ces marqueurs (Liu *et al.*, 2010) ou à des imperfections de la cartographie. Le dernier cas pourrait s'expliquer par le fait que certains marqueurs SNP génotypés sur des chromosomes ont été réaffectés à d'autres chromosomes pendant la construction de la carte génétique ; sans oublier que le chromosome 3 présente le taux le plus élevé de marqueurs distordus. De plus, sur leur carte consensus, Mérot-L'Anthoëne *et al.* (2014) n'ont pas identifié de QTLs des caractéristiques des graines.

Par ailleurs, des QTLs de la taille et du poids des graines ont été cartographiés chez d'autres plantes importantes telles que *Glycine max* L. (Wu *et al.*, 2013) et *Vigna angularis* L. (Li *et al.*, 2017). C'est d'ailleurs dans leurs travaux que ces derniers auteurs ont détecté une région impliquée dans la taille et le poids des graines en même temps que les dimensions foliaires, tout comme le cluster du chromosome 3. En effet, dans cette région gouvernant la taille et le poids des graines de *Coffea canephora*, ont été identifiés un locus pour le diamètre des entrenœuds (DEN2) et un autre pour la longueur des feuilles (Lf2). Comme celui du haricot (Li *et al.* 2017), ce locus à effet additif négatif aurait une fonction dans la régulation de la taille des organes. Le rôle de tels gènes pourrait être défini par une étude approfondie des protéines codées.

Des marqueurs cartographiés en 2011 ont été impliqués dans la variabilité de plusieurs caractères. C'est le cas du gène CFS_1D localisé sur le chromosome 1, qui a été lié à la masse des fruits avec un effet additif négatif. Toutefois, ce gène code pour la « SAM dépendant carboxyl methyltransferase » qui est directement lié à la synthèse de la caféine. En effet, la famille des méthyltransferases végétales contient des enzymes qui agissent sur une variété de substrats, y compris l'acide salicylique, l'acide jasmonique et la 7-méthylxanthine pour catalyser la seconde étape de la synthèse de la caféine (Ogawa *et al.*, 2001). Ce locus pourrait avoir un effet pléiotropique sur la variation de la masse des fruits et la synthèse de la caféine. Leroy *et al.* (2011) puis Mérot-L'Anthoëne *et al.* (2014) ont aussi observé une colocalisation des QTLs des caractéristiques des graines et des fruits et ceux des composés chimiques du café notamment la caféine et les acides chlorogéniques.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Cette étude a été effectuée sur six espèces de caféiers d'Afrique continentale : *Coffea canephora*, *C. liberica* var. *dewevrei*, *C. liberica* var. *liberica*, *C. stenophylla*, *C. pseudozanguebariae* et *C. racemosa*, pour en modéliser le développement et la croissance. Par ailleurs, une descendance backcross (BC1) de *Coffea canephora* a été étudiée afin de déterminer les QTLs d'architecture et de production. L'ensemble des données générées devraient permettre ultérieurement d'implémenter le modèle GreenLab afin d'optimiser ses performances.

Dans le but de comprendre la mise en place de l'architecture et de la production de biomasse des caféiers, le modèle structure-fonction GreenLab a été utilisé pour analyser le développement et la croissance des six espèces de caféiers. Deux ans après plantation, les paramètres de développement définis par la probabilité de développement du tronc, la probabilité de développement des branches, la probabilité de ramification et le rang de stabilisation de la ramification, n'ont pas montré de différence significative entre les espèces. Toutefois, les troncs et les branches des six espèces ont présenté un développement supérieur à 70 % ; ce qui garantit l'émission de phytomères d'où leur élongation. Ces paramètres ont aussi permis de simuler aisément leur développement.

Quant à la croissance, elle a présenté une variabilité interspécifique. La modélisation de la croissance des plantes a résulté du bon ajustement des séries organiques des feuilles et des entrenœuds. Les paramètres de fonctionnement tels que les puits des organes, les surfaces de production et la résistance des feuilles à la transpiration déterminés, attribuent à chacune des espèces un modèle de développement et de croissance particulier. Ainsi, il est donc possible de simuler les plantes (développement + croissance) des six espèces de caféiers.

Pour rechercher le déterminisme génétique des paramètres d'architecture et de production de biomasse, la cartographie d'une descendance backcross de *Coffea canephora* a été établie. Le génotypage par séquençage de cette descendance a généré 3084 marqueurs SNP avec 50 % de distorsion. La carte génétique obtenue est saturée avec 2257 marqueurs dont 2159 SNP et 98 marqueurs cartographiés auparavant. Elle couvre la taille du génome de 1357 cM avec une densité de 0,7. Cette carte saturée, à haute densité, est une première obtenue de l'espèce *Coffea canephora*. Elle constitue donc un outil de base pour des investigations futures en amélioration génétique de l'espèce *C. canephora*.

Des QTLs à effet additif de plusieurs caractères architecturaux ont été identifiés à partir de la carte génétique. Pour les dimensions des entrenœuds (longueur, diamètre et volume), neuf

QTLs expliquant 24 à 28 % de la variabilité totale ont été cartographiés. Pour les dimensions des feuilles (longueur, largeur et surface), ce sont 10 QTLs expliquant 34 à 69 % de la variabilité. Des loci gouvernant l'émission et la croissance des organes de production ont aussi été cartographiés. S'agissant des fleurs (nombre de fleurs par nœud et masse sèche), les trois loci identifiés sont impliqués dans la variation à 17 % ; le même nombre de QTLs gouverne les caractères des fruits (nombre de fruits par nœud et masse fraîche) en expliquant jusqu'à 19 % de la variabilité. Pour la variation des graines (longueur, largeur et masse sèche), ce sont trois QTLs se chevauchant sur le même chromosome 3 qui y sont liés jusqu'à 16 %.

Les résultats obtenus au cours de cette étude sont hautement importants pour la compréhension du développement architectural des caféiers en rapport avec la production. Ils ouvrent aussi la voie à l'optimisation des performances du modèle GreenLab chez les caféiers. En outre, ils représentent une contribution à la mise en place d'outils efficaces pour une sélection assistée par marqueurs ou à une sélection sur fond génomique.

En perspective, il serait judicieux de compléter cette étude par d'autres mesures d'architecture (géométrie des branches, nombre de branches, longueur des branches, ramification des branches) et de productions (poids de 100-graines, etc.) au moins deux années consécutives pour évaluer la stabilité des QTLs en fonction des années. Il faudrait envisager la mise en place d'un dispositif expérimental permettant de rechercher les QTLs des paramètres de développement, des puits des organes, de la surface de production et d'autres paramètres cachés de GreenLab.

RÉFÉRENCES

- Akaffou D.S. (2013). Étude et cartographie génétique du croisement *Coffea pseudozanguebariae* BRIDSON X *Coffea canephora* PIERRE. Thèse de Doctorat d'état en sciences naturelles, spécialité : Génétique et Amélioration des plantes ; Soutenue à l'Université Nangui Abrogoua (Côte d'Ivoire) 146 p.
- Akaffou D.S., Hamon P., Doubeau S., Keli J., Legnate H., Campa C., Hamon S., De Kochko A. & Zoro Bi I.A. (2012). Inheritance and relationship between key agronomic and quality traits in an interspecific cross between *Coffea pseudozanguebariae* Bridson and *C. canephora* Pierre. *Tree Genetics and Genomes*, 8 (5) : 1149-1162.
- Akaffou D.S., Louarn J., Zoro Bi I.A., Sié R. S., Hamon S., Legnaté H., Kéli J. & Mondeil F. (2010). Evidence d'une recombinaison génomique entre deux espèces de caféiers génétiquement éloignées : *Coffea pseudozanguebariae* Bridson et *C. liberica* var. *dewevrei* De Wild et Th Dur. *Sciences & Nature*, 7 : 11-20.
- Andrianasolo D.N. (2012). Génétique des populations et modèles d'architecture et de production végétale. Application à la préservation des ressources génétiques des *Mascarocoffea*. Thèse de Doctorat, Département de Biologie des Organismes, Université de Montpellier II (Montpellier, France), 208 p.
- Anthony F., Diniz L.E.C., Combes M.C. & Lashermes P. (2010). Adaptive radiation in *Coffea* subgenus *Coffea* L. (Rubiaceae) in Africa and Madagascar. *Plant Systematics and Evolution*, 285 (1-2): 51-64.
- Antunes W.C., Pompelli M.F., Carretero D.M. & Da Matta F.M. (2008). Allometric models for non-destructive leaf area estimation in coffee (*Coffea arabica* and *Coffea canephora*). *Annals of Applied Biology*, 153 : 33-40.
- Baker D.N., Lambert J.M. & Mc Kinion J.M. (1983). GOSSYM : a simulation of cotton crop growth and yield. *Technical Report* 1089, Clemson University, South Carolina. Experiment Station, USA.
- Barchi L., Lanteri S., Portis E., Stagel A., Vale G., Toppino L. & Rotino G.L. (2010). Segregation Distortion and linkage analysis in eggplant (*Solanum melongena* L.) *Genome*, 53 : 805-815.
- Barthélémy D. (1991). Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants. *Acta Biotheoretica*, 39 : 309-323.

- Barthélémy D. & Caraglio Y. (2007). Plant Architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny, *Annals of Botany*, 99 : 375-407
- Barthélémy D., Edelin C. & Hallé F. (1989). Some architectural aspects of tree ageing. *Annales des Sciences Forestières*, 46 : 194s-198s.
- Barthélémy D., Caraglio Y. & Costes E. (1997). Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In : Bouchon J, De Reffye P, Barthélémy D., eds. Modélisation et Simulation de l'Architecture des Végétaux. Paris, *Éditions INRA, Sciences Update*, pp. 89-136.
- Berthaud J. (1986). Les ressources génétiques pour l'amélioration des caféiers africains diploïdes. Évaluation de la richesse génétique des populations sylvestres et des mécanismes organisateurs. Conséquences pour l'application. *Travaux et documents de l'ORSTOM*, 186 : 379 p.
- Berthaud J. & Charrier A. (1988). Genetics resources of *Coffea*. In : Clarke R.J. and Macrae R (eds) Coffee vol 4: *Agronomy, Elsevier Applied Science*, London, pp. 1-42.
- Berthaud J. & Guillaumet J.L. (1978). Les caféiers sauvages en Centrafrique. *Café Cacao Thé*, 22 : 171-186.
- Borianne P. & Brunel G. (2012). Automated valuation of leaves area for large-scale analysis needing data coupling or petioles deletion. *IEEE 4th International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications*, 31 October-3 November 2012, Shanghai, China, pp 50-57.
- Bradbury P.J., Zhang Z., Kroon D.E., Casstevens T.M., Ramdoss Y. & Buckler E.S. (2007). TASSEL : software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics*, 23 : 2633-2635.
- Buis R. & Barthou H. (1984). Relations dimensionnelles dans une série organique en croissance chez une plante supérieure. *Biomathematical Reviews*, 85 : 1-19
- Carvalho A. (1952). Taxonomie de *Coffea Arabica* L. Caractères morphologiques de deux haploïdes. *Café Cacao Thé*, 12 : 201-212.
- Castro P., Rubio J., Cabrera A., Millan T. & Gil J. (2011). A segregation distortion *locus* located on linkage group 4 of the chickpea genetic map. *Euphytica*, 179 : 515-523.
- CCC (2016). Évolution de la filière Café-Cacao de 2012-2016, journées nationales du cacao et du chocolat. *Catalogue du Conseil Cafe-Cacao*, 44 p.

- Champagnat P., Barnola P. & Lavarenne S. (1986). Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux. In : Edelin C. (Ed.), L'Arbre, Comptes rendus du Colloque International sur l'Arbre, Montpellier, 9-14 Septembre 1985. *Naturalia Monspeliensia*, (n° hors série) : 279-302
- Chevalier A. (1938). Essai d'un groupement systématique des caféiers sauvages de Madagascar et des îles mascareignes. *Revue Botanique Appliquée et d'Agricuture Tropicale*, 18 : 825-843.
- Chevalier A. (1942). Les caféiers du globe, fasc II. Iconographie des caféiers sauvages et cultivés, et des Rubiacées sauvages prises pour des cafés. In: P Lechevallier (ed), *Encyclopédie biologique*, Tome XXII, Paris, 36 pages, 158 planches.
- Chevalier A. (1947). Les caféiers du globe III : Systématique des caféiers et faux caféiers : Maladies et insectes nuisibles. *Encyclopédie biologique* 28, Fasc. III : 356 pages.
- Churchill G.A. & Doerge R.W. (1994). Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics*, 138 : 963-971.
- Cilas C., Bar-Hern A., Montagnon C. & Godin C. (2006). Definition of architectural ideotypes for good yield capacity in *Coffea canephora*. *Annals of Botany*, 97 : 405-411.
- CNRA (2017). Fiche technique du caféier. <http://www.cnra.ci/ficheprod.php?typ=produit&mat=vegetal&prod=CAFÉIER> consulté le 12/02/2017.
- CNRA (2017). Le CNRA en 2016. *CNRA, Direction des Innovations et des systèmes d'information*, ISBN 978-2-917074-17-6, 40 p.
- Cordier L. (1961). Les objectifs de la sélection caféière en Côte d'Ivoire. *Cafe Cacao Thé*, 5 : 147-158.
- Coste R. (1989). Caféiers et cafés. Paris, France, *G P Maisonneuve et Larose*, 373 p.
- Coulibaly I. (2002). Hérité de l'autogamie et restauration de la fertilité chez les hybrides interspécifiques entre *Coffea canephora* Pierre et *C. heterocalyx* Stoffelen. Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, 157 p.
- Coulibaly I., Louarn J., Lorieux M., Charrier A., Hamon S. & Noirot M. (2003 b). Pollen viability restoration in a *Coffea canephora* P. and *C. heterocalyx* Stoffelen backcross. QTL identification for marker-assisted selection. *Theoretical and Applied Genetics*, 106 (2) : 311-316.
- Couturon E., Raharimalala N.E., Rakotomalala J.-J., Hamon S., De Kochko A., Guyot R. & Hamon P. (2016). Wild coffee-trees: a threatened treasure in the heart of tropical forests!. *Association Biodiversité, Ecovalorisation et Caféiers* ed., 117 p.

- Corner E.J.H. (1949). The Durian Theory or the Origin of the Modern Tree. *Annals of Botany*, 8 (53) : 368-414.
- Cros J. (1994). Implications phylogénétiques des variations de l'ADN chloroplastique chez les caféiers. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques de Montpellier II, France, 127 p.
- Davey J.W., Hohenlohe P.A., Etter P.D., Boone J.Q., Catchen J.M. & Blaxter M.L. (2011) Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing. *Nature Reviews Genetics*, 12 (7) : 499-510.
- Davis A.P., Tosh J., Ruch N. & Fay M.F. (2011). Growing coffee: *Psilanthus* (Rubiaceae) subsumed on the basis of molecular and morphological data; implications for the size, morphology, distribution and evolutionary history of *Coffea*. *Botanical Journal Linnean Society*, 167 : 357-377.
- Davis A.P., Gole T.W., Baena S. & Moat J. (2012). The impact of climate change on natural populations of Arabica coffee: predicting future trends and identifying priorities. *PLoS ONE* 7(11) : e47981. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047981>.
- Dayan E., Presnov V.E. & Fuchs M. (2004). Prediction and calculation of morphological characteristics and distribution of assimilates in the ROSGRO model. *Mathematics and Computers in Simulation*, 65 (1-2) : 101-116.
- De Kochko A., Akaffou S., Andrade A. C., Campa C., Crouzillat D., Guyot R., Hamon P., Ming R., Mueller L. A., Poncet V., Tranchant-dubreuil C. & Hamon S. (2010). Advances in *Coffea* Genomics. *Advances in Botanical Research*, 53 : 23-64.
- Denœud F., Carretero-Paulet L., Dereeper A., Droc G., Guyot R., Pietrella M., Zheng C., Alberti A., Anthony F., Aprea G., Aury J.-M., Bento P., Bernard M., Bocs S., Campa C., Cenci A., Combes M.-C., Crouzillat D., Da Silva C., Daddiego L., De Bellis F., Dussert S., Garsmeur O., Gayraud T., Guignon V., Jahn K., Jamilloux V., Joët T., Labadie K., Lan T., Leclercq J., Lepelley M., Leroy T., Li L.-T., Librado P., Lopez L., Muñoz A., Noel B., Pallavicini A., Perrotta G., Poncet V., Pot D., Priyono, Rigoreau M., Rouard M., Rozas J., Tranchant-Dubreuil C., VanBuren R., Zhang Q., Andrade A.C., Argout X., Bertrand B., De Kochko A., Graziosi G., Henry R.J., Jayarama, Ming R., Nagai C., Rounsley S., Sankoff D., Giuliano G., Albert V.A., Wincker P. & Lashermes P. (2014). The coffee genome provides insight into the convergent evolution of caffeine biosynthesis. *Science*, 345 : 1181-1184.

- De Reffye P. (1979). Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur. Application au *Coffea canephora* var *robusta*. PhD Thesis, Paris X1 University, Orsay, 194 p.
- De Reffye P. (1981a). Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. 1ère partie : Étude du fonctionnement des méristèmes et de la croissance des axes végétatifs. *Café Cacao Thé*, 25 (2) : 83-104.
- De Reffye P. (1981b). Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier robusta. 2è partie : Étude de la mortalité des méristèmes plagiotropes. *Café Cacao Thé*, 25 (4) : 219-230.
- De Reffye P. (2009). Modélisation en biologie végétale. Production végétale et architecture des plantes. Académie d'Agriculture de France-2009. Exposé, Séance du 28 janvier.
- De Reffye P., Blaise P., Chemouny F., Fourcaud T. & Houllier F. (1999). Calibration of hydraulic growth model on the architecture of cotton plants. *Agronomie*, 19 : 265-280.
- De Reffye P., Jaeger M. & Cournède P.H. (2010). La modélisation des plantes. Article digiplante : le monde végétal. <http://www.mas.ucp.fr/digiplante/fr/>, consulté le 12/03/2014.
- De Reffye P., Kang M., Hua J. & Auclair D. (2012). Stochastic modelling of tree annual shoot dynamics. *Annals of Forest Science*, 69 : 153 -165.
- De Reffye P. & Jaeger M. (2013). Modèles mathématiques du développement et de la croissance de l'architecture des plantes. Le cas du modèle GreenLab. In : Eds. Franck Varenne & Marc Silberstein. Modéliser & simuler : épistémologies et pratiques de la modélisation et de la simulation. Paris, Éditions Matériologiques ; *Sciences & Philosophie*, 1 (2) : 625-658.
- De Reffye P. & Hu B.G. (2003). Relevant qualitative and quantitative choices for building an efficient dynamic plant growth model : GreenLab case. In : Hu BG, Jaeger M (Eds). Plant growth modelling and applications (PMA03), Proceedings of the 2003' International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Their Applications. *Tsinghua University Press, Springer*, pp. 87-107.
- De Reffye P., Jaeger M., Barthélémy D. & Houllie F. (2018). Architecture des plantes et production végétale : Les apports de la modélisation mathématique. Editions *Quæ*, 357p.

- Doligez A., Bertrand Y., Dias S., Grolier M., Ballester J.-F., Bouquet A. & Thi P. (2010). QTLs for fertility in table grape (*Vitis vinifera* L.). *Tree Genetics & Genome*, 6 (3) : 413-422.
- Dong Q.X., Louarn G., Wang Y.M., Barczi J.-F. & De Reffye P. (2008). Does the structure–function model GREENLAB deal with crop phenotypic plasticity induced by plant spacing? A case study on tomato. *Annals of Botany*, 101 (8) : 1195-1206
- Dupeyron M. (2017). Dynamique et évolution de deux lignées remarquables de rétrotransposons à LTR dans le genre *Coffea* (famille des Rubiacées) Thèse de Doctorat, Université de Montpellier, France, 156 p.
- Dussert S., Lashermes P., Anthony F., Montagnon C., Trouslot P., Combes M.C., Noirot M. & Hamon S. (2003). Coffee (*Coffea canephora*). In: Hamon P, Seguin M, Perrier X, Glaszmann C (Eds). Genetic diversity of cultivated tropical plants. *Science Publishers Plymouth*, pp 239-258.
- Elshire R., Glaubitz J., Sun Q., Poland J., Kawamoto K., Buckler E. & Mitchell S. (2011). A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS ONE*, 6 (5) : e19379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>.
- Fan X.R., Kang M.Z., Heuvelink E., De Reffye P. & Hu B.G. (2015). A knowledge-and-data-driven modeling approach for simulating plant growth: A case study on tomato growth. *Ecological Modelling*, 312 : 363-373.
- FAO (2005). L'irrigation en Afrique en chiffres-Enquête. *AQUASTAT*, 10p.
- FAOSTAT (2019). Culture. <http://www.fao.org/faostat/fr/#data/QC>, consulté le 21/03/2019.
- Fleury D., Jefferies S., Kuchel H. & Langridge P. (2010). Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat. *Journal Experimental Botany*, 61 : 3211-3222.
- Fourcaud T., Zang X., Stokes A., Lambers H. & Körner C. (2008). Plants growth modeling and applications: The increasing importance of plant architecture in growth models. *Annal of Botany*, 101(8) : 1053 -1063.
- Fressanges R. (1954). La sélection du caféier en Côte d'Ivoire. *Bulletin Scientifique de la France d'Outre-mer*, 5 : 223-231.
- Garcia G.M., Stalker H.T. & Kochert G. (1995). Introgression analysis of an interspecific hybrid population in peanuts (*Arachis hypogaea* L.) using RFLP and RAPD markers. *Genome*, 38 (1) : 166-76.
- Garnier E., Salager J.-L., Laurent G & Sonié L. (1999). Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence of expansion. *New Phytologist*, 143 : 119-129.

- Geldermann H. (1975). Investigations on inheritance of quantitative characters by gene marker. I. Methods. *Theoretical and Applied Genetics*, 46: 319-330.
- Godin C. & Caraglio Y.A. (1998). Multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology*, 191 :1-46.
- Gomez C, Dussert S, Hamon P, Hamon S, Kochko A. & Poncet V. (2009). Current genetic differentiation of *Coffea canephora* Pierre ex A. Froehn in the Guineo-Congolian African zone: cumulative impact of ancient climatic changes and recent human activities. *BMC Evolutionary Biology*, 9 (1) : 19 p.
- Grassias M. & Kammacher P. (1975). Observations sur la conjugaison chromosomique de *Coffea arabica* L. *Café Cacao Thé*, 19 (3) : 177-190
- Griffon S. & De Coligny F. (2014). AMAPstudio: An editing and Simulation software suite for plant architecture modelling. Special Issue of the 4th International Symposium on plant Growth Modelling, Simulation Visualization and Applications (PMA12). *Ecological Modelling*, 290 : 3-10.
- Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Hodgson J.G., Cornelissen J.H.C., Rorison I.H., Hendry G.A.F., Ashenden T.W., Askew A.P. & Band S.R. (1997). Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos*, 79 : 259-281.
- Guerra-Sanz J.M. (2002). *Citrullus* simple sequence repeats markers from sequence databases. *Molecular Ecology Notes*, 2 : 223-225.
- Guo Y., De Reffye P., Song Y.H., Zhan Z.G., Dingkuhn M. & Li B.G. (2003). Modeling of biomasse acquisition and partitioning in the architecture of sunflower. *In* : Plant growth modeling and applications. Proceedings PMA03 : The First International symposium on plant growth modeling, simulation, visualization and their applications, Beijing, China, October 13-16, 2003. Hu Bao-Gang (ed.), Jaeger Marc (ed.). Institut d'automatique-LIAMA, Chinese Agriculture University. Pékin : Tsinghua University Press, 271-284. ISBN 7-302-07140-3.
- Guo Y., Ma Y.T., Zhan Z.G., Li B.G., Dingkuhn M., Luquet D. & De Reffye P. (2006). Parameter optimization and field validation of the functional-structural model GreenLab for maize. *Annals of botany*, 97 (2) : 217-230.
- Hallé F. & Oldeman R.A.A. (1970). Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. *Masson Ed.*, Paris, 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A. & Tomlinson P.B. (1978). Tropical trees and forests. *Springer Verlag*, Berlin, Germany, 441 p.

- Hamon P., Grover E.C., Davis P.A., Rakotomalala J.-J., Raharimalala N.E., Albert V.A., Sreenath L.H., Stoffelen P., Mitchell E.S., Couturon E., Hamon S., De Kochko A., Crouzillat D., Rigoreau M., Sumirat U., Akaffou S. & Guyot R. (2017). Genotyping-by-sequencing provides the first well-resolved phylogeny for coffee (*Coffea*) and insights into the evolution of caffeine content in its species : GBS coffee phylogeny and the evolution of caffeine content. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 109 : 351-361.
- Hamon S., Anthony F. & Le pierrès D. (1984). La variabilité génétique des caféiers spontanés de la section *Mozambicoffea* Chev. A. I) Précisions sur deux espèces affines : *Coffea pseudozanguebariae* Bridson et *C. sp. A* Bridson. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Section B Adansonia 6 (2) : 207-223
- Hartl D.L. & Clark A.G. (1989). Principles of population genetics. *Sinauer Associates, Sunderland*, Massachusetts, 395 p.
- Hashizume T, Shimamoto I & Hirai M. (2003). Construction of a linkage map and QTL analysis of horticultural traits for watermelon [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum & Nakai] using RAPD, RFLP and ISSR markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 106 : 779-785.
- Herve D., Fabre F., Berrios E.F., Leroux N., Al Chaarani G., Planchon C., Sarrafi A. & Gentzbittel L. (2001). QTL analysis of photosynthesis and water status traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under greenhouse conditions. *Journal of Experimental Botany*, 52 : 1857-1864.
- Heuret P. Barthélémy D., Guédon Y., Coulmier X. & Tancre J. (2002). Synchronization of growth, branching and flowering processes in the South American tropical tree *Cecropia obtusa* (Cecropiaceae). *American Journal of Botany*, 89 (7) : 1180-1187.
- Hopkins W.G (2003). Physiologie végétale. *De Boeck*, Bruxelles (2003), 512 p.
- Hospital F. (2009). Challenges for effective marker-assisted selection in plants. *Genetica*, 136 : 303-310.
- ICO (2015). International Coffee Organization. *Trade Statistics*, http://www.ico.org/trade_statistics.asp. consulté le 23/02/2016.
- IRD (2010). A new history of coffee. *Scientific bulletin*, n° 347, April 2010.
- James R.K., Haritos N., & Ades P.K. (2006). Mechanical stability of trees under dynamic loads. *American Journal of Botany*, 93 (10) : 1522-1530.

- Jarret R.L., Merrick L.C., Holms T., Evans J. & Aradhya M.K. (1997). Simple sequence repeats in watermelon (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai). *Genome*, 40 : 433-441.
- Jansen R.C. (1993). Interval Mapping of Multiple Quantitative Trait Loci. *Genetics*, 135 (1): 205-211.
- Julio E. (2005). Développement d'une carte génétique de *Nicotiana tabacum* et identification de QTLs liés à des caractères agronomiques et à la composition de la fumée. Toulouse (France) : *Institut National Polytechnique*, 114 p.
- Kang M.Z., Cournède P-H., De Reffye P. & Auclair D. (2008). Analytical study of a stochastic plant growth model: application to the GreenLab model. *Mathematics and Computers in Simulation*, 78 (1) : 57-75.
- Kang M.Z., Yang L., Zhang B.G., De Reffye P. (2011). Correlation between dynamic tomato fruit-set and source-sink ratio: A common relationship for different plant densities and seasons? *Annals of Botany*, 107 (5) : 805-815.
- Kim S. & Misra A. (2007). SNP Genotyping: Technologies and Biomedical Applications. *Annual Review of Biomedical Engineering*, 9 (1) : 289-320.
- Kouamé B, Diedhiou A., Yao G.F., Kassin K.E., Yoro G.R. & Yapo A.R. (2017). *Bulletin agro-climatique des stations du CNRA*, Côte d'Ivoire, 8 p.
- Kosambi D.D. (1944). The estimation of map distances from recombination values. *Annals of Eugenics*, 12 : 172-175.
- Kwon Y.S., Park E.K., Lee W.S., Yi S.I., Bae K.M., An J.S. & Kim H.Y. (2007). Genetic assessment of Watermelon (*Citrullus lanatus*) varieties using SSR markers developed from Cucurbit species. *Korean Journal of Genetics*, 29 (2) : 137-146.
- Ky C.L., Doulebeau S., Guyot B., Akaffou S., Charrier A., Hamon S., Louarn J. & Noirot M. (2000). Inheritance of coffee bean sucrose content in the interspecific cross *Coffea pseudozanguebariae* X *Coffea liberica* var *dewevrei*. *Plant Breeding*, 119 (2) : 165-168.
- Ky C.L., Louarn J., Dussert S., Guyot B., Hamon S. & Noirot M. (2001a). Caffeine, trigonelline, chlorogenic acids and sucrose diversity in wild *Coffea arabica* L. and *C. canephora* P. accessions. *Food Chemistry*, 75 : 223-230.
- Lambers H. & Poorter H. (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23 : 187-261.

- Lander E.S. & Botstein D. (1989). Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, 121 : 185-199.
- Lashermes P., Combes M.C., Prakash N.S., Trouslot P., Lorieux M. & Charrier A. (2001) Genetic linkage map of *Coffea canephora*: effect of segregation distortion and analysis of recombination rate in male and female méioses. *Genome*, 44 : 589-596.
- Lashermes P., Couturon E., Moreau M., Paillard M. & Louarn J. (1996). Inheritance and genetic mapping of self-incompatibility of *Coffea canephora* Pierre. *Theoretical and Applied Genetics*, 93 : 458-462.
- Lebrun J. (1941). Recherches morphologiques et systématiques sur les caféiers du Congo. *Publications de l'Institut National pour l'Étude Agronomique du Congo belge (I.N.E.A.C)*, 8 :184 p.
- Lefebvre-Pautigny F., Wu F., Philippot M., Rigoreau M., Priyono Z.M., Frasse P., Bouzayen M., Broun P., Pétiard V., Tanksley S.D. & Crouzillat D. (2010). High resolution syntenic maps allowing direct comparisons between the coffee and tomato genome. *Tree Genetics Genomes*, 6 : 565-577.
- Lepelley M., Mahesh V., Mc Carthy J., Rigoreau M., Crouzillat D., Chabrilange N., De Kochko A. & Campa C. (2012). Characterization, high-resolution mapping and differential expression of three homologous PAL genes in *Coffea canephora* Pierre (Rubiaceae). *Planta*, 236 (1) : 313-326.
- Leroy T., Charmetant P. & Yapo A. (1991). Application de la sélection récurrente réciproque au caféier *C. canephora* Pierre : Premiers résultats du programme réalisé en Côte d'Ivoire. *Café Cacao Thé*, 35 (2) : 95-103
- Leroy T. (1993). Diversité, paramètres génétiques et amélioration par sélection récurrente réciproque du caféier *Coffea canephora* Pierre. Thèse de doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, 147 p.
- Leroy T., Montagnon C., Cilas C., Yapo A., Charmetant P. & Eskes A.B (1997). Reciprocal recurrent selection applied to *Coffea canephora* Pierre. III. Genetic gains and results of first cycle intergroup crosses. *Euphytica*, 95 : 347-354.
- Leroy T., De Bellis F., Legnate H., Kananura E., Gonzales G., Pereira L.-F., Andrade A.C., Charmetant P., Montagnon C., Cubry P., Marraccini P., Pot D & De Kochko A. (2011). Improving the quality of African robustas: QTLs for yield- and quality-related traits in *Coffea canephora*. *Tree Genetics & Genomes*, 7 (4): 781-798.

- Letort V., Cournède P.H., Mathieu A., De Reffye P. & Constant T. (2008). Parametric identification of functional-structural tree growth model and application to beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Functional Plant Biology*, 35 : 951-963
- Letort V., Heuret P., Zalamea P-C., De Reffye P. & Nicolini E. (2012). Analysing the effects of local environment on the source-sink balance of *Cecropia sciadophylla* : a methodological approach based on model inversion. *Annals of Forest Science*, 69 : 167-180.
- Li Y., Yang K., Yang W., Chu L., Chen C., Zhao B., Li Y., Jian J., Yin Z., Wang T. & Wan P. (2017). Identification of QTL and Qualitative Trait Loci for Agronomic Traits Using SNP Markers in the Adzuki Bean. *Frontiers in Plant Science*, 8 (840) : 14p.
- Liu X., Guo L., You J., Liu X., He Y., Yuan J., Liu G. & Feng Z. (2010). Progress of segregation distortion in genetic mapping of plants. *Research Journal of Agronomy*, 4 (4) : 78-83.
- Lorieux M., Goffinet B., Perrier X., Gonzalez De Leon D. & Lanaud C. (1995a). Maximum-likelihood models for mapping genetic markers showing segregation distortion. 1. Backcross populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 90 : 73-80.
- Lorieux M., Goffinet B., Perrier X., Gonzalez De Leon D. & Lanaud C. (1995b). Maximum-likelihood models for mapping genetic markers showing segregation distortion. 2. F₂ populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 90 : 81-89.
- Lorieux M. (2012). MapDisto: fast and efficient computation of genetic linkage maps. *Molecular Breeding*, 30 : 1231-1235.
- Louarn J. (1987). Possibilités d'amélioration de l'espèce cultivée *Coffea canephora* Pierre par hybridation interspécifique avec les caféiers africains diploïdes : données cytogénétiques sur les hybrides F1. *Proceedings of the International Congress of ASIC*, 12 : 441-452.
- Louarn J. (1992). La fertilité des hybrides interspécifiques et les relations génomiques entre caféiers diploïdes d'origine africaine (genre *Coffea* L. sous-genre *Coffea*). Thèse de doctorat, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, 329 p.
- Ma Y.T., Li B.G., Zhan Z.G., Guo Y., Luquet D., De Reffye P. & Dingkuhn M. (2007) Parameter stability of the functional–structural plant model Greenlab as affected by variation within populations, among seasons and among growth stages. *Annals of Botany*, 99 (1) : 61-73.

- Ma Y.T., Wen M.P., Guo Y., Li B.G., Cournède P.-H. & De Reffye P. (2008). Parameter optimization and field validation of the functional-structural model GREENLAB for maize at different population densities. *Annals of botany*, 101 (8) : 1185-1194.
- Ma Y.T., Wubs A. M., Mathieu A., Heuvelink E.P., Zhu J.Y., Hu B.-G., Cournède P.-H. & De Reffye P. (2011). Simulation of fruit-set and trophic competition and optimization of yield advantages in six *Capsicum* cultivars using functional-structural plant modelling. *Annals of Botany*, 107 (5) : 793-803.
- Marcelis L.F.M., Heuvelink E., Baan Hofman-Eijer L.R, Den Bakker J. & Xue L.B (2004). Flower and fruit abortion in sweet pepper in relation to source and sink strength. *Journal of Experimental Botany*, 55 (406) : 2261–2268.
- Mathieu A. (2006). Essai sur la modélisation des interactions entre la croissance et le développement d'une plante : Cas du modèle GreenLab. Thèse pour obtenir le grade de Docteur ; spécialité : mathématiques appliquées présentée à l'Ecole Centrale Paris, France, 250 p.
- Mathieu A., Letort V., Cournède PH., Zhang BG., Heuret P. & De Reffye P. (2012). Oscillations in functional-structural plant growth model. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 7(6) : 47-66.
- Maurin O., Davis A.P., Chester M., Mvungi E.F., Jaufeerally-Fakim Y. & Fay M.F. (2007). Towards a phylogeny for *Coffea* (Rubiaceae): Identifying well-supported lineages based on nuclear and plastid DNA sequences. *Annals of Botany*, 100 : 1565-1583.
- Mérot-L'Anthoëne V., Mangin B., Lefebvre-Pautigny F., Jasson S., Rigoreau M., Husson J., Lambot C. & Cruzillat D. (2014). Comparison of three QTL detection models on biochemical, sensory, and yield characters in *Coffea canephora*. *Tree Genetics & Genomes*, 10 (6) : 1541-1553.
- Metzker M. (2010). Sequencing technologies, the next generation. *Nature Reviews* 11 : 31-46.
- Meiffren M. (1961). Contribution aux recherches sur la trachéomycose du caféier en côte d'ivoire. *Café Cacao Thé*, 5 (1) : 28-37
- Moncada M.D.P., Tovar E., Montoya J.C., González A., Spindel J. & Mc Couch S. (2016). A genetic linkage map of coffee (*Coffea arabica* L.) and QTL for yield, plant height, and bean size. *Tree Genetics & Genomes*, 12 (5) : 17 p.
- Montagnon C. (2000). Optimisation des grains dans le schéma de sélection réciproque de *Coffea canephora* Pierre. Thèse de doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier (France), 133 p.

- Montagnon C, Leroy T. & Yapo A. (1992) Diversité génotypique et phénotypique de quelques groupes de caféiers (*Coffea canephora* Pierre) en collection. Conséquences sur leur utilisation en sélection. *Café Cacao Thé*, 36 :187-198.
- Musoli P, Cubry P, Aluka P, Billot C, Dufour M, De Bellis F, Pot D., Bieysse D., Charrier A. & Leroy T. (2009). Genetic differentiation of wild and cultivated populations: diversity of *Coffea canephora* Pierre in Uganda. *Genome*, 52 : 634-646.
- Nagaoka T. & Y. Ogiwara (1997). Applicability of inter-simple sequence repeat polymorphisms in wheat for use as DNA markers in comparison to RFLP and RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 94 (5) : 597-602.
- Negash M., Starr M., Kanninen M. & Berhe L. (2013). Allometric equations for estimating aboveground biomass of *Coffea arabica* L. grown in the Rift Valley escarpment of Ethiopia. *Agroforestry Systems*, 87 : 953-966.
- N'Diaye A. (2004). Étude de la différenciation génétique de *Coffea liberica* Hiern. Cartographie génétique du croisement interspécifique *Coffea liberica* x *C. canephora*; recherche de QTL. Thèse de doctorat, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier (France), 134 p.
- N'Diaye A., Noirot M., Hamon S. & Poncet V. (2007). Genetic basis of species differentiation between *Coffea liberica* Hiern and *C. canephora* Pierre: Analysis of an interspecific cross. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 54 :1011-1021.
- Nickerson D.A., Tobe V.O. & Taylor S.L. (1997). PolyPhred: automating the detection and genotyping of single nucleotide substitutions using fluorescence-based resequencing. *Nucleic Acids Research*, 25 (14): 2745-2751.
- Noirot M., Poncet V., Barre P., Hamon P., Hamon S. & De Kochko A. (2003). Genome size variation in diploid African *Coffea* species. *Annals of Botany*, 92 : 709-714.
- Nowak M.D., Davis A.P., Yoder A.D. (2012). Sequence data from new plastid and nuclear COSII regions resolves early diverging lineages in *Coffea* (Rubiaceae). *Systematic Botany*, 37 : 995-1005.
- Ogawa M., Herai Y., Koizumi N., Kusano T. & Sano H. (2001). 7-Methylxanthine Methyltransferase of Coffee Plants : gene isolation and enzymatic properties. *The Journal of Biological Chemistry*, 276 (11) : 8213-8218.
- Ouattara Y. (2013). Étude des paramètres de croissance, d'architecture et de l'ajustement de la biomasse chez cinq espèces de caféiers (*coffea* sp). Mémoire pour l'obtention du diplôme de master en sciences agronomiques, spécialité : protection des végétaux et de l'environnement, 67 p.

- Paillard M., Lashermes P. & Petiard V. (1996). Construction of a molecular linkage map in coffee. *Theoretical and Applied Genetics*, 93 : 41-47.
- Pegard M., De Kochko A., Merot-L'anthoene V., Tranchant C., Rigoreau M. & Bellanger L. (2014). Genetic diversity of *Coffea canephora* and selection of genotypes potentially resilient to climatic changes. In: 25th International Conference on Coffee Science Sept. 8-13 Armenia (Colombia).
- Pearcy R.W, Muraoka H. & Valladares F. (2005). Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a threedimensional simulation model. *New Phytologist*, 166 : 791-800.
- Perraud A. (1971). Les sols. In : *Le milieu naturel de Côte d'Ivoire. Mémoire ORSTOM*, 50, Paris (France) : 273-274.
- Poland J & Rife T (2012). Genotyping-by-sequencing for plant breeding and genetics. *The Plant Genome*, 5 : 92-102.
- Portères R. (1936). Note botanique sur le *Coffea excelsa* A. Chev. (sensu lato) et le *Coffea macrochlamys* K. Schum. *Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture tropicale*, 16 : 45-49.
- Poorter H. & De Jong R. (1999). Specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of plant species from productive and unproductive habitats. *New Phytologist*, 143 : 163-176.
- Poorter H., Niinemets Ü., Poorter L., Wright I.J. & Villar R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, (2009) 182 : 565-588.
- Rafalski A. (2002). Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Current opinion in plant biology*, 5 (2) : 94-100.
- Razafinarivo N.J., Guyot R., Davis A.P., Couturon E., Hamon S, Crouzillat D., Rigoreau M., Dubreuil-Tranchant C., Poncet V., De Kochko A., Rakotomalala J.-J. & Hamon P. (2013). Genetic structure and diversity of coffee (*Coffea*) across Africa and the Indian Ocean islands revealed using microsatellites. *Annals of Botany*, 111 : 229-248.
- Rivals P. (1965). Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (Application aux espèces fruitières). *Journal d'Agronomie Tropicale et de Botanique Appliquée*, 12 : 655-686.

- Roggy J.-C., Nicolini E., Imbert P., Caraglio Y., Bosc A. & Heuret P. (2005). Links between tree structure and functional leaf traits in the tropical forest tree *Dicorynia guianensis* Amshoff (Caesalpinaceae). *Annals of Forest Science*, 62 : 1-12.
- Rosati A., Caporali S., Paoletti A. & Perri E. (2013). The role of tree architecture in super high density olive orchards. *Scientia Horticulturae*, 161 : 24-29.
- Sadok I.B., Celton J.-M., Essalouh L., El Aabidine A.Z., Garcia G., Martinez S., Grati-Kamoun N., Rebai A., Costes E. & Khadari B. (2013). QTL Mapping of Flowering and Fruiting Traits in Olive. *PLoS ONE*, 8 (5) : e62831. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062831>.
- Sakamoto T. & Matsuoka M. (2004). Generating high-yielding varieties by Genetic manipulation of plant architecture. *Current Opinion in Biotechnology*, 15 :144-147.
- Santoni S., Faivre-Rampant P., Prado E. & Prat D. (2000). Marqueurs moléculaires pour l'analyse des ressources génétiques et l'amélioration des plantes. *Cahiers Agricultures*, 9 : 311-327.
- Schmidt E.D., Do Amaral J.A.T., Santos J.S. & Schmidt O. (2015) Allometric model for estimating leaf area varieties of Coffee. *Revista Ciência Agronômica*, 46 (4) :740-748.
- Shi S., Azam F.I., Li H., Chang X., Li B. & Jing R. (2017). Mapping QTL for stay-green and agronomic traits in wheat under diverse water regimes. *Euphytica*, 213 (246) : 19 p.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K. & Kira T. (1964). A quantitative analysis of plant form : the pipe model theory : I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, 14 : 97-105
- Siles P., Harmand J.M. & Vaast P. (2010). Effects of *Inga densiflora* on the microclimate of coffee (*Coffea Arabica* L.) and overall biomass under optimal growing conditions in Costa Rica. *Agroforestry System*, 78 : 269-286.
- Simon M.R. (1994). Gene action and heritability for photosynthetic activity in two wheat crosses. *Euphytica*, 76 : 235-238.
- Snoeck D. (1991). Simulation de la croissance de cinq cultivars *Coffea arabica* L. par l'analyse des cimes. *Café.Cacao Thé*, 35 (2) : 177-190.
- Sonah H., Bastien M., Inquira E., Tardivel A., Légaré G., Boyle B., Normandeau E., Laroche J., Larose S., Jean M. & Belzile F. (2013). An improved genotyping by sequencing (GBS) approach offering increased versatility and efficiency of SNP discovery and genotyping. *PLoS ONE*, 8 (1) : 9 p.
- Song X.L., Sun X.Z. & Zhang T.Z. (2006). Segregation distortion and its effect on genetic mapping in plants. *Chinese Journal of Agricultural Biotechnology*, 3 : 163-169.

- Stoffelen P., Noirot M., Couturon E., Bontems S., De Block P. & Anthony F. (2009). *Coffea anthonyi*, a new compatible Central African coffee species, closely related to an ancestor of *Coffea arabica*. *Taxon*, 58 (1): 133 -140.
- Tanksley S.D. (1983). Molecular markers in plant breeding. *Plant Molecular Biology Reporter*, 1 : 3-8.
- Thoday J.M. (1961). Location of polygene. *Nature* 191 : 368-370.
- Tondjo K. (2016). Analyse et modélisation des relations structure-fonctions chez le teck (*tectona grandis*) de plantation au Togo. Thèse pour obtenir le grade de Docteur, option : Gestion de l'Environnement Spécialité: Architecture et Modélisation de la croissance des plantes Présenté à l'Université de Lomé (Togo), 151 p.
- Van Eijk M.J., Broekhof J.L., Van Der Poel H.J., Hogers R.C., Schneiders H., Kamerbeek J., Verstege E., Van Aart J.W., Geerlings H., Buntjer J.B., Van Oeveren A.J. & Vos P. (2004). SNPWave: a flexible multiplexed SNP genotyping technology. *Nucleic Acids Resources*, 32 (4) : e 47. 13p.
- Van Damme V., Gomez-Paniagua H. & Carmen De Vicente M. (2011). The GCP molecular marker toolkit, an instrument for use in breeding food security crops. *Molecular Breeding*, 28 : 597-610.
- Vos P., Hogers R, Bleeker M., Reijans M., Van De Lee T., Hornes M., Frijters A., Pot J., Peleman J. & Kuiper M. (1995). "AFLP: a new technique for DNA fingerprinting." *Nucleic Acids Research*, 23 (21) : 4407-4414.
- Van Der Vossen H. (2016). Narrowing the Yield Gap of Smallholder coffee Production as Sustainable Strategy to Meet Rising Demand for Quality Coffees. The programme and abstracts of The 26th International Conference on Coffee Science. November 13rd-17th 2016, Kunming, China, 382 p.
- Wang F., Kang M., Lu Q., Han H., Letort V., Guo Y., De Reffye P. & Li B. (2009). Calibration of topological development in the procedure of parametric identification : Application of the stochastic GreenLab model for *Pinus sylvestris* var. mongolica. Plant Growth Modeling And Applications, Nov 2009, Beijing, China. *IEEE Computer Society Press, Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications*, 3, pp.26-33, 2010.
- Wang S., Basten C. J. & Zeng Z.-B. (2012). Windows QTL Cartographer 2.5. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC. (<http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>).

- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A. & Wright I.J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 33 : 125-159.
- Williams J.G. K., Kubelik A.R., Livak K.J., Rafalski J.A. & Tingey. S.V. (1990). DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*, 18 : 6531-6535.
- White J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 10 : 109-145.
- Wu F.Q., Fan C.M., Zhang X.M. & Fu Y.F. (2013). The phytochrome gene family in soybean and a dominant negative effect of a soybean PHYAtransgene on endogenous Arabidopsis PHYA. *Plant Cell Reports*, 32 : 1879-1890.
- Wu L., Le Dimet F.-X., De Reffye P., Bao-Gang H., Cournède P.-H. & Kang M. Z. (2012). An optimal control methodology for plant growth. Case study of a water supply problem of sunflower. *Mathematics and Computers in Simulation*, 82 (5) : 909-923.
- Xu Y., Zhu L., Xiao J., Huang N. & Mc Couch (1997). Chromosomal regions associated with segregation distortion of molecular markers in F₂, backcross doubled haploid and recombinant inbred populations in rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular and General Genetics*, 253 : 535-545.
- Yan H., Kang M., De Reffye P. & Dingkuhn M. (2004). A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Annals of Botany*, 93 : 591- 602.
- Yang G., Cao W., Liu D., Kang M., Letort V., Xing M. & Huang X. (2011). Growth and development simulation based on functional-structural model GreenLab for poplar (*Salicaceae*). *African journal of agricultural research*, 6 (13) : 3071-3077.
- Yang X.C. & Hwa C.M. (2008). Genetic modification of plant architecture and variety improvement in rice. *Heredity* (Edinb), 101 (5) : 396-404.
- Zeng Z.B. (1994). Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics* 136 (4) : 1457-68.
- Zhang D., Cheng H., Wang H., Zhang He., Liu C. & Yu D. (2010). Identification of genomic regions determining flower and pod numbers development in soybean (*Glycine max* L.). *Journal of Genetics and Genomics*, 37 (8) : 545-556.
- Zhan Z.-G., De Reffye P., Houllier F. & Hu B.-G. (2003). Fitting a Functional-Structural growth model with plant architectural data. In: Hu B.-G., Jaeger M., eds. Proceedings of 1st International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA03). Beijing, China, Springer and Tsinghua University Press, pp 108-117.

- Zhang H., Wang H., Guo S., Ren Y., Gong G., Weng Y. & Xu Y. (2011). Identification and validation of a core set of microsatellite markers for genetic diversity analysis in watermelon, *Citrullus lanatus* Thunb. Matsum. & Nakai. *Euphytica*, 186 (2) : 329-342.
- Zhao X., De Reffye P., Xiong F.-L. & Zhan Z.-G. (2001). Dual-scale automaton model for virtual plant development. *Chinese Journal of Computers*, 24 (6) : 608-61.
- Zhu J., Zhou Y., Liu Y., Wang Z., Tan Z., Yi C., Tang S., Gu M. & Liang G. (2011). Fine mapping of a major QTL controlling panicle number in rice. *Molecular Breeding*, 27 (2) : 171-180.

ANNEXES

Annexe 1 : Description et comparaison des plantes entières

Espèce	Nbren/Plant	Min - max	Dcol	Min - max	SURF	Min - max	MSURF	Min - max	Htig	Min - max
CAN	26,33 ± 0,61 c	25 - 27	2,53 ± 0,3 bc	2 - 3,03	73,42 ± 26,74 c	7,63 - 146,6	9,49 ± 2,5 c	3,1 - 14	115,5 ± 16,35 d	97,9 - 153,8
DEW	20,4 ± 0,83 e	18 - 21	3,16 ± 0,34 a	2,43 - 4,02	156,8 ± 86,79 a	21,8 - 405	14,06 ± 3,6 a	7,3 - 20,8	148,7 ± 15,49 b	116,6 - 172,8
LIB	21,73 ± 0,46 d	21 - 22	2,71 ± 0,26 b	2,23 - 3,03	132,03 ± 55,64 b	24,04 - 245,5	11,77 ± 3 b	5,1 - 17	141,2 ± 23,9 bc	115,2 - 194,3
STE	33,69 ± 2,69 b	29 - 37	1,56 ± 0,36 e	1,03 - 2,1	13,77 ± 3,97 d	7,22 - 26,04	7,48 ± 1,7 d	4,2 - 10,5	125,7 ± 15,45 cd	101,3 - 154,3
PSE	26 ± 2,28 c	22 - 29	2 ± 0,32 d	1,47 - 2,88	18,66 ± 7,29 d	3,23 - 29,98	12,82 ± 2,6 ab	7,1 - 16,5	108,57 ± 19,34 d	77,3 - 139,5
RAC	53 ± 1,87 a	50 - 56	2,32 ± 0,4 c	1,83 - 2,88	6,61 ± 1,93 d	3,82 - 12,05	9,9 ± 1,8 c	5,7 - 14,2	186 ± 25,11 a	154,5 - 220,9

Annexe 2 : Description et comparaison des espèces en fonction du type d'axe

Espèce	LEN	Min - max	DEN	Min - max	Lf	Min - max	Larf	Min - max
CANA1	4,57 ± 1,43 cd	2 - 9,1	1,41 ± 0,54 b	0,47 - 2,78	10,82 ± 2,22 b	5,8 - 15,2	5,44 ± 1,05 d	3,5 - 7,7
CANA2	4,86 ± 0,39 c	4,1 - 5,4	0,4 ± 0,05 d	0,31 - 0,48	12,36 ± 1,32 b	10,27 - 13,93	5,7 ± 0,64 d	4,7 - 6,63
DEWA1	7,15 ± 1,97 ab	3 - 16	1,93 ± 0,68 a	0,32 - 3,31	19,94 ± 4,2 a	12,2 - 27,7	13,59 ± 3,07 a	8 - 21
DEWA2	7,98 ± 1,27 a	6,2 - 11	0,6 ± 0,12 d	0,46 - 0,83	19,06 ± 1,23 a	16,85 - 20,68	11,9 ± 1,5 b	9,5 - 15,2
LIBA1	6,82 ± 2,03 b	1,9 - 11,8	1,73 ± 0,65 a	0,48 - 3,6	19,76 ± 3,6 a	12,7 - 29,3	10,34 ± 2,57 c	5,3 - 16,2
LIBA2	7,31 ± 1,01 ab	5,3 - 9,2	0,57 ± 0,09 d	0,45 - 0,8	20,08 ± 1,14 a	18,51 - 22,99	10,59 ± 0,78 c	9,34 - 11,95
STEA1	3,77 ± 1,11 de	1,9 - 8	0,9 ± 0,35 c	0,18 - 1,77	7,5 ± 1,53 c	5,2 - 9,9	2,68 ± 0,43 e	1,8 - 3,7
STEA2	2,63 ± 0,4 f	2 - 3,3	0,19 ± 0,03 d	0,14 - 0,27	8,62 ± 0,55 c	7,75 - 9,44	2,53 ± 0,24 e	2,15 - 2,83
PSEA1	3,89 ± 1,06 de	1,7 - 7	1,14 ± 0,45 bc	0,49 - 2,11	5,41 ± 3,02 de	3,6 - 8,2	2,52 ± 0,54 e	1,5 - 3,5
PSEA2	3,6 ± 0,27 de	3,1 - 3,9	0,36 ± 0,11 d	0,22 - 0,55	6,85 ± 0,56 cd	6,09 - 7,98	2,94 ± 0,23 e	2,65 - 3,26
RACA1	3,26 ± 0,97 ef	1 - 5,7	1,31 ± 0,57 b	0,51 - 2,97	3,79 ± 0,62 e	2,7 - 4,9	1,99 ± 0,43 e	1,2 - 2,9
RACA2	2,61 ± 0,35 f	1,9 - 3	0,37 ± 0,08 d	0,27 - 0,55	3,85 ± 0,35 e	3,55 - 4,66	1,89 ± 0,09 e	1,73 - 1,99

Pour chaque caractère, les valeurs portant les mêmes lettres sont statistiquement égales

Annexe 3 : Matrice des valeurs propres et corrélations entre les variables descriptives et les composantes principales révélés par l'ACP des six espèces

	Composante 1	Composante 2	p.value
	4.9	1.56	
	61.3	19.56	
	61.3	80.86	
If	0.93		0
SURF	0.9		0
Lf	0.89		0
LEN	0.84		0
Dbasal	0.81		0
MSf	0.68		0.02
Nbren	-0.68		0
Htot		0.98	0
Nbren		0.7	0.01

Annexe 4 : Matrice des valeurs propres et corrélations entre les paramètres de GreenLab et les composantes principales révélés par l'ACP des six espèces

	Composante 1	Composante 2	p.value
Valeurs propres	7.82	3.88	
Inertie (%)	43,44	21,55	
Inertie cumulée (%)	43,44	65	
phyllo	0,9		0.01
P	0,9		0.02
A	0,9		0.02
Q0	0,87		0.02
B	0,85		0.03
Tf	-0,9		0.01
N	-0,91		0.01
W		0,95	0

Annexe 5 : Valeurs moyennes de 15 caractères morphologiques mesurés sur la population de *Coffea canephora*

Variables	P1	P2	F1	BC1	P3
LEN	3,39±1,22	4,14±1,93	4,99±1,74	4,52±1,05	3,76±1,22
DEN	0,37±0,08	0,43±0,12	0,4±0,09	0,37±0,05	0,36±0,09
VEN	0,44±0,17	0,7±0,28	0,64±0,24	0,56±0,2	0,42±0,18
Lf	10,78±2,45	14,1±4,32	14,13±3,41	13,38±2,13	12,74±3,49
If	4,03±0,88	6,21±1,92	5,33±1,41	5,26±0,98	5,42±1,6
SURF	45,73±16	78,9±24,86	70,41±26	70,48±23,64	66,93±23,46
NFR	7,07±4,21	7,9±5,77	21,35±10,72	15,40±4,85	19,89±10,24
LGr	0,86±0,07	1,1±0,07	1,11±0,06	0,79±0,08	0,83±0,05
LarGr	0,62±0,04	0,66±0,04	0,61±0,04	0,58±0,05	0,67±0,03
EGr	0,36±0,03	0,39±0,04	0,37±0,04	0,36±0,03	0,42±0,03
MsGr	4,49±0,1	5,67±0,12	5,21±0,15	3,98±2,7	4,33±0,03
MfFr	40,91±0,81	50,04±0,36	37,18±1,06	33,19±5,06	39,52±0,46
MsFr	16,06±0,74	19,28±0,7	13,55±0,28	11,56±2,07	13,8±0,42
NfLr	15,47±6,17	15,65±4,09	28,06±7,69	22,02±6,34	20,60±7,92
MsFlr	1,27±0,02	0,86±0,01	1,31±0,06	0,95±0,18	1,05±0,03

LEN : longueur d'entrenœud, DEN : diamètre d'entrenœud, VEN : volume de d'entrenœud, Lf : longueur de feuille, If : largeur de feuille, SURF : surface de feuille, NFR : Nombre de fruits par nœud, LGr : longueur de graine, LarGr : largeur de graine, EGr : épaisseur de graine, MsGr : masse sèche de graines, MfFr : masse fraîche de fruits, MsFr : masse sèche de fruits, NfLr : Nombre de fleurs par nœud, MsFlr : masse sèche de fleurs

Annexe 6 : Distribution des marqueurs SNP sur les chromosomes

	% Normal		% Distorsion		
		* (Faible)	** (Moyenne)	*** (Forte)	Total
Chromosome 1	1.65	2.17	2.43	2.95	9.21
Chromosome 2	9.02	3.21	2.37	1.04	15.63
Chromosome 3	3.31	0.94	1.07	2.82	8.14
Chromosome 4	2.30	1.69	1.82	1.91	7.72
Chromosome 5	3.41	1.52	1.82	1.39	8.14
Chromosome 6	2.82	2.01	2.14	3.28	10.25
Chromosome 7	8.76	1.04	0.49	1.33	11.61
Chromosome 8	4.61	1.49	0.88	1.30	8.27
Chromosome 9	4.25	1.07	0.94	0.88	7.14
Chromosome 10	4.93	0.94	0.71	0.65	7.23
Chromosome 11	4.57	1.04	0.71	0.32	6.65
Total	49.63	17.13	15.37	17.87	100

Annexe 7 : Publication

Okoma P., Akaffou S., De Reffye P., Hamon P., Hamon S., Konan O., Kouassi K. H., Legnate H., Letort V & Sabatier S. (2016). Estimation of stem and leaf dry biomass using a non-destructive method applied to African *Coffea* species. *Agroforestry Systems* 92 (667): 9 p.



Estimation of stem and leaf dry biomass using a non-destructive method applied to African *Coffea* species

P. Okoma · S. Akaffou · P. De Reffye · P. Hamon ·
S. Hamon · O. Konan · K. H. Kouassi · H. Legnate ·
V. Letort · S. Sabatier

Received: 17 April 2016 / Accepted: 20 September 2016
© Springer Science+Business Media Dordrecht 2016

Abstract The coffee tree is an important economic plant for several developing countries. Stem and leaf dry biomass, which are key traits of plant production, are used in functional-structural plant models to simulate plant growth and predict yield. These values are difficult to obtain since they classically rely on time-consuming protocols and require destructive measurements. Measuring stem and leaf dimensions (length and width) to estimate them provides a non-destructive and rapid approach for use in the field. In this study we sought the best allometric relationships existing between stem and leaf dimensions and their corresponding dry mass in order to avoid destructive

measurements which are also time-consuming. This was investigated in three coffee species: *Coffea canephora*, *Coffea liberica* var. *liberica* and *Coffea liberica* var. *dewevrei* in Ivory Coast. For each species, the internodes and leaves of three axis categories (stem, branch and branchlet) comprising the main compartments were sampled. Two different equations were found to estimate the stem and leaf dry mass whatever the species and the axis categories: (1) a linear equation for the relation between the stem volume (V) and its corresponding dry mass (IWe), $IWe = 0.70 \times V$ and (2) a power law for the relation between the leaf area [as the product of length (LL) and width (Wi)] and its dry mass (LWe), $LWe = 0.007 (LL \times LWi)^{1.02}$. Finally, stem and leaf dry mass could be easily obtained without destructive measurements. This method could be applied to estimate the plant total leaf area and the total stem and leaf biomass of a plant in an agroforestry system.

P. Okoma · S. Akaffou · O. Konan · K.
H. Kouassi · S. Sabatier (✉)
Université Jean Lorougnon Guédé (UJLoG),
B. P. 150, Daloa, Ivory Coast
e-mail: sylvie-annabel.sabatier@cirad.fr

P. De Reffye
CIRAD, UMR AMAP, 34398 Montpellier, France

P. Hamon · S. Hamon
UMR DIADE, IRD, B.P. 64501,
34394 Montpellier Cedex 5, France

H. Legnate
Centre National de Recherche en Agronomie, Divo, Ivory
Coast

V. Letort
Department of Applied Mathematics, Ecole Centrale
Paris, Chatenay-Malabry, France

Keywords Coffee · Plant architecture · Dry mass ·
Leaf area · Allometric relationships

Introduction

The coffee tree complex comprises 124 species (Davis et al. 2011) of which two species are cultivated worldwide: *Coffea arabica* and *C. canephora*. *Coffea arabica* is adapted to high elevation altitude contrarily to the *C. canephora*. Only *Canephora* is cultivated in

Ivory Coast and more than 380,000 families depend on coffee growing. An international collection including at least twenty African wild diploid species has been maintained in that country since 1970 for their agronomics traits and adaptive capacities to environmental conditions (Anthony 1992). This genetic resource has enabled significant progress in yields which, today, exceed 2500 tonnes/year/ha (Leroy et al. 1997; Montagnon 2000).

Coffee cultivation within agroforestry systems calls for studies to optimize growing conditions and improve production sustainability. In such studies, the measured traits are coffee tree growth, the leaf area index, and stem and leaf dry biomass which requires destructive and time-consuming measurements (Siles et al. 2010). It is thus easier and less time-consuming to measure the length and width of organs.

Much work in recent decades has reported that the architecture of coffee trees plays a key role in increasing yield potential (Cilas et al. 2006). Consequently, the number and length of branches, the number of internodes per branch and the number of flowers per node were used as important selection criteria. Thus, plant architecture analysis became a major field of investigation for understanding plant growth, branching patterns, yield, and for developing crop models (Rosati et al. 2013).

Several models have been developed to explore plant architecture and growth: ECOPHYS (Rauscher et al. 1990), EMILION (Bosc 2000), SIMWAL (Balandier et al. 2000), LIGNUM (Perttunen et al. 1998) and L-PEACH (Allen et al. 2005; Lopez et al. 2008). However, GREENLAB, a generic plant functional-structural model (Yan et al. 2004) has been found to be more appropriate for simulating plant biomass production and allocation (Wang et al. 2012). In this model, the source and sink balance controls different events in plant development, such as the number of branches or fruits (Mathieu et al. 2009). The parameters controlling plant development and growth can be computed (Wang et al. 2012; Diao et al. 2012).

We carried out a coffee tree architecture and growth analysis using the GREENLAB model. The coffee tree has relatively simple architectural development that corresponds to Roux's Model and is determined by a monopodial trunk with continuous growth during the wet season. The plagiotropic branches are inserted continuously with immediate development. The branches may bear branchlets with immediate or

differed development. The leaf arrangement is opposite and decussate along the stem. Flowering is lateral and does not influence the architecture (Hallé et al. 1978). In the GREENLAB model, the development parameters were computed using data from direct observations of the plant architecture (de Reffye and Hu 2003). For source-sink parameters, the input data required organ dry mass values. The organs concerned were internodes, leaves, flowers and fruits from which a plant's total aerial biomass could be computed.

As obtaining dry mass called for destructive measurements and was time-consuming for internodes and leaves, we sought allometric relationships in this study between fresh organ size and the corresponding dry mass. Such an analysis was developed by Antunes et al. (2008) to estimate leaf area from the product of leaf length by leaf width in several genotypes of *C. arabica* or of *C. canephora*. Linear models have been investigated for several species of trees (Leroy et al. 2007; Tondjo et al. 2015) and for *C. canephora* (Schmidt et al. 2015). Indeed, some studies focused on indirect measurements of leaf area while few studies exist on estimations of leaf dry mass from leaf dimensions. Our work proposed to determine models linking internode and leaf dimensions, i.e. internode or leaf length, internode or leaf width and their product, to leaf area and internode or leaf dry biomass for three *Coffea* species. Such relationships will be useful to define indirect non destructive methods for measuring these parameters in the field.

Materials and methods

Study site

The study was conducted at the experimental research station of the Centre National de Recherche Agronomique (CNRA) in Divo, 5°46' 04.07"N–5°13' 22.09"W (Ivory Coast). The altitude is low: 300 to 500 m. The climate is tropical with an average temperature of 26–27 °C (daily amplitude of 6–7 °C), with annual rainfall reaching 1800 mm and a high relative humidity of 80 % on average.

Studied species

The plant material consisted of three cultivated species: *C. canephora* (CAN), *C. liberica* var.

dewevrei (DEW) and *C. liberica* var. *liberica* (LIB). These species are adapted to low altitudes. Their origin, distribution and habitat are shown in Table 1. CAN is the only species cultivated in Ivory Coast. DEW and LIB were cultivated in Ivory Coast and Central African Republic in the 50s to 60s. Thirteen genotypes for each species, obtained from seeds, were planted in a completely randomized 3 × 3 m plot design in 2010. Three 4-year-old genotypes were sampled for each species for the allometric study.

The three axis categories resulting from meristem functioning were investigated for each species: the orthotropic main stem (A1), plagiotropic branches (A2) and plagiotropic branchlets (A3). The plagiotropic branches and branchlets bore the lateral inflorescences and the fruits. Our assumption was that these axis categories have two different functions, namely space exploration or exploitation, and that these functions result in the relationship existing between organ size and mass.

Sampling and measurements

Each tree was described phytomer by phytomer and the topology was recorded following MTG formalism (Godin and Caraglio 1998). For each phytomer, the following information was recorded: internode length (IL) and internode diameter (D), leaf length (LL) and width (LWi). The internode diameter was the mean of two perpendicular diameters. The leaf length was measured from the blade tip to the blade base and leaf width corresponded to the maximum leaf width. Internodes and leaves were dried in an oven at 70 °C for 72 h. They were weighed (W_e) in an anhydrous state on a balance with an accuracy of 0.01 g. The leaf area (LA) was determined using a plug-in of Image J software (Toaster, Borianne and Brunel 2012). From MTG format, the biological data were extracted using

Table 2 Number of organs assessed per axis categories in the three *Coffea* species *C. canephora* (CAN), *C. liberica* var. *dewevrei* (DEW) and *C. liberica* var. *liberica* (LIB)

Axis categories	Organs	CAN	DEW	LIB
A1	Internodes	113	74	74
	Leaves	32	9	7
A2	Internodes	2090	498	515
	Leaves	738	167	53
A3	Internodes	250	184	163
	Leaves	111	90	37

the Xplo software suite from AMAPstudio (Griffon and de Coligny 2014).

The number of internodes and leaves assessed for each axis category per species is presented in Table 2.

The internode volume (V) was approximated considering it as a cylinder: $V = \text{Pi} \times \text{IL} \times \text{D}^2/4$.

Data analysis

We first applied descriptive statistics to calculate the mean and standard deviation for all the parameters. Then, organ size variations between genotypes and species were tested using a two-way ANOVA. A mean comparison was carried out using the Newman–Keuls test at a 5 % significance level. The allometric equations were computed through regression analysis. All computations were done using Statistica Software 7.1.

Results

Tree dimensions

The tree height was 1.74 ± 0.36 m for CAN, 2.34 ± 0.06 m for DEW and 2.39 ± 0.34 m for

Table 1 Studied *Coffea* species. Origin, distribution and habitat from Davis et al. (2006, 2011)

species	Code species	Country of origin	Distribution	Habitat
<i>C. canephora</i>	CAN	Cameroon	Central Africa	Humid evergreen forest
<i>C. liberica</i> var. <i>dewevrei</i>	DEW	Central African Republic	Central Africa	Humid evergreen forests. Seasonally dry mixed evergreen forest
<i>C. liberica</i> var. <i>liberica</i>	LIB	Ivory Coast	West Africa	Humid evergreen forest

Table 3 Descriptive statistics (mean (standard deviation)) of the parameter measured on the internodes according to species (CAN: *Coffea canephora*; DEW: *C. liberica* var. *dewevrei*;LIB: *C. liberica* var. *liberica*) and axis categories: A1: main stem; A2: branches and A3: branchlets

	CAN			DEW			LIB		
	A1	A2	A3	A1	A2	A3	A1	A2	A3
Length (cm)	3.33 (1.38)	4.70 (1.73)	5.10 (2.38)	8.70 (3.83)	7.05 (2.75)	2.80 (2.60)	7.02 (3.24)	5.63 (2.67)	4.85 (2.42)
Min-max	0.5–7.8	0.1–11.3	0.7–12.2	2.2–19.1	0.5–17.9	0.7–14.1	1–17.2	0.3–16.4	0.9–14.4
Diameter (cm)	2.18 (1.35)	0.47 (0.16)	0.30 (0.11)	2.12 (1.20)	0.67 (0.26)	0.44 (0.13)	1.91 (1.04)	0.58 (0.21)	0.45 (0.14)
Min-max	0.4–6.2	0.1–1	0.1–0.5	0.4–4.6	0.2–1.7	0.2–0.8	0.2–4.1	0.2–1.3	0.2–0.8
Weight (g)	16.62 (24.04)	0.69 (0.59)	0.28 (0.26)	26.64 (29.50)	1.95 (2.28)	0.55 (0.54)	17.46 (17.28)	1.21 (1.52)	0.55 (0.59)
Min-max	0.02–145.0	0.01–3.9	0.01–1.4	0.07–118.6	0.01–13.8	0.01–2.9	0.02–68.2	0.01–11.7	0.01–3.3

LIB. The basal diameter was 4.91 ± 1.37 cm for CAN, 4.22 ± 1.10 cm for DEW and 3.91 ± 0.23 cm for LIB.

Internode volume and dry mass

For CAN, the branch internodes (A2, 4.7 ± 1.7 cm) were significantly ($p < 0.001$) longer than those on the main stem (A1; Table 3). A large difference was observed between internode sizes along the branches, with the length ranging from 0.09 to 11.3 cm. For DEW, unlike CAN, the mean A2 internodes were shorter than those on the main stem: 7.0 ± 2.7 versus 8.7 ± 3.8 cm ($p < 0.001$). The internode size ranged from 0.5 to 17.9 cm. For LIB, branch internodes were also shorter than main stem internodes, as for DEW. The means recorded were 5.6 ± 2.7 cm (0.03–16.4 cm) for length. The three species differed greatly for the branch internode length: DEW exhibited the largest size and CAN the smallest (Table 3). For CAN, their length along the branchlet ranged from 0.7 to 12.2 cm (5.1 ± 2.4 cm).

For DEW, the A3 internodes measured from 0.7 to 14.1 cm (5.8 ± 2.6 cm) in length. The A3 size variation in LIB was similar to that of DEW: 0.9–14.4 cm (4.8 ± 2.4 cm) in length. The A3 for CAN were slightly longer ($p < 0.05$). Conversely, for DEW and LIB the A3 were shorter ($p < 0.001$) than the A2.

A linear regression model was obtained for the internode volume and dry mass (Fig. 1). The volume was a good predictor of dry mass. The regression was significant for CAN with $R^2 = 0.98, 0.93$ and 0.91 for A1, A2 and A3, respectively, for DEW with $R^2 = 0.98, 0.98$ and 0.93 for A1, A2 and A3, respectively, and for LIB with $R^2 = 0.99, 0.97$ and 0.97 for A1, A2 and A3, respectively.

Finally, the A1, A2 and A3 internode size and dry mass varied significantly within and between the studied species CAN, DEW and LIB. However, the internode volume was a good predictor of the corresponding dry mass, whatever the species. The adjusted R^2 value recorded generally was over 0.90 and the equation followed a linear law: $Y = 0.7 \times V$.

As the linear regression coefficient was nearly 0.7 for each species, we calculated the expected dry mass from the equation: $Y = 0.7 \times V$ and sought a relationship between the estimated and measured dry mass. The adjusted R^2 was 0.99 and the linear coefficient 1, resulting from a perfect correlation between the two variables (Fig. 2).

Leaf dimensions and leaf area or dry mass

The descriptive statistics of the measured traits are presented in Table 4. The sample included old leaves that had reached their final dimensions as well as young leaves still in their early growth phase. Table 4 gives the means and variation (standard deviation) of the studied parameters for each axis category in the three species. The two-way ANOVA showed that the three species differed greatly for leaf size and dry mass, whatever the axis category ($p < 0.001$). LIB displayed the largest leaves followed by DEW and CAN. In addition, within each species, the leaves of the branches and branchlets did not differ for all the assessed traits ($p > 0.5$) while they were significantly larger than those of the main stem, except for LIB (Table 4).

In CAN, the size of the main stem leaves varied from 2.5 to 15.9 cm (11.14 ± 4.0 cm) in length and from 1 to 7.6 cm (4.9 ± 1.7 cm) in width (Table 3). The corresponding dry mass ranged from 0.02 to 0.9 g

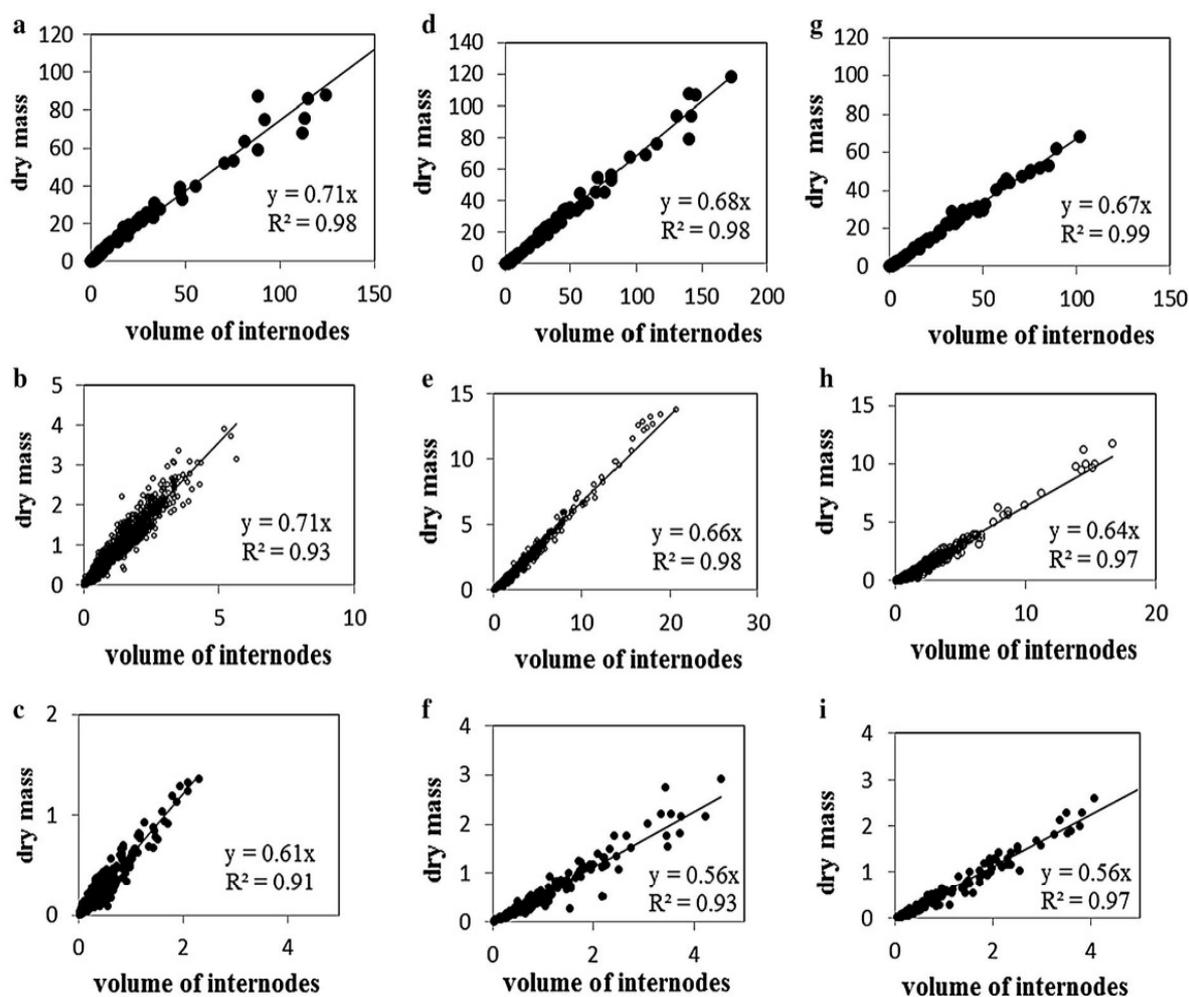


Fig. 1 Linear regression between the internode volume (cm^3) and internode dry mass (g) according to axis categories: main stem (a), branches (b) and branchlets (c) for *C. canephora*

(CAN); main stem (d), branches (e) and branchlets (f) *C. liberica var. dewevrei* (DEW) and main stem (g), branches (h) and branchlets (i) *C. liberica var. liberica* (LIB)

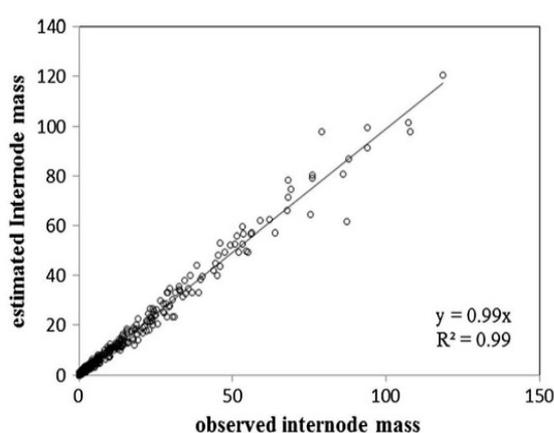


Fig. 2 Relationship between observed and estimated internode dry mass (IN mass) using the allometric relationship $Y = 0.7 \times V$ in *Coffea canephora*, *C. liberica var. dewevrei* and *C. liberica var. liberica*

(0.43 ± 0.22 g). On average, for A2 and A3, the leaves measured 13.9 ± 4.6 cm \times 5.4 ± 1.8 cm and 13.1 ± 3.9 cm \times 4.5 ± 1.4 cm, respectively. The dry mass was 0.68 ± 0.42 g for A2 and 0.42 ± 0.25 g for A3. In DEW, the leaves of the A1 measured 16.2 ± 4.2 cm \times 6.7 ± 1.7 cm and weighed 0.98 ± 0.61 g. For the A2 and A3 axis categories, leaf sizes were 18.4 ± 5.6 cm \times 8.1 ± 2.7 cm for A2 and 16.6 ± 4.1 cm \times 6.8 ± 2.3 cm for A3. In LIB, the data recorded were 17.7 ± 5.0 cm \times 8.5 ± 3.5 cm with a dry mass of 1.46 ± 0.98 g for A1. For A2 and A3, leaf sizes were 15.2 ± 6.3 cm \times 6.90 ± 3.3 cm and 15.5 ± 6.0 \times 6.90 ± 3.3 cm, respectively. Their dry mass was 0.94 ± 0.9 and 0.84 ± 0.7 g, respectively. The DEW and LIB leaves were significantly larger than those of CAN.

Table 4 Descriptive statistics (mean (standard deviation)) of the parameter measured on the leaves according to species (CAN: *C. canephora*; DEW: *C. liberica* var. *dewevrei*; LIB: *C.**liberica* var. *liberica*) and axis categories: A1: main stem; A2: branches and A3: branchlets

	CAN			DEW			LIB		
	A1	A2	A3	A1	A2	A3	A1	A2	A3
Length (cm)	11.14 (3.97)	13.86 (4.60)	13.15 (3.92)	16.22 (4.25)	18.41 (5.65)	16.59 (4.13)	17.71 (5.00)	15.23 (6.32)	15.62 (6.15)
Min-max	2.5–15.9	2–22.8	4.2–20.3	11.4–24.6	2.7–28.4	2.3–29.1	11.7–24	3.4–29.8	1.8–25.8
Width (cm)	4.91 (1.66)	5.40 (1.84)	4.46 (1.44)	6.70 (1.73)	8.16 (2.75)	6.78 (2.34)	8.48 (3.54)	6.90 (3.29)	6.86 (3.30)
Min-max	1–7.6	0.6–17.2	1.3–7.2	4.7–10	1.1–14.5	1–14.9	4.1–13	1.7–16.7	0.9–13.3
Area (cm ²)	42.09 (22.04)	58.22 (33.11)	43.89 (23.94)	75.16 (41.13)	114.49 (59.28)	83.49 (49.58)	115.38 (74.93)	84.58 (68.96)	85.78 (63.54)
Min-max	2–75.6	1–153.2	5.3–97	36.2–172.7	2.5–281.9	1.6–311.5	35–227.2	2.9–344.9	1–239.8
Weight (g)	0.43 (0.22)	0.68 (0.42)	0.42 (0.25)	0.98 (0.61)	1.29 (0.74)	0.79 (0.48)	1.46 (0.98)	0.94 (0.89)	0.86 (0.71)
Min-max	0.02–0.91	0.01–2.1	0.04–1.2	0.24–2.29	0.02–3.28	0.01–2.72	0.4–2.78	0.03–4.53	0.01–3.3

A linear regression model was obtained for the product $LL \times LWi$ and leaf area for each species and for each axis categories (Fig. 3). As no significant difference were found between axis categories, they were regrouped for each species. Thus linear regression was significant for CAN with $R^2 = 0.99$ ($LA = 0.71 \times LL \times LWi$), for Dew with $R^2 = 0.99$ ($LA = 0.69 \times LL \times LWi$) and for LIB with $R^2 = 1$ ($LA = 0.69 \times LL \times LWi$).

The leaf mass (LWe) prediction model based on the product of $LL \times LWi$ was a power law (Fig. 4). The equations were $LWe = 0.007 (LL \times LWi)^{1.03}$ ($R^2 = 0.94$) for CAN, $LWe = 0.004 (LL \times LWi)^{1.10}$ ($R^2 = 0.95$) for DEW and $LWe = 0.005 (LL \times LWi)^{1.05}$ ($R^2 = 0.97$) for LIB. No significant difference was found between species. We thus propose only one power law: $LWe = 0.007(LL \times LWi)^{1.02}$ with $R^2 = 0.95$.

The estimated and measured leaf dry mass values were significantly correlated, with $R^2 = 0.90$ (Fig. 5).

Discussion

Estimation of stem and leaf dry biomass from internode volume and the product of leaf length by leaf width

The first objective of this work was to establish a relationship between fresh internode size (i.e. length

and diameter) and dry mass. The fine investigations we carried out for the internode size indicated that the three species studied, *C. canephora* (CAN), *C. liberica* var. *dewevrei* (DEW) and *C. liberica* var. *liberica* (LIB), differed significantly. In addition, great variation was found within and between the axis categories A1, A2 and A3. The A1 internodes were larger in diameter than the A2 and A3 internodes. They were also longer in comparison with the A2 and A3 internodes, except for CAN in which the A1 internodes were shorter than the A2 and A3 axes. Despite the differences encountered between the species and between the axis categories, a unique linear regression was found to estimate the dry mass from the internode volume. The equation parameter corresponded to the wood density, which was similar for the three species studied.

We found that a power law model described the relation between *Coffea* leaf mass and the product of its length by width. The same model has been found for *Tectona grandis* (Tondjo et al. 2015). As the measured leaves in this study were sampled at several node ranks of the leafy axis, and the leaves therefore had different ages, the observed trend might be explained by an increase in leaf thickness with leaf age (Niinemets 2001).

We thus provide a method to compute the total stem aerial biomass of coffee trees. The plant dry matter analysis enabled us to evaluate coffee tree response to the availability of water and nutrient resources and helped in the selection of genotypes with drought tolerance (Dias et al. 2007). Our results will make it

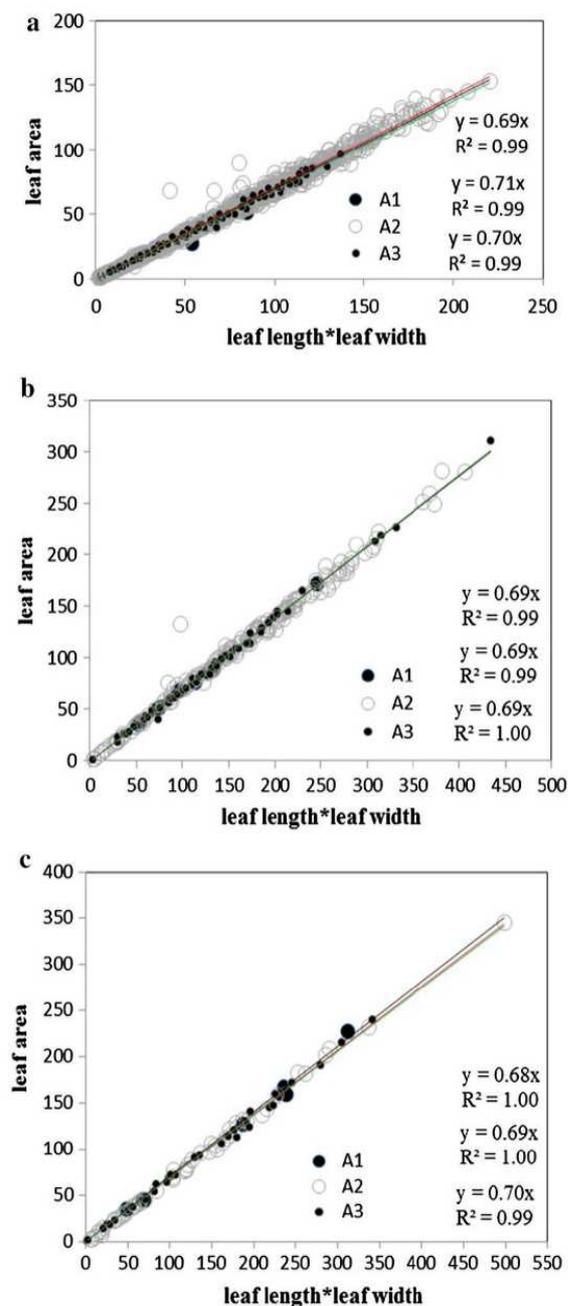


Fig. 3 Linear regression between the product of leaf length by leaf width (cm) and leaf area (cm²) for *C. canephora* (CAN, **a**), *C. liberica* var. *deweveirei* (DEW, **b**) and *C. liberica* var. *liberica* (LIB, **c**) according to axis categories: main stem (A1), branches (A2) and branchlets (A3)

possible to calibrate the structural–functional Green-Lab model and to propose ideotypes to optimize plant yield.

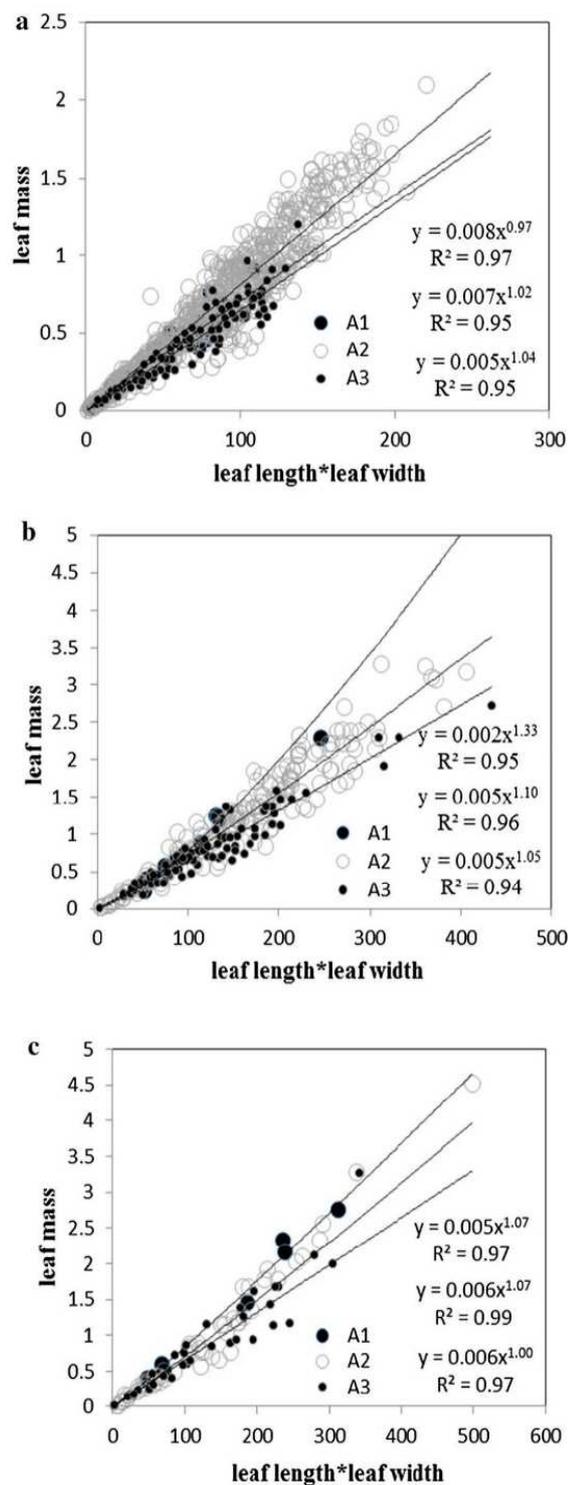


Fig. 4 Power law between the product of leaf length by leaf width (cm) and leaf dry mass (g) for *C. canephora* (CAN, **a**), *C. liberica* var. *deweveirei* (DEW, **b**) and *C. liberica* var. *liberica* (LIB, **c**) according to axis categories: main stem (A1), branches (A2) and branchlets (A3)

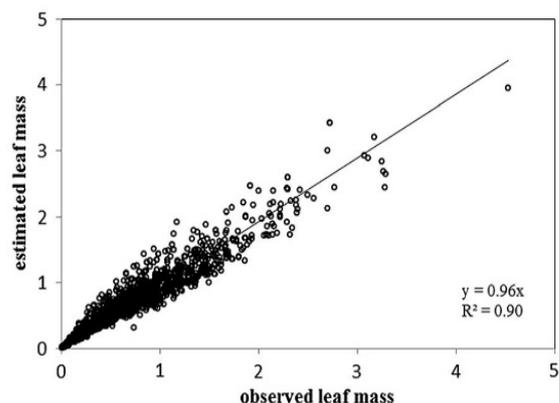


Fig. 5 Relationship between observed and estimated leaves dry mass using a power law equation $LWe = 0.007(LL \times LWi)^{1.02}$ in *C. canephora*, *C. liberica* var. *dewevrei* and *C. liberica* var. *liberica*

Estimation of leaf area from the product of leaf length by leaf width

We described an estimation of leaf area from simple non-destructive measurements in three *Coffea* species with a linear regression including the product of leaf length by width. As in teak, this linear relation resulted from leaf expansion due to intercalary meristem activity (Bell 1991; Tondjo et al. 2015). The equations were similar between the axis categories of one species and between species. A similar equation has been found for *Coffea arabica* species (Siles et al. 2010). This result suggests strong genetic control of leaf shape traits such as the blade length to width ratio. Only the leaf size varied with the age and the genotype.

One of the yield components is the leaf area. In fact, there is a relationship between the leaf area supporting each fruit and bean size and quality. Coffee is grown under natural conditions in the understory, so increased knowledge of the relationship existing between the canopy architecture and light interception of the coffee tree will enable improvements to be made to farming practices in agroforestry systems (DaMatta et al. 2007).

Effect of architecture traits on leaf and stem parameters

Coffea species show strong differentiation between a strict orthotropic main stem and irreversible plagiotropic branches (Hallé et al. 1978). Our results

showed a similar relation between leaf area and mass for orthotropic and plagiotropic axes. The axis categories only impacted the internode size and leaf size.

To conclude, this study proposes only one equation to estimate stem dry mass from the internode volume. The linear relation for estimating the leaf area from the product of length by width was also the same for all species whatever the axis category. Leaf dry mass was estimated from a power law that was similar between species and axis categories. In this way, organ dry mass can be estimated by easy measurements taken directly on the tree.

Acknowledgments This work was supported by the “Jeune Equipe Associée à l’Institut de Recherche pour le Développement (JEAI) Program”, project ModelCaf, by the plant Diversity Adaptation and Development, joint research unit (UMR DIADE) and by the Botany and Computational Plant Architecture, joint research unit (UMR AMAP). We thank the CNRA station at Divo for their technical support and facilities for the field trials.

References

- Allen MT, Prusinkiewicz P, DeJong TM (2005) Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees: the LPEACH model. *New Phytol* 166:869–880
- Anthony F (1992) Les ressources génétiques des caféiers: collecte, gestion d’un conservatoire et évaluation de la diversité génétique. Collection Travaux et documents microfichés de l’IRD, n°81
- Antunes WC, Pompelli MF, Carretero DM, DaMatta FM (2008) Allometric models for non-destructive leaf area estimation in coffee (*Coffea arabica* and *Coffea canephora*). *Ann Appl Biol* 153:33–40
- Balandier P, Lacoite A, Le Roux X, Sinoquet H, Cruiziat P et al (2000) SIMWAL: a structural-functional model simulating single walnut tree growth in response to climate and pruning. *Ann For Sci* 57:571–585
- Bell A (1991) Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford University Press, London
- Borriane P, Brunel G (2012) Automated valuation of leaves area for large-scale analysis needing data coupling or petioles deletion. In: Guo Y, Kang MZ, Dumont Y (eds) Plant growth modeling, simulation, visualization and applications. Proceedings PMA12: the fourth international symposium on plant growth modeling, simulation, visualization and applications, Shanghai, China, 31 October to 3 November 2012. IEEE Press, Beijing, pp 50–57
- Bosc A (2000) EMILION, a tree functional-structural model: presentation and first application to the analysis of branch carbon balance. *Ann For Sci* 57:555–569
- Cilas C, Bar-Hen A, Montagnon C, Godin C (2006) Definition of architectural ideotypes for good yield capacity in *Coffea canephora*. *Ann Bot* 97:405–411

- DaMatta FM, Ronchi CP, Maestri M, Barros RS (2007) Eco-physiology of coffee growth and production. *Braz J Plant Physiol* 19(4):485–510
- Davis AP, Govaerts R, Bridson DM, Stoffelen P (2006) An annotated taxonomic conspectus of the genus *Coffea* (Rubiaceae). *Bot J Linn Soc* 152:465–512
- Davis AP, Tosh J, Ruch N, Fay M (2011) Growing coffee: *Psilanthus* (Rubiaceae) subsumed on the basis of molecular and morphological data; implications for the size, morphology, distribution and evolutionary history of *Coffea*. *Bot J Linn Soc* 167:357–377
- de Reffye P, Hu B (2003) Relevant choices in botany and mathematics for building efficient dynamic plant growth models: the GreenLab case. In: Hu B, Jaeger M (eds) *Plant growth models and applications*. Tsinghua University Press, Springer, Beijing, pp 87–107
- Diao J, De Reffye P, Lei X, Guo H, Letort V (2012) Simulation of the topological development of young eucalyptus using a stochastic model and sampling measurement strategy. *Comput Electr Agric* 80:105–114
- Dias PC, Araujo WL, Moraes GABK, Barros RS, DaMatta FM (2007) Morphological and physiological responses of two coffee progenies to soil water availability. *J Plant Physiol* 164:1639–1647
- Godin C, Caraglio Y (1998) A multiscale model of plant topologic structures. *J Theo Biol* 191:1–46
- Griffon S, de Coligny F (2014) AMAPstudio: an editing and simulation software suite for plants architecture modelling. *Ecol Model*. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.10.037
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB (1978) *Tropical trees and forests*. Springer, Berlin
- Leroy T, Montagnon C, Cilas C, Yapo A, Charmentant P, Eskes AB (1997) Reciprocal recurrent selection applied to *Coffea canephora* Pierre. III. Genetic gains and results of first cycle intergroup crosses. *Euphytica* 95:347–354
- Leroy C, Saint-André L, Auclair D (2007) Practical methods for non-destructive measurement of tree leaf area. *Agrofor Syst* 71:99–108. doi:10.1007/s10457-007-9077-2
- Lopez G, Favreau RR, Ssmith C, Costes E, Prusinkiewicz P (2008) Integrating simulation of architectural development and source–sink behavior of peach trees by incorporating Markov chains and physiological organ function submodels into L-PEACH. *Funct Plant Biol* 35:761–771
- Mathieu A, Cournède PH, Letort V, Barthelemy D, de Reffye P (2009) A dynamic model of plant growth with interactions between development and functional mechanisms to study plant structural plasticity related to trophic competition. *Ann Bot* 1–14. doi:10.1093/aob/mcp054
- Montagnon C (2000). Optimisation des gains génétiques dans le schéma de sélection récurrente réciproque de *Coffea canephora* Pierre. PhD thesis, ENSA Montpellier, France
- Niinemets Ü (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82:453–469
- Perttunen J, Sievänen R, Nikinmaa E (1998) LIGNUM: a model combining the structure and the functioning of trees. *Ecol Model* 108:189–198
- Rauscher HM, Isebrands JG, Host GE, Dickson RE, Dickmann DI (1990) ECOPHYS: an ecophysiological growth process model for juvenile poplar. *Tree Physiol* 7:255–281
- Rosati A, Paoletti A, Caporali S, Enzo Perri E (2013) The role of tree architecture in super high density olive orchards. *Sci Hort* 161:24–29
- Schmidt ED, do Amaral JAT, Santos JS, Schmidt O (2015) Allometric model for estimating leaf area varieties of Coffee. *Rev Cie Agro* 46(4):740–748
- Siles P, Harmand JM, Vaast P (2010) Effects of *Inga densiflora* on the microclimate of coffee (*Coffea Arabica* L.) and overall biomass under optimal growing conditions in Costa Rica. *Agroforest Syst* 78:269–286
- Tondjo K, Brancheriau L, Sabatier SA, Kokutse AD, Akossou A, Kokou K, Fourcaud T (2015) Non-destructive measurement of leaf area and dry biomass for estimating photosynthesis production in *Tectona grandis*. *Trees*. doi:10.1007/s00468-015-1227
- Wang F, Letort V, Lu Q, Bai X, Guo Y, De Reffye P, Li B (2012) A functional and structural mongolian scots pine (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) model integrating architecture, biomass and effects of precipitation. *PLOS One* 7(8):1–13
- Yan HP, Kang MZ, De Reffye P, Dingkuhn M (2004) A dynamic architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Ann Bot* 93:591–602