



HAL
open science

Tavelures du pommier et de l'olivier : réalisation de modèles épidémiologiques par des méthodes exploitant des observations biologiques acquises au verger

Christophe Roubal

► To cite this version:

Christophe Roubal. Tavelures du pommier et de l'olivier : réalisation de modèles épidémiologiques par des méthodes exploitant des observations biologiques acquises au verger. *Phytopathologie et phytopharmacie*. Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, 2017. Français. NNT: . tel-02788163v1

HAL Id: tel-02788163

<https://hal.inrae.fr/tel-02788163v1>

Submitted on 5 Jun 2020 (v1), last revised 15 Mar 2018 (v2)

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Tavelures du pommier et de l'olivier : réalisation de modèles épidémiologiques par des méthodes exploitant des observations biologiques acquises au verger

Christophe Roubal

► **To cite this version:**

Christophe Roubal. Tavelures du pommier et de l'olivier : réalisation de modèles épidémiologiques par des méthodes exploitant des observations biologiques acquises au verger. Sciences agricoles. Université d'Avignon, 2017. Français. <NNT : 2017AVIG0694>. <tel-01735228>

HAL Id: tel-01735228

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01735228>

Submitted on 15 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Christophe Roubal
Service Régional de l'Alimentation
DRAAF Provence Alpes Côte d'Azur

Tavelures du pommier et de l'olivier : réalisation de modèles épidémiologiques par des méthodes exploitant des observations biologiques acquises au verger

Mémoire présenté à l'Université d'Avignon et des pays de Vaucluse dans le cadre du Doctorat Sciences Agronomiques

ED 536

Soutenue le 09 octobre 2017

Directeurs de recherche :

Marc Bardin : INRA Avignon, unité pathologie végétale

Philippe Nicot : INRA Avignon, unité pathologie végétale

Rapporteurs :

Emmanuel Desouhant : Pr. UCBL Université Lyon I

Ivan Sache : Pr. pathologie végétale et épidémiologie AgroParisTech

Membres du Jury :

Delphine Blanke : PR, UAPV Avignon, LMA

Michel Giraud : CTIFL Lanxade



Table des matières

Table des matières	2
Résumé	5
Summary	6
Remerciements	7
Glossaire	9
Conventions d'écriture	11
Table des figures	12
Table des Annexes	15
Introduction générale	16
Partie I : Contexte et état de l'art	20
Chapitre I-1 : La place du pommier et de l'olivier dans la région Provence Alpes Côte d'Azur	20
I-1.1 Le pommier et l'olivier dans la région PACA	20
I-1.2 Bioagresseurs du pommier et de l'olivier	21
I-1.3 Des couples hôte/parasite dans un contexte climatique particulier	23
Chapitre I-2 : Biologie des champignons <i>Venturia inaequalis</i> et <i>Fusicladium oleagineum</i>	24
I-2.1 <i>Venturia inaequalis</i>	24
I-2.2 <i>Fusicladium oleagineum</i>	32
Chapitre I-3 : Gestion et stratégies de contrôle de la tavelure du pommier	33
I-3.1 Tolérer quelques taches sur les fruits	33
I-3.2 Lutte génétique	34
I-3.3 Mesures prophylactiques	35
I-3.4 Stratégies chimiques et gestion de la campagne de lutte	36
I-3.5 Organisation de la protection phytosanitaire contre la tavelure en Provence-Alpes-Côte d'Azur	40
Chapitre I-4 : Gestion et stratégies de contrôle de la tavelure de l'olivier	43
I-4.1 Essentiellement un impact sur le feuillage	43
I-4.2 Méthodes alternatives à la lutte chimique	44
I-4.3 Protection chimique	44

Chapitre I-5 : Impact de la lutte anti-tavelure sur l'environnement	45
Chapitre I-6 : La modélisation	48
I-6.1 diversité des champs d'applications et des types de modèles	48
I-6.2 Modèles existants concernant la maladie de l'oeil de paon et la tavelure du pommier	57
Partie II : Les objectifs de la thèse	66
Objectifs concernant <i>Venturia inaequalis</i>	66
Objectifs concernant <i>Fusicladium oleagineum</i>	67
Partie III : Modélisation de la sporée primaire de la tavelure du pommier	68
Chapitre III-1 : Considérations théoriques sur la modélisation d'une série temporelle croissante et bornée	69
III-1.1 Echelles de temps : alternatives à l'accumulation de degrés jours.....	70
III-1.2 Critères d'optimisation pour paramétrer une échelle de temps	73
III-1.3 Méthodes d'optimisation pour paramétrer une échelle de temps	76
III-1.4 Considérations pratiques pour modéliser la dynamique de la sporée primaire de <i>Venturia inaequalis</i>	79
Chapitre III-2 : Optimisation numérique d'une nouvelle échelle de temps et application pour modéliser la dynamique de projection des ascospores de <i>Venturia inaequalis</i>	81
Chapitre III-3 : Transposabilité géographique du taux d'évolution journalier R(T).....	110
III-3.1 Matériels et méthodes	110
III-3.2 Résultats	113
III-3.3 Discussion	116
Chapitre III-4 : Discussion générale et perspectives	117
Partie IV : Modélisation des conditions climatiques indispensables à la contamination et à l'incubation de la maladie de l'œil de paon.....	123
Chapitre IV-1 : <i>Fusicladium oleagineum</i> , établissement des conditions de contamination et réalisation d'un modèle sur la base des températures, pluviométries et hygrométries horaires, ainsi que d'un modèle d'incubation basé sur les températures moyennes journalières	124
Chapitre IV-2 : Conclusions et perspectives pour la gestion de la tavelure de l'olivier ...	147
Conclusion générale	149
Références bibliographiques	155
Annexes	169

Annexe N°1 : détails taxonomiques concernant <i>Venturia inaequalis</i> et <i>Fusicladium oleagineum</i> (source : EPPO Global Database).....	170
Annexe N°2 : Base de présentation des logigrammes selon la norme ISO 5807.....	171
Annexe N°3 : Tavelure du poirier et suspension de la maturation de l'inoculum lors des épisodes secs	172
Annexe N°4 : Optipaon, un outil d'aide à la décision permettant d'optimiser le nombre d'intervention cuprique contre la maladie de l'oeil de paon.....	177

Résumé

La modélisation de la dynamique épidémiologique des ascomycètes parasites des arbres fruitiers présente deux aspects très importants : l'évaluation de la quantité d'inoculum et de son évolution, et l'identification des évènements climatiques donnant lieu à une contamination. Le travail présenté aborde ces deux aspects au travers de deux exemples : la tavelure du pommier, et la maladie de l'œil de paon de l'olivier, parasites majeurs pour les filières concernées.

L'acquisition des connaissances sur la biologie des deux maladies a été abordée uniquement sur la base de données acquises sur le terrain, ce qui est original car généralement les modèles ont été réalisés sur la base de connaissances établies en conditions contrôlées.

Dans le cas de *Venturia inaequalis*, agent de la tavelure du pommier, la vitesse de développement journalier de l'inoculum a été établie par optimisation numérique, sur la base d'observations réalisées en Provence. Un modèle de dynamique de projection des ascospores incluant la suspension de l'évolution de l'inoculum primaire lors des périodes sèches a été réalisé puis validé sur un jeu de données indépendantes. La transposabilité du modèle a été ensuite étudiée pour une autre région (Aquitaine).

Dans le cas de *Fusicladium oleagineum*, agent de la maladie de l'œil de paon, les conditions de contamination ont été établies en fonction de la température et de l'hygrométrie, d'une part par la réalisation d'un abaque sur la base de points sélectionnés par dires d'expert, et d'autre part de façon automatique à l'aide d'un système par apprentissage (réseau de neurones). Un modèle, liant la température moyenne après la contamination à l'apparition des symptômes a été ensuite réalisé.

Mots clefs :

modélisation ; tavelure ; oeil de paon ; pommier ; optimisation numérique

Summary

Apple scab, caused by *Venturia inaequalis*, and peacock leaf spot, caused by *Fusicladium oleagineum*, are key diseases respectively for apple and olive growers. These diseases usually require a large number of treatments. Adequate protection needs a good evaluation of quantitative availability of inoculum, and estimation of infection conditions.

In this thesis, these two problems were studied using only field data. This is an original approach to obtain knowledge about biology of fungi: most previous works were realised by regression of laboratory data obtained under controlled conditions.

In the case of *Venturia inaequalis*, primary inoculum consists of pseudothecia present in leaf litter. Treatments against ascospore release period is the cornerstone of the strategy against apple scab. However, the existing forecasting models are not reliable, and are all based on degree-day time scale, proposed in 1982.

Here, using a corpus of data acquired between 1996 and 2013, including observations of ascospore release and weather data, we assessed the daily rate of development of primary inoculum by fitting generic new time scale functions. Further improvements were then studied to take into account elements reported in literature about the incidence of rain or wetness. Different methods were tested and adapted for the parameterisation of models by numerical optimisation. Some forecasting models were proposed and adapted to the area where the study was conducted, with parameters including rain and temperature. The validity was tested, and further developments of the forecasting tool were then proposed.

In the case of *Fusicladium oleagineum*, a field-operational model predicting disease outbreaks was established as a function of temperature and relative humidity. First with the help of points selected by experts, secondly automatically using a neural network. A model defining latent period as a function of average temperature after contamination was then realised.

Key-words:

apple scab ; peacock leaf spot ; numerical optimisation ; model

Remerciements

Je dispose des fichiers d'observations réalisées dans le but d'améliorer les systèmes de prévision des risques tavelure dans les Services de la Protection des Végétaux (DGAL/SDQPV), accumulés par mes prédécesseurs et moi-même, jusqu'à la fin des Avertissements agricoles. Qu'ils soient tous remerciés ici, ceux que j'ai connus (Bernard Rouillé, Serge Régis, Florent Remuzon, Daniel Huberdau, ainsi qu'Aude Gea du CIRAME) et les autres aussi, dont j'ai pu retrouver les fichiers sans en connaître parfois le réalisateur. Merci en particulier à Serge Régis qui m'a offert de m'associer et poursuivre son travail sur la maladie de l'œil de paon (Régis, 2007).

Un merci particulier à Vincent Lemoine aujourd'hui graphiste à Camaret sur Aigues (84), essentiellement sur des projets touchant à l'environnement. Il a collecté pour moi et homogénéisé la forme des données météorologiques et des suivis sur lames auprès des collègues des différentes régions jusqu'en 2008. Merci au Cirame (Aude Gea, Jean Pierre Ramelle, Ivan Sivadon, Elisabeth Ricaud...) qui m'a fourni les données de 2009 à 2013 pour PACA et en a autorisé l'utilisation. Merci au CTIFL : Merci à Jérôme Vibert ainsi qu'à Michel Giraud, qui m'a donné accès à la belle base d'observations de Lanxade, me permettant d'avoir une vue moins régionale du problème.

Merci à mes collègues, plus expérimentés, qui m'ont encouragé à persévérer : Pierre Speich, Denis Breniaux, Bertrand Bourguoin, Yves Monnet, à ma Direction (Véronique Fajardi) ainsi qu'à la DGAL qui m'ont permis de poursuivre ce travail jusqu'à son terme.

Merci à mes encadrants, Universitaires ou INRA, qui m'ont soutenu dans ce travail (Delphine Blanke, Philippe Nicot, Marc Bardin). Merci à Ivan Sache et Emmanuel Deshouant, qui ont accepté de rapporter ce travail.

Merci à l'ensemble des conseillers et partenaires du réseau de surveillance biologique du territoire de Provence Alpes Côte d'Azur, qui donnent un sens à l'ensemble de mon travail, et pas seulement à cette thèse.

Merci à ma compagne et à mes enfants, qui supportent mes conversations bizarres sur le développement des mouches ou des champignons.

Merci aux correcteurs qui ont fait la chasse à mes innombrables fautes de ponctuation, d'espacement, de majuscule et autres calamités rédactionnelles : Christine Dibarboure, Alice Dubois, Isabelle Tasd'homme, Anne Chapelle.

Merci à tous ceux qui se sont impliqués dans ce travail et qui pourraient se sentir blessés d'avoir été oubliés ici.

*Je dédie cette thèse à mon ami et collègue Dominique
Jacquin, décédé le 19 janvier 2017, avant d'avoir pu
soutenir sa thèse ni publier son travail sur l'Ergot des
céréales*

Glossaire

AMM : Autorisation de Mise sur le Marché

Agreste : Publications des statistiques agricoles du Ministère de l'Agriculture

CIRAME : Centre d'Information Régional Agro-Météorologique et Economique ; 779
Chemin de l'Hermitage, 84200 Carpentras

CTIFL : Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes

DGAL : Direction Générale de l'Alimentation, l'une des directions du MAA

DRAAF : Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt, dont l'organigramme peut être consulté en ligne à l'adresse :

<http://draaf.paca.agriculture.gouv.fr/Organigramme>

E-phy : répertoire en ligne des usages et des spécialités phytosanitaires autorisées en France : <http://e-phy.agriculture.gouv.fr/>. Il a entre temps été transféré du ministère de l'agriculture à l'Anses, sur un nouveau site : <https://ephy.anses.fr/>

IFT : Indice de Fréquence de Traitement. Indicateur destiné à l'évaluation à la parcelle de la pression en pesticides. Il correspond au nombre de doses appliquées sur une parcelle par rapport aux doses indiquées dans l'Autorisation de Mise sur le Marché (AMM) de chaque produit utilisé

INOKI : Plate-forme Internet du CTIFL, qui accueille de nombreux outils, en particulier Celsius (base agrométéorologique du CTIFL) ainsi que les modèles entretenus par le CTIFL

LMR : limite maximale de résidus, elle correspond à un seuil (analytique) considéré comme acceptable pour l'alimentation animale ou humaine.

MAA : Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, dont l'organigramme est accessible en ligne à l'adresse suivante :

<http://agriculture.gouv.fr/sites/minagri/files/orggeneral-15092015.pdf>

Parmi les anciens intitulés du ministère en charge de l'agriculture, on peut citer le MAAPAR, ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et des Affaires rurales ; le MAAPR, ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et de la Ruralité ; le MAAPRAT, Ministère de l'agriculture, de l'alimentation, de la pêche, de la ruralité et de l'aménagement du territoire ; le MAP, ministère de l'Agriculture et de la Pêche ; MAAF, Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt

OAD : outil d'aide à la décision, terme plus générique que « modèle », l'OAD peut être indifféremment un logiciel, un système expert, un modèle

PACA : Provence Alpes Côte d'Azur

SDQPV : Sous-Direction du MAA, Sous Direction de la qualité des Productions
Végétales

SRAL : Service régional de l'alimentation, l'un des services des DRAAF

SRPV : Service régional de la protection des végétaux. Ses activités ont été incluses
dans les missions du SRAL lors de la Réforme Générale des Politiques Publiques (RGPP)

Conventions d'écriture

- Pour le chapitre « bibliographie » : sont représentées en noir les références publiées sous couvert d'un comité de lecture et les actes de colloques. **Les autres publications sont indiquées en brun.** Les archives, rapports et documents, sous format papier ou accès via des sources Internet, en bleu.
- Les citations intégrales sont présentées entre crochets, et en police Calibri : [police Calibri], en effet, celles-ci comportent souvent elles-mêmes des guillemets « », ce qui gêne la lecture.
- Les légendes des tableaux et figures sont en police **Comic sans MS**.
- Les expressions « à priori » et « à postériori » sont écrites ici de façon francisée. Plusieurs formes existent dans la littérature, et sont autorisées. Pour plus de précisions, consulter le site du Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales.

Table des figures

Figure 1 : L'analyse du risque en protection des cultures, représentation générique → p 17

Figure 2 : Panier de fruits, détail du « Souper d'Emmaüs », Michelangelo Merisi da Caravaggio, huile sur toile, 141x1962 cm, 1602. Photo : DEA / G. NIMATALLAH → p 20

Figure 3 : Symptômes de tavelure dus à *Venturia inaequalis*, sur pommes et sur feuilles (photo Chambre d'Agriculture du Vaucluse) → p 21

Figure 4 : Taches d'œil de paon sur feuilles d'olivier
Photo Christian Pinatel, CTO → p 22

Figure 5 : Cycle biologique de *Venturia inaequalis* (Agrios, 2005) → p 24

Figure 6 : Pseudothèce de *Venturia inaequalis* écrasé, présentant des ascospores bicellulaires dans les asques. Coloration au bleu coton. Photo Bernard Rouillé → p 25

Figure 7 : Symptômes de tavelure sur feuilles de pommier, photo Chambre d'Agriculture du Vaucluse → p 27

Figure 8 : Cycle de *Fusicladium oleagineum* → p 31

Figure 9 : Feuilles endainées en vue du broyage et traitement à l'urée, station expérimentale la Pugère, photo Bernard Rouillé → p 34

Figure 10 : Schéma décisionnel du réseau de conseil « tavelure » en Provence Alpes Côte d'Azur → p 41

Figure 11 : Spatialisation du risque sur la base du modèle Septo-Lis (BSV Bretagne, N°10 du 24 avril 2012) → p 50

Figure 12 : Description d'un réseau de neurones simplifié présentant une couche d'entrée à 2 neurones et une couche de sortie à 1 neurone → p 53

Figure 13 : Logigramme décrivant temps thermique en degrés jours → p 57

Figure 14 : Courbe de maturation selon Lagarde (1988) : lors des hivers doux, l'inoculum est projeté plus rapidement → p 61

Figure 15 : Logigramme décrivant le temps thermique proposé par James & Sutton (1982b) → p 63

Figure 16 : Représentation calendaire des projections cumulées d'ascospores, site d'Avignon, de 1996 à 2013 → p 68

Figure 17 : Taux d'évolution journalier : plasticité de la fonction $R(T)$ proposée → p 70

Figure 18 : Logigramme décrivant le calcul du temps thermique pour la fonction [ABCD] → p 71

Figure 19 : Représentation graphique d'une fonction critère hypothétique ρ pour l'optimisation de deux paramètres a et b et exemples de résultats produits lors d'optimisation → p 76

Figure 20 : Spores de *Venturia inaequalis* sur lame (photo de gauche) et observation d'une spore en cours de germination (photo de droite). Source : CIRAME → p 110

Figure 21 : Piège Marchi (capot ôté). On distingue de gauche à droite la pompe, le cylindre rotatif protégé par un capot transparent, et l'installation des flexibles d'aspiration sur deux lits de feuilles (Photo Michel Giraud) → p 11

Figure 22 : Fonctions comparées du taux d'évolution journalier de l'inoculum primaire de la tavelure du pommier, établies à maturité des pseudothèces par optimisation numérique pour 2 localités, Avignon et Lanxade → p 113

Figure 23 : Fonctions comparées du taux d'évolution journalier de l'inoculum primaire de la tavelure du pommier, établies à compter du premier janvier par optimisation numérique pour 2 localités, Avignon et Lanxade → p 115

Figure 24 : Chancre à *Venturia pyrina* sur rameau de poirier, Photo Bernard Rouillé, SRAL PACA → p 171

Figure 25 : Tavelure sur poire william, photo Bernard Rouillé, SRAL PACA → p 172

Figure 26 : Projections d'ascospores de *Venturia pyrina* en 2009 à Avignon. Données modélisées (en rouge modèle NH2 poire/7 jours) et données observées (en bleu). Pour une maturité des pseudothèces au 09 mars 2009. Source CIRAME → p 173

Figure 27 : Projections d'ascospores de *Venturia pyrina* en 2014 à Avignon. Données modélisées (en rouge) et données observées (en bleu). Pour une maturité des pseudothèces au 25 février 2014. Source CIRAME → [p 174](#)

Table des Annexes

Annexe N°1 : Détails taxonomiques concernant *Venturia inaequalis* et *Fusicladium oleagineum* → [p 169](#)

Annexe N°2 : Base de présentation des logigrammes selon la norme ISO 5807 → [p 170](#)

Annexe N°3 : Tavelure du poirier et suspension de la maturation de l'inoculum lors des épisodes secs → [p 171](#)

Annexe N°4 : Optipaon, un outil d'aide à la décision permettant d'optimiser le nombre d'intervention cuprique contre la maladie de l'oeil de paon → [p 176](#)

Introduction générale

La protection des cultures contre les organismes nuisibles n'a jamais concerné autant de monde. Autrefois c'était une préoccupation des agriculteurs et des acteurs des filières agricoles. Depuis une vingtaine d'années elle préoccupe l'ensemble de la société. La mise en exergue par les médias des effets non intentionnels des pesticides en est la cause. La question de l'optimisation et de la réduction des applications de pesticides est donc un enjeu de société aujourd'hui. La connaissance des maladies (et des ravageurs), concernant leurs conditions de développement et de dissémination (épidémiologie) permet de rechercher de nouvelles méthodes de lutte et de mieux les positionner dans le temps.

L'enseignement de la phytopathologie s'articule autour du triangle de la maladie, défini par l'interaction entre le bioagresseur, l'état de la plante hôte, et l'environnement. Cette approche synthétique est évidemment réductrice : l'environnement regroupe des aspects extrêmement variés, nous distinguerons en particulier ce qui touche à l'environnement de la culture (sol, végétaux à proximité, etc.) et le climat. Si la plante est à un stade sensible, si le bioagresseur est présent dans l'environnement de la culture ou sur la culture, et si le climat est favorable, la maladie va pouvoir se développer.

Il y a 50 ans de cela, l'agriculteur pour décider de l'opportunité d'un traitement, disposait de peu d'information :

Une estimation de la maladie sur sa parcelle : absence, présence, un peu, beaucoup.

Une connaissance empirique de sa parcelle : bas fond, haies, type de sol, etc.

Une évaluation des conditions climatiques et des prévisions, très aléatoire et à très court terme (un « temps à mildiou », par exemple).

Une grande révolution a eu lieu en une vingtaine d'années, en lien d'une part avec l'amélioration des prévisions météorologiques et la multiplication des stations météorologiques, et d'autre part avec l'amélioration des connaissances sur la biologie des bioagresseurs. Mais le levier de cette révolution est l'avènement de l'ordinateur pour tous et de la démocratisation des langages de programmation. Ainsi, la modélisation permet à des programmes informatiques d'intégrer à la fois des données météorologiques et des algorithmes issus de la connaissance sur la biologie des bioagresseurs pour déterminer des risques de développement de maladies. Ces programmes fournissent une information synthétique en quelques secondes, dans des délais permettant une prise de décision rapide par l'agriculteur. Ces modèles sont ou font partie des outils d'aide à la décision (OAD).

Pour prendre la décision de réaliser un traitement phytosanitaire, l'agriculteur va typiquement s'appuyer sur trois paramètres :

- Des observations biologiques (stade phénologique du végétal, pourcentage d'organes malades, etc.).
- Des données issues de la modélisation, permettant d'évaluer le développement potentiel de la maladie (passé et avenir).
- Des données technico-économiques sur son exploitation intégrant des seuils économiques aussi-bien que sa capacité d'intervention (temps de travail, moyens de lutte...).

L'analyse de risque menant à une décision de réaliser une intervention phytosanitaire passe presque toujours par l'évaluation de deux critères :

- La présence et la quantité d'inoculum présent autour ou sur la culture. Cet inoculum, qui représente le réservoir de la maladie, peut prendre différentes formes.
- Des évènements ponctuels (dans le temps), climatiques le plus souvent, permettant à cet inoculum de se développer : les contaminations, associées à des évènements pluvieux par exemple.

Les variations concomitantes de la quantité d'inoculum et de la gravité des contaminations (liées aux évènements climatiques) constituent un élément fondamental de l'analyse des risques phytosanitaires. Ce raisonnement est illustré Figure 1. Une grande partie des OAD sont issus de modèles épidémiologiques qui peuvent être classés dans deux catégories : ceux qui par la simulation visent à estimer l'éventualité et la gravité d'une contamination, et ceux qui simulent l'évolution quantitative de l'inoculum.

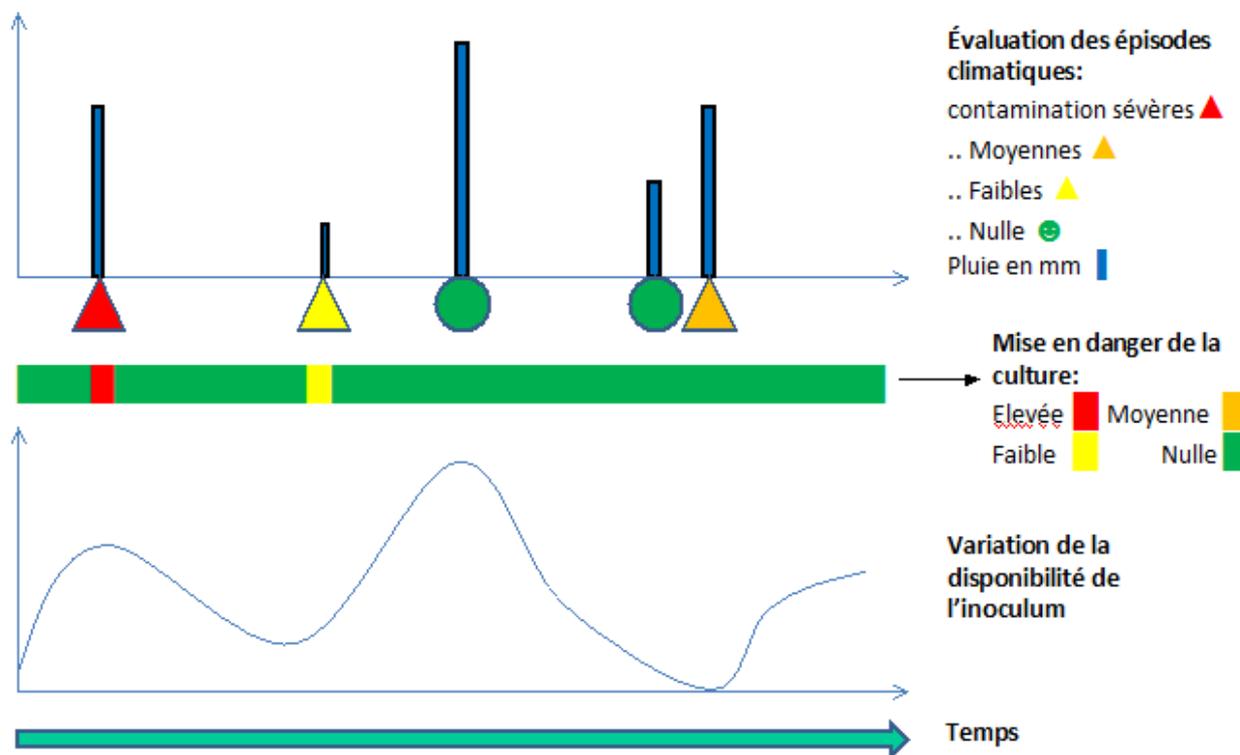


Figure 1 : Représentation générique simplifiée de l'analyse du risque en protection des cultures. L'évaluation de la situation (représentation au centre) porte simultanément sur le réservoir de la maladie (graphique du bas) et l'éventualité d'une contamination basée sur l'évaluation d'épisodes climatiques favorables (graphique du haut).

Ces modèles sont ensuite parfois combinés dans des méta-modèles, incluant parfois d'autres aspects de la production, comme le développement de la plante hôte, des aspects spatiaux, des aspects économiques, etc. On parle alors de modèles à compartiments.

Chaque bioagresseur est différent. Suivant le cas, l'importance des modèles évaluant l'éventualité d'événements (contaminations) n'est pas la même que celle des modèles décrivant l'évolution globale d'une pression épidémiologique (quantité d'inoculum), parfois les deux compartiments doivent être développés.

Le présent travail se donne pour objectif d'aborder la problématique des risques phytosanitaires sous ces deux aspects en étudiant deux champignons ascomycètes parasites des arbres fruitiers constituant des enjeux majeurs pour les filières agricoles concernées.

Le défi de ce travail est d'aborder l'acquisition de connaissances sur la biologie des champignons concernés, uniquement sur la base de données acquises sur le terrain, alors que la plupart des modèles existants ont été réalisés sur la base de connaissances établies en conditions contrôlées.

Le choix s'est porté sur la tavelure du pommier, l'une des maladies des arbres fruitiers ayant donné lieu aux plus anciens travaux de modélisation. Elle est occasionnée par le champignon parasite *Venturia inaequalis*. Cette maladie constitue l'enjeu phytosanitaire le plus important pour les arbres fruitiers en France en terme d'intrants. La tavelure du pommier se conserve¹ essentiellement dans les feuilles mortes, et présente alors une phase sexuée à la sortie de l'hiver, et les efforts de protection phytosanitaire portent essentiellement sur la neutralisation des contaminations issues de l'inoculum primaire. Dans ce contexte, les efforts sur la prévision des risques portent aussi sur cette période. Des cycles asexués s'enchaînent ensuite au cours de l'été et jusqu'à la chute des feuilles.

L'autre maladie étudiée est la maladie de l'œil de paon de l'olivier, ou tavelure de l'olivier, dont le champignon responsable, *Fusicladium oleagineum*, est phylogénétiquement proche de l'agent responsable de la tavelure du pommier. *Fusicladium oleagineum* n'a pas de forme sexuée active dans la nature et il se développe uniquement via sa forme asexuée. Ainsi la plante hôte étant à feuilles persistantes, les spores issues de cette phase asexuée peuvent donner lieu à des contaminations tout au long de l'année, si les conditions sont favorables au développement de la maladie. L'épidémiologie de cette maladie est donc radicalement différente de l'épidémiologie de la tavelure du pommier.

La présente thèse est réalisée sous la forme d'articles

¹ Les agriculteurs et leurs conseillers parlent généralement indifféremment des symptômes ou de l'agent de la maladie avec le même terme : la tavelure du pommier. En effet la présence des dégâts est directement liée à la présence de l'agent, *Venturia inaequalis*. Il en va de même pour la maladie de l'œil de paon. Ce n'est pas le cas général : l'apoplexie ou les panachures dues aux agents de l'esca n'est pas située dans les mêmes emplacements que l'agent lui-même.

Partie I : Contexte et état de l'art

Chapitre I-1 : La place du pommier et de l'olivier dans la région Provence Alpes Côte d'Azur

I-1.1 Le pommier et l'olivier dans la région PACA

Dans la région PACA, le gros de la production de pommes est regroupé dans le Comtat et la basse Durance (départements 84 et 13), ainsi que dans la zone alpine, la haute Durance et ses affluents (départements 04 et 05). La production annuelle est de l'ordre de 400 000 tonnes de pommes, pour 10 000 ha environ en 2014 (Collectif, 2015). La variété la plus représentée est Golden, pour un peu moins de la moitié de la production régionale (Collectif, 2015).

La pomme est à l'échelle nationale une production fruitière très importante (Collectif, 2015). La part de la région dans le verger de pommier français est importante (29% de la production nationale de pommes en 2012). La culture du pommier est officiellement la principale production fruitière de la région. L'enjeu représenté par la tavelure du pommier est conséquent à l'échelle régionale.

Pour l'olivier, les surfaces recensées par les services statistiques en région PACA sont du même ordre que le pommier : 10 000 ha environ. Les surfaces effectivement cultivées seraient largement supérieures à 20 000 ha (AFIDOL, com. Pers). Cette différence s'explique par la population des producteurs d'olives. En effet, les oléiculteurs professionnels sont peu nombreux, et une grande partie de la production provient de petits vergers, entretenus par des non spécialistes de l'olivier. Le terme « non spécialiste » est choisi intentionnellement, en effet, il n'y a pas que des non agriculteurs dans cette catégorie : il y a aussi beaucoup d'agriculteurs qui conduisent en plus d'autres cultures de petits vergers d'oliviers qu'ils entretiennent en amateurs. En l'absence de toute forme de déclaration des vergers des non spécialistes, il est très difficile de connaître les variétés cultivées et l'implantation des vergers pour cette culture.

I-1.2 Bioagresseurs du pommier et de l'olivier

Le pommier possède au moins quatre bioagresseurs primaires incontournables. Le champignon *Venturia inaequalis* (Cooke) G. Winter, 1875, agent causal de la tavelure du pommier et le carpocapse des pommes et des poires (*Cydia pomonella*) sont les principaux. Le champignon *Podosphaera leucotricha*, agent de l'oïdium et *Dysaphis plantaginae* le puceron cendré arrivent au second plan. D'autres bioagresseurs occasionnent des traitements, mais de façon moins systématique : *Cydia molesta*, *Eriosoma lanigerum*, *Hoplocampa testudinea*, *Panonychus ulmi* et *Quadraspidiotus perniciosus*. Cette liste n'est pas exhaustive, des bactéries font aussi partie du cortège, avec en particulier *Erwinia amylovora*, l'agent du feu bactérien.



Figure 2 : Panier de fruits, détail du « Souper d'Emmaüs », Michelangelo Merisi da Caravaggio, huile sur toile, 141x1962 cm, 1602. Photo : DEA / G. NIMATALLAH
source : [getty images](#).

La tavelure est présente depuis très longtemps en Europe, comme en témoigne l'illustration datée de 1602 (Figure 2). « Là où il y a un pommier, il y a de la tavelure » : cela pourrait être considéré comme un proverbe. Mal maîtrisée, cette maladie peut entraîner lors d'une année pluvieuse, un grand nombre de traitements sur toute la période végétative. La dégradation des fruits qu'elle occasionne peut amener à déclasser la totalité de la récolte dans le pire des cas (Figure 3).



Figure 3 : Symptômes de tavelure dus à *V. inaequalis*, sur pommes et sur feuilles (photo Chambre d'Agriculture du Vaucluse)

La protection de l'olivier est aujourd'hui moins complexe que celle du pommier : les principaux intrants phytosanitaires concernent *Bactrocera oleae*, la mouche de l'olive, et la maladie de l'œil de paon (Figure 4), causée par *Fusicladium oleagineum*. La mouche de l'olive est bien contrôlée par les producteurs professionnels, même s'il existe des inquiétudes du fait de l'interdiction des insecticides à base de diméthoate (Paquet, 2016). La maladie de l'œil de paon est également assez bien contrôlée par les producteurs attentifs au suivi de l'évolution de la maladie dans leurs parcelles, mais ils utilisent des produits cupriques, nocifs pour l'environnement de façon irréversible. Il existe d'autres bioagresseurs sur l'olivier mais qui sont de moindre importance.

L'olivier est une oléacée, il partage avec beaucoup moins d'espèces (cultivées ou non) que le pommier son cortège de bioagresseurs. La maladie invasive due à *Chalara fraxinea*, champignon parasite du frêne² est maintenant présente dans la Drôme et constitue désormais une source d'inquiétude. La bactérie *Xylella fastidiosa* qui provoque des dégâts considérables dans le sud de l'Italie est aussi potentiellement émergente. Actuellement il n'est pas possible

² Le frêne est une oléacée aussi, et d'une grande proximité botanique et physiologique avec l'olivier, en particulier ces espèces sont compatibles au greffage.

d'en évaluer les conséquences (Baker *et al.*, 2015). Pour l'instant, ces maladies, toujours non signalées sur olivier en France, n'occasionnent aucun intrant.



Figure 4 : Taches d'œil de paon sur feuilles d'olivier
Photo Christian Pinatel, CTO

I-1.3 Des couples hôte/parasite dans un contexte climatique particulier³

Le climat de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA) est de type méditerranéen : il se caractérise par une sécheresse estivale, une forte luminosité et une pluviométrie très irrégulière. Une autre contrainte vient caractériser le climat de la région : des vents forts, d'origine continentale, apportant de l'air sec (mistral).

Par exemple pour le site d'Avignon, l'ensoleillement est fort, avec 2 800 heures par an, juillet comptant à lui seul plus de 350 heures. La pluviométrie est comprise entre 650 et 700 mm en

³ source : CIRAME

plaine (900 à 1 100 mm en montagne), répartie sur 80 à 100 jours de pluie, principalement en avril-mai et septembre-octobre. Avril-mai est la période clef par rapport au développement de la tavelure du pommier et de l'oeil de paon : malgré l'idée générale selon laquelle la Provence est une région sèche, elle présente des périodes fraîches, très pluvieuses, favorables aux maladies.

Les températures moyennes journalières (établies sur 20 ans) sont comprises entre 5°C en janvier et 25°C en juillet ; les étés sont très chauds avec des pointes atteignant souvent 35°C en juillet et août alors que les hivers sont relativement froids jusqu'en plaine, avec 35 à 70 jours de gelées, le plus souvent de novembre à avril. Ces données établies sur un pas de temps long pourraient bien être compromises si on considère les années 2013 à 2016. C'est probablement une conséquence du réchauffement climatique.

L'eau est accessible grâce à des canaux d'irrigation, sans quoi les atouts climatiques (lumière, chaleur) seraient bien inutiles. Des brise-vent sont installés pour atténuer les effets négatifs des vents dominants venant du Nord : le mistral balaie la vallée du Rhône, il souffle près de 120 jours par an, 70 jours par an dans la plaine du Comtat. Les vents supérieurs à 100km/h ne sont pas exceptionnels (137 km/h en vallée du Rhône le 07/02/2015). Ces vents ne sont préoccupants ni pour le bâti ni pour la végétation, il y a une adaptation de longue date des végétaux comme des pratiques anthropiques. Cette caractéristique climatique différencie la région PACA des autres régions/pays de production où ont été réalisées des études de modélisation de la tavelure ou de l'œil de paon.

Chapitre I-2 : Biologie des champignons *Venturia inaequalis* et *Fusicladium oleagineum*

I-2.1 *Venturia inaequalis*

V. inaequalis est un champignon ascomycète haploïde⁴. Il est hémibiotrophe : la phase hivernale de son cycle est saprotrophe, et il se comporte en parasite en été (Figure 5).

⁴ détails taxonomiques en Annexe N°1

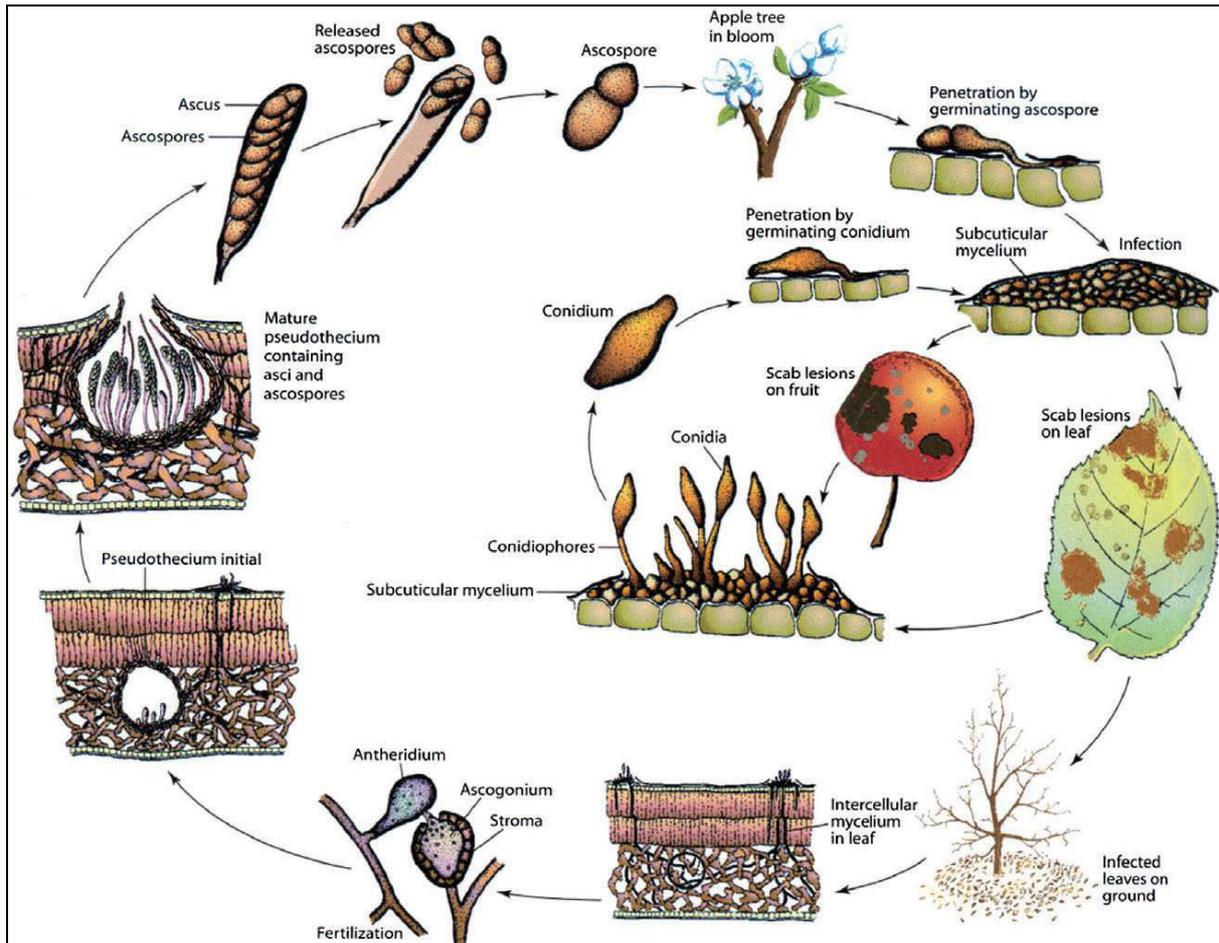


Figure 5 : Cycle biologique de *V. inaequalis* (Agrios, 2005)

V. inaequalis est inféodé au pommier. D'autres plantes hôtes sont signalées, appartenant aux genres *Sorbus*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Heteromeles*, *Kageneckia*, *Pyracantha* et *Eriobotrya* (Le Cam *et al.*, 2002 ; Sivanesan, 1977 ; Raabe & Gardner, 1972).

La fusion anthéridie-ascogone a lieu dans les feuilles mortes en hiver. Les hyphes du champignon s'organisent alors progressivement pour se différencier en pseudothèces. Des asques et des ascospores se différencient dans les pseudothèces. Huit ascospores sont produites par asques, issues de méiose et mitose. Les pseudothèces contiennent environ 120 asques, de 60 à 70 μm de long pour 7 à 12 μm de large (Figure 6). Les ascospores mesurent 12 à 15 μm de long sur 6 à 8 μm de diamètre, la couleur est vert-jaunâtre, ou brunâtre (Gadoury & Mac Hardy, 1982a ; James & Sutton, 1982a), selon les auteurs, mais l'évaluation des couleurs à cette échelle dépend beaucoup de la qualité des optiques et de la nature de l'éclairage. La forme des spores, bicellulaire et asymétrique, est par contre très caractéristique (Figure 6 et 20).



Figure 6 : Pseudothèce de *V. inaequalis* écrasé, présentant des ascospores bicellulaires dans les asques. Coloration au bleu coton. Photo Bernard Rouillé, SRAL PACA

Le pic de maturation des ascospores coïncide en moyenne avec la production des jeunes organes du pommier (Alves & Beresford, 2013), qui sont les plus sensibles à la maladie. Cette phase de maturation se conclut lors des évènements pluvieux par la projection progressive, au printemps, de l'ensemble des ascospores.

Une étape importante et difficile à évaluer est la dissémination et le dépôt des spores (ascospores ou conidies) sur la plante. Les ascospores sont projetées à une très faible distance (quelques millimètres), mais elles peuvent être transportées par le vent, sur des distances qui ne dépassent pas souvent 100 m (Aylor, 1998 ; MacHardy *et al.*, 2001). Cependant, un verger abandonné et très atteint par la tavelure peut provoquer des contaminations significatives sur un verger entretenu l'année suivante à des distances de 2 à 5 km (Aylor, 1998). Il semble donc que la distance parcourue par les spores est plus à considérer comme assimilable à un phénomène statistique que comme une barrière infranchissable de N kilomètres. La dispersion

à très grande distance est due essentiellement à des transports de matériel végétal contaminé, donc le plus souvent par l'homme (plants, fruits...).

Les études qui tentent d'inclure dans la modélisation la phase de dissémination⁵ des spores datent d'une vingtaine d'années. Xu *et al.* (1995) ont présenté un modèle à compartiments qui présageait des travaux ultérieurs plus complets intégrant toutes les phases du cycle du champignon. Parmi les modèles les plus aboutis, il faut citer ceux de Rossi *et al.* (2003) : les facteurs étudiés influençant la dissémination et le dépôt des spores sont très nombreux parmi lesquels la distance à la source d'inoculum et la direction, la force et la régularité du vent. La pluie peut favoriser le dépôt des spores, mais à l'opposé, elle peut réaliser un lessivage des spores⁶ si l'intensité de la pluie est importante. Après le transport, le dépôt des spores est lié aux conditions d'impact, de sédimentation si l'air est calme, d'humidité de l'air et de la feuille, qui vont modifier le contact feuille-spore. Le profil de la canopée va aussi modifier les conditions de dépôt.

La différence de potentiel électrique (contribuant aux forces électrostatiques) de la spore et de la feuille pourrait également constituer un autre facteur influençant la dissémination et le dépôt des spores. Sur ce dernier point, il n'y a pas de référence pour *V. inaequalis*, mais des études ont été menées sur les relations spores/surface pour d'autres espèces de champignons (Hart, 2006).

Une fois qu'une ascospore est déposée, si les conditions climatiques le permettent (Maheshwari *et al.*, 2012), la cellule basale, la plus allongée, va produire un tube germinatif qui pourra commencer la colonisation des tissus du pommier. Pour cela, la spore germée doit entrer en contact dans certaines conditions d'hygrométrie et de température (Turner *et al.*, 1986 ; Schumacher *et al.*, 2008), avec des organes sensibles du pommier, et à un stade sensible. Ce stade correspond au stade dit C-C3 (Baggiolini, 1952) ou BBCH 53-54 (Meier *et al.*, 2009), autrement appelé stade « oreilles de souris », et qui correspond pratiquement pour l'arboriculteur à l'éclatement du bourgeon et un peu au-delà.

La phase de germination des ascospores est décrite par Tomerlin & Jones (1983) et Smereka *et al.*, (1987). Le champignon s'installe alors dans les tissus de la plante hôte sous la forme

⁵ La dissémination peut aussi être étudiée par une approche de génétique des populations : Leroy *et al.* (2013). The genetic structure of a *Venturia inaequalis* population in a heterogeneous host population composed of different *Malus* species. BMC Evolutionary Biology **13**:64 ; DOI: 10.1186/1471-2148-13-64

⁶ Le mécanisme de lessivage, reconnu par dire d'expert pour *Venturia*, est bien connu pour d'autres champignons, comme les rouilles des céréales (Suffert *et al.*, 2000)

d'un stroma (structure pseudo-parenchymateuse), puis un mycélium sous cuticulaire se développe. Le champignon assure sa nutrition sans produire un haustorium. La façon dont il réalise ses échanges avec les tissus végétaux n'est pas bien connue (MacHardy *et al.*, 2001). Une fois installé dans le végétal le champignon provoque des symptômes caractéristiques sur feuilles (Figure 7) et sur fruits (Figures 3). Lorsque le mycélium est suffisamment développé, une tache circulaire se devine à la surface de la feuille, puis se développe nettement, en prenant un aspect dendritique sur sa bordure externe. Cet aspect dendritique, observé à la loupe binoculaire permet avec une quasi-certitude de distinguer la tavelure des autres maladies du pommier dès un grossissement 15 à 20 X. Avec le développement des organes, le grossissement des fruits en particulier, la zone nécrosée se fend ou se craquelle. Particulièrement inesthétiques, ces dégâts rendent les fruits impropres à la mise en marché. Cette maladie ne compromet pratiquement jamais la survie de l'arbre ni la qualité gustative du fruit s'il y a juste quelques taches tardives, mais sa fréquence élevée et les symptômes rédhibitoires qu'elle occasionne sur fruits en font une priorité phytosanitaire.



Figure 7 : Symptômes de tavelure sur feuilles de pommier, photo Chambre d'Agriculture du Vaucluse

L'étude des conditions qui peuvent donner lieu à une contamination primaire, mais aussi secondaire, a fait l'objet de très nombreuses recherches et travaux de modélisation. Les tables

de Mills (Mills, 1944) établissent le seuil critique liant la température et la durée d'humectation permettant la germination des ascospores. Ces tables, établies par des observations au verger mises en relation avec les données météorologiques, constituent une étape historiquement très importante pour la gestion de la tavelure. Elles permettent à posteriori d'estimer s'il y a eu une contamination ou pas. D'autres abaques ont par la suite été établis pour prendre en compte des conditions particulières de contamination non expliquées par les abaques précédents. Ils sont régulièrement sujets à polémiques, sans qu'ils apportent de solution universelle (Rossi *et al.*, 2006). Rossi *et al.* (2006) proposent un modèle sophistiqué décrivant un évènement contaminant non pas de façon booléenne, mais de façon quantitative. D'autres courbes de contamination ont été établies en plein champ, comme par exemple celles concernant la maladie de l'œil de paon de l'olivier (Régis, 2007). Les courbes critiques de contamination, comme les tables de Mills, dépendent des caractéristiques des parcelles supports retenues pour les établir. Dans la pratique, les conditions de température et d'hygrométrie-humectation au niveau d'un arbre ne sont pas celles d'une station météorologique. Il y a en effet une extrême variation de ces paramètres dans la canopée. Un certain nombre de questions se posent alors : quelles courbes retenir pour représenter l'arbre dans sa totalité ? Pour représenter toute la zone de production ? L'extrapolation au verger des courbes établies en milieu contrôlé est pour les mêmes raisons, sujette à caution. Pour gérer la diversité des situations, les tables de Mills ont été révisées, pour établir des courbes supplémentaires adaptées à des cas particuliers (Mills & Laplante, 1951). Des modifications ont également été proposées pour tenir compte du fait qu'en l'absence de lumière, les spores ne sont pas éjectées (Brook, 1969). MacHardy & Gadoury (1989) ont ainsi proposé des équations de contamination prenant en compte l'éclairement, les heures de nuit n'étant pas retenues pour le cumul d'heures nécessaires à la contamination. Aux basses températures, la projection des spores se trouve aussi ralentie et limitée (Stensvand *et al.*, 1997).

A partir des taches primaires issues de la contamination par des ascospores, les conidiophores vont se développer, franchir la cuticule de la feuille, et libérer des conidies (mitospores) à leurs extrémités, débutant ainsi une phase parasitaire où se déroulent de nombreux cycles de multiplication asexuée. Les conidies (qui constituent l'inoculum secondaire) sont brun pâle (avec les mêmes réserves concernant la couleur que pour les ascospores) leur longueur varie de 12 à 30 μm , et leur largeur de 6 à 10 μm au plus large et 4 à 5 μm aux extrémités (Mac Hardy, 1996). Contrairement aux ascospores, elles ne sont pas très caractéristiques. Ces

spores apiculées sont impossibles à distinguer d'autres spores au microscope, qu'il s'agisse d'ascospores de pézizes ou de basidiospores d'un quelconque mousseron. Une fois que des taches de tavelures issues des ascospores sont établies dans le verger, l'arboriculteur devra protéger les pommiers tout l'été : le champignon produira des cycles asexués. Les contaminations s'enchaînent avec une production successive de conidiophores et de conidies. Les conidiophores sont portés par des « taches secondaires » ou « repiquages ». Pour les conidies et par rapport aux ascospores, les conditions de dissémination, germination et contamination sont analogues mais pas identiques (Carisse & Dewdney, 2002).

A l'automne, le mycélium se conserve dans les feuilles mortes. L'inoculum est constitué principalement par les pseudothèces qui se développeront à partir de ce mycelium. Le champignon aurait également la possibilité de survivre à l'hiver sous la forme de mycélium dans les chancres sur le bois, les rameaux et les bourgeons, produisant des conidies en sortie d'hiver, sans passer par une phase sexuée mais cela est rare (Stensvand *et al.*, 1997). La forme conidienne sur chancre est cependant décrite et pourrait prendre de l'importance avec l'évolution du climat (Holb *et al.*, 2004). Les chancres sur rameaux pourraient être plus représentés dans les vergers d'influence océanique, mais leur incidence est faible jusqu'ici : Sur l'ensemble des bulletins de conseil agricole français en ligne sur Internet, la recherche des mots « pommier, tavelure, chancre sur rameau » ne produit aucune occurrence, même en variant la forme grammaticale. Pour le pommier, dans la mesure où les chancres à conidies sont négligeables jusqu'à ce jour en France et à plus forte raison en Provence, il y a un intérêt particulier et indiscutable à connaître et prédire au mieux le déroulement de la sporée issue de la forme de survie hivernale de *V. inaequalis* : la protection de cette période assure une certaine sécurité sur l'ensemble de la campagne.

La diversité génétique de la tavelure n'est pas nulle, les éléments relatifs à sa biologie ne sont donc pas forcément totalement homogènes dans l'ensemble des vergers. La présente thèse doit être située dans ce contexte. Rosacée originaire d'Asie du Sud-Est, le pommier (*Malus domestica* Borkh.) est une espèce qui s'est répartie dans toute l'Europe depuis l'antiquité, pour atteindre une diversité d'environ 7500 cultivars aujourd'hui (Elzebroek & Wind, 2008). Cependant, l'essentiel des surfaces correspond à quelques variétés de grande importance commerciale : Golden delicious ; Royal Gala ; Granny Smith ; Pink lady ; Akane ; Ariane...

Le champignon *V. inaequalis* aurait émergé par « host-tracking », c'est-à-dire qu'il aurait suivi l'évolution de son hôte lors du processus de domestication (Gladieux *et al.*, 2008, 2010). L'introduction des pommiers cultivés en Europe aurait favorisé des sauts d'hôtes vers les

pommiers sauvages endémiques. Cette introduction en provenance des plateaux d'Asie centrale est extrêmement ancienne, elle date probablement du néolithique. *Malus sieversii* serait l'hôte d'origine de la tavelure (Gladieux *et al.*, 2008, 2010). Des prélèvements de souches sur des pommiers domestiques et des pommiers endémiques sauvages (*M. sieversii* et *M. sylvestris*) révèlent l'existence de trois populations :

- population européenne : elle regroupe des souches isolées à la fois sur le pommier sauvage endémique, *M. sylvestris* et sur des pommiers domestiques
- population asiatique : elle regroupe de la même façon des souches isolées sur le pommier sauvage *M. sieversii*, présent en périphérie de zones anthropisées, et sur des pommiers domestiques
- population des montagnes de l'Est du Kazakhstan : caractérisée par un nombre d'allèles uniques plus important que dans les autres populations.

Les pratiques phytosanitaires coexistent avec le processus de domestication (Le Van *et al.*, 2011, 2013). Manifestement, *V. inaequalis* s'adapte aussi aux variations de son environnement phytosanitaire, malgré l'arrivée régulière de nouveaux fongicides. En 1969, moins de 10 ans après la mise en marché de la Dodine, la présence de gènes de résistance compromettait en partie son efficacité. En 1998, deux ans environ après l'obtention de l'autorisation en usage commercial, les fongicides de la famille des QoIs (Quinones Outside Inhibitors) et des strobilurines se trouvaient confrontées au même problème (Brent & Hollomon, 2007). Ce champignon est ainsi capable de devenir résistant à de nombreux fongicides et de contourner rapidement en moins de 5 ans les gènes de résistance du pommier (Parisi *et al.*, 1993, 1996 ; Bus *et al.*, 2009 ; de Vlas *et al.*, 2012 ; Le Van *et al.*, 2011, 2013). Sierotzki *et al.* (1994) montrent que les souches de tavelure présentent une forte adaptation à leur hôte. Une inoculation artificielle d'un mélange équilibré de trois souches chacune caractéristique de trois variétés de pommier est réalisée sur ces mêmes trois variétés. Au bout de trois cycles de reproduction asexuée, un seul isolat est retrouvé sur chaque variété. Cet isolat est identique à l'isolat original de chacune des variétés. Cela met en évidence l'excellent fitness des souches adaptées à chaque variété.

Il est très important de tenir compte des éléments ci-dessus relatifs à la plasticité génétique de la tavelure du pommier. En effet, au regard de toutes les publications qui existent sur la tavelure, force est de constater que les modélisateurs cherchent à transposer des modèles « le plus universel possible », mais il est légitime d'envisager que des souches « territoriales »

pourraient bien avoir des différences génétiques se traduisant par des besoins en température ou en hygrométrie différents par exemple.

I-2.2 *Fusicladium oleagineum*

L'agent responsable de la tavelure de l'olivier, *Fusicladium oleagineum*⁷ est une espèce fongique très proche génétiquement de la tavelure du pommier (Schuber *et al.*, 2003). C'est un champignon qui a été très peu étudié au niveau international : 34 références sur ce champignon sont référencées sur le Web of Science (interrogation le 27/03/2017 avec les mots clés «*Fusicladium oleagineum* or *Spilocaea oleagina* » sur la période 1956-2017).

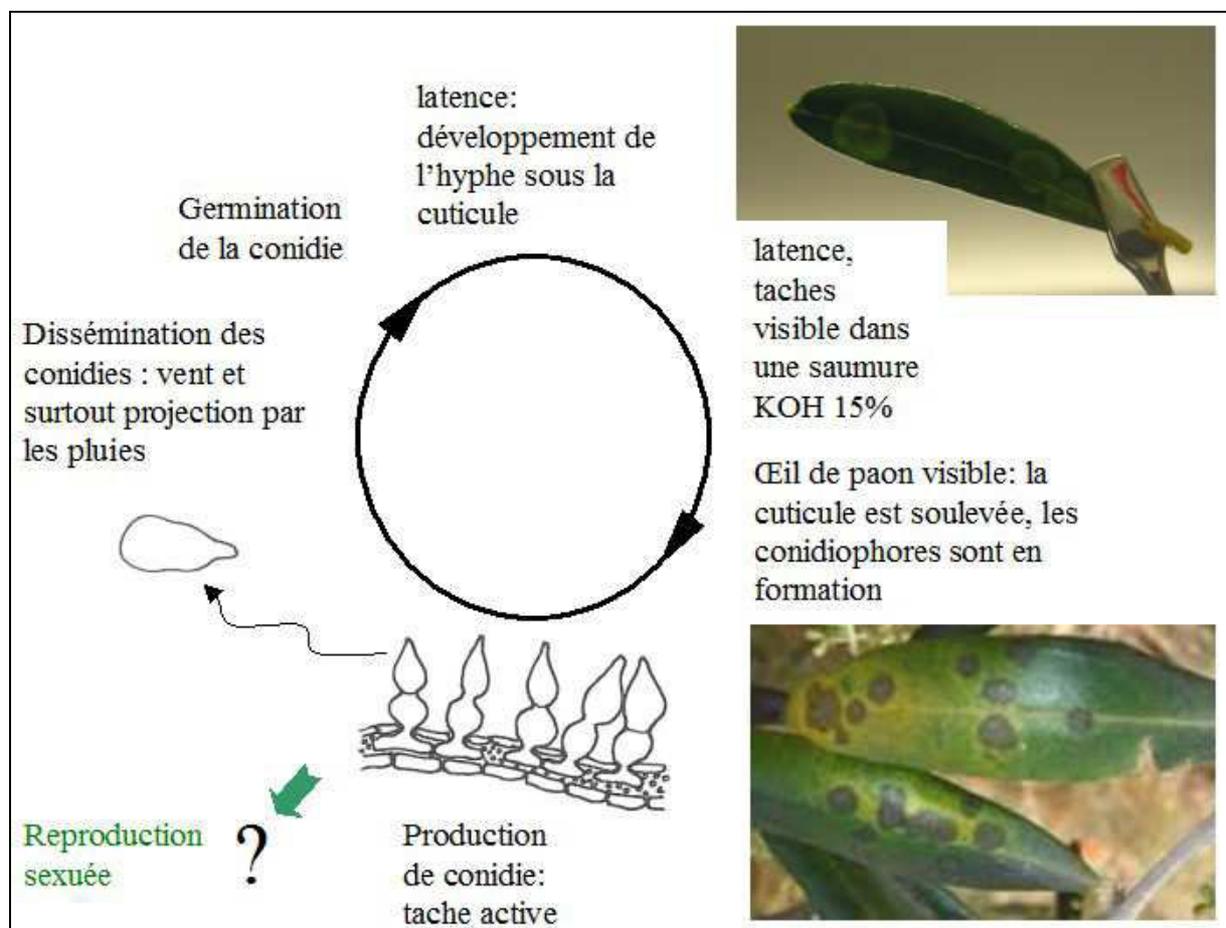


Figure 8 : Cycle de *Fusicladium oleagineum*

Les connaissances disponibles décrivent un cycle biologique très différent de l'agent de la tavelure du pommier, *V. inaequalis*. En effet, *F. oleagineum* n'est connue que par sa forme

⁷ détails taxonomiques en Annexe N°1

asexuée (Obanor *et al.*, 2010). Les feuilles présentant les taches ocellaires caractéristiques de la maladie (Figures 4 et 8) portent des conidiophores supportant des chaînettes de mitosporos. Les feuilles mortes, tombées au sol n'ont rapidement plus de rôle épidémiologique (Guechi & Walid, 1994). Viruega *et al.* (2013) confirment ce résultat : les feuilles mortes et l'inoculum sont rapidement dégradés, et le transport des spores ne se fait qu'à très courte distance en moyenne (moins de deux mètres). Ils montrent cependant que, sur trois campagnes, en positionnant des lames à proximité immédiate de l'inoculum, il peut rester producteur de conidies viables pendant plus de quarante jours, dans des conditions particulières. Cet inoculum pourrait donc participer à la dissémination de l'espèce (mistral ?). L'inoculum peut donc être estimé à tout moment en évaluant l'intensité et la fréquence des taches de la maladie. Pour gérer la maladie, Il est primordial de connaître les conditions de contamination et de latence de la maladie. La contamination a lieu essentiellement pendant les pluies (Loussert & Brousse, 1978). Les conditions de contamination ont été établies au laboratoire. Elles sont liées à des durées d'humectation à différentes températures (Viruega *et al.*, 2011). Une étude montre qu'on peut approcher les conditions de contamination à l'aide des données pluviométriques, des températures et des hygrométries (Régis, 2007). Les données concernant la durée d'incubation ont donné lieu à peu de publications, et celles-ci contiennent des données indicatives ou fragmentaires (Chen & Zang, 1983, Graniti, 1993) aucune ne propose un modèle de latence. Il est donc nécessaire de perfectionner les connaissances relatives à l'incidence des conditions climatiques sur la contamination et l'incubation de *F. oleagineum*, dans le prolongement des travaux de Régis (2007).

Chapitre I-3 : Gestion et stratégies de contrôle de la tavelure du pommier

En Provence, le conseil officiel de protection des vergers (Filleron *et al.*, 2006), donne la priorité aux méthodes agronomiques, à la prophylaxie et aux méthodes alternatives, nous suivrons la même démarche ici, en commençant même par la méthode psychologique.

I-3.1 Tolérer quelques taches sur les fruits

Une tolérance plus élevée aux traces de tavelure par les acheteurs de pommes pourrait permettre d'alléger la lutte contre *V. inaequalis* (collectif, 2009b). Il ne s'agit pas à proprement parler d'une méthode de lutte, mais il faut avoir à l'esprit que le niveau de tolérance « zéro » vis-à-vis des taches sur fruits qui est de mise dans la distribution (GMS),

est responsable en partie de l'Indice de Fréquence de Traitement (IFT⁸) élevé contre cette maladie. L'émergence de résistances de *V. inaequalis* aux fongicides va de paire avec une sur-utilisation des fongicides. La mesure de base pour limiter la progression de gènes de résistance est la réduction du nombre annuel d'utilisation de pesticides (anonyme, 2017). Une tolérance à quelques taches, par exemple un seuil de 1%, ou même inférieur, inciterait à moins traiter sans prendre de risque inconsidéré. La norme dans l'UE pour qu'une pomme puisse être mise en marché est un seuil de 2.5 cm² par pomme⁹, ce qui est peu contraignant. Une tache de tavelure reste superficielle et ne modifie pas la qualité gustative d'une pomme si elle atteint un calibre commercial.

Le tri par le producteur est une pratique qui peut amener à l'acceptation d'un petit pourcentage de fruits dégradés. L'essor de la robotisation et de l'analyse d'image pourrait bien à l'avenir lui donner plus d'importance, à condition que les dégâts entrent dans une fourchette acceptable du point de vue technico-économique. Le seuil économique peut être évalué par le producteur lui-même en fonction des¹⁰ prix de vente escompté et des coûts sur sa propre exploitation. L'établissement de ce seuil doit tenir compte du coût de gestion des invendus et/ou des fruits déclassés liés à la maladie (manque à gagner commercial lié au volume manquant dans le chiffre d'affaire), ainsi que du coût lié à la protection phytosanitaire..

I-3.2 Lutte génétique

L'utilisation de variétés moins sensibles est une piste prometteuse pour la gestion intégrée de la tavelure, cependant, les cultivars très tolérants (Ariane, par exemple) ne sont pas adaptés à l'exigence actuelle du marché (Brun *et al.*, 2009) : [Réussir à capter 1% du marché est déjà une réussite. Cependant, cela reste un marché de niche] (Hocdé & Laréo, 2014). Un des défauts communs à la plupart des variétés tolérantes est l'épaisseur et la dureté de l'épiderme. Dans le même temps, la tavelure contourne progressivement la résistance (Le Van *et al.*, 2011, 2013).

Les règles du marché ne sont actuellement pas favorables à ces variétés. Les gains annuels, de l'ordre de 200€ par hectare d'économie de traitement, sont accompagnés par une perte liée au moindre rendement de la variété de l'ordre de 5000€ par hectare de verger de pommier

⁸ voir glossaire

⁹ Règlement d'exécution N°543/2011 de la commission du 7 juin 2011

¹⁰ Les prix de vente par catégorie de fruits : calibres et qualité

(Sauphanor & Dirwimmer, 2009). D'après ces auteurs, ces variétés nécessitent toutefois de positionner correctement quelques traitements fongicides.

I-3.3 Mesures prophylactiques

La réduction de l'inoculum primaire

Une pratique relativement coûteuse consiste à exporter et gérer ailleurs les feuilles mortes (aspirateurs, compostage poussé ou brûlage). Une autre pratique moins coûteuse consiste à faciliter la dégradation des feuilles mortes sur place dans la litière par andainage, broyage et/ou apport d'urée (Figure 9). Ces techniques se développent actuellement (Collectif, 2013).



Figure 9 : Feuilles andainées en vue du broyage et traitement à l'urée, station expérimentale la Pugère, photo Bernard Rouillé, SRAL PACA

Si ces méthodes réduisent l'inoculum du champignon, donc la pression parasitaire (fréquence et intensité des dégâts) elles ne l'éliminent pas totalement pour autant. Ces méthodes réduisent les risques d'émergence de résistance du fait d'une réduction de la population du champignon. Elles permettent aussi de mieux gérer les dates de traitement, les risques devenant suffisamment faibles pour alléger la protection en début et fin de période de projection des ascospores. Ces méthodes ne permettent cependant pas de s'affranchir totalement de la protection contre l'inoculum primaire. La modélisation de la dynamique de la sporée primaire permet de prévoir le pourcentage du stock de spores qui peuvent être

projetées entre deux dates. C'est donc un outil qui permet d'envisager de réduire sur une base objective « la fenêtre de traitement », en prenant un risque « raisonnable » pour des parcelles dont l'inoculum a été réduit.

L'épuisement de l'inoculum primaire

L'aspersion d'eau permet de simuler une pluie, et occasionne des projections d'ascospores. Ce phénomène est utilisé comme moyen d'épuisement de l'inoculum hivernal dans certaines zones de production (zone haute Durance et affluents en particulier). Si on provoque la projection des spores par humectation de la litière, à des périodes où les conditions météorologiques sont défavorables aux contaminations des arbres, on contribue à réduire le stock de spores viables disponibles pour les pluies contaminantes ultérieures. Cette technique nécessite aussi une connaissance fine des périodes de risque et de la biologie de la maladie. Dans les mêmes secteurs géographiques, l'aspersion est par ailleurs utilisée dans la lutte contre le gel, entraînant un lessivage des traitements et une augmentation des fréquences de traitement (IFT). Cette méthode de lutte est relativement peu répandue géographiquement : des articles de référence dédiés à la protection du pommier contre la tavelure par des méthodes non fongicides ne la citent pas (Carisse & Dewdney, 2002, Creemers & Van Laer, 2006).

I-3.4 Stratégies chimiques et gestion de la campagne de lutte

La stratégie de protection du verger contre la tavelure à l'aide des fongicides ne se limite pas à utiliser des pesticides à une cadence donnée. Réduire le nombre d'intervention et/ou avoir une bonne maîtrise sanitaire du verger n'est pas simple, et des échecs sont constatés chaque année. La protection s'inscrit dans un contexte d'évaluation du risque, où l'observation à différentes dates de la campagne et la connaissance approfondie du mode d'action des produits sont indispensables.

Estimation de l'inoculum hivernal

L'inoculum hivernal peut être évalué en automne en appliquant des protocoles bien établis pour mesurer le nombre d'ascospores par mètre carré, ou « Potential Ascospore Dose » (PAD, MacHardy *et al.*, 1993). Cela donne une petite liberté pour la date de début et de fin de protection si le PAD est faible. Des règles de décision permettent aussi de mettre en oeuvre des stratégies « stop » basée sur le franchissement de seuils de risques (différentes courbes analogues aux courbes de Mills). Les prises de risque doivent être faibles : le plus important

est d'aborder l'été (à la fin des contaminations primaires) avec un verger le plus propre possible vis-à-vis de *V. inaequalis*.

La lutte chimique

Stratégie de protection préventive

Aux rares exceptions près, réunissant tous les critères défavorables à la maladie¹¹, l'application préventive de traitements fongicides est la stratégie de lutte incontournable (qu'on soit en agriculture biologique ou conventionnelle). Les interventions par pulvérisation de produits phytopharmaceutiques sont nombreuses pour les deux types de production (Holb, 2006). La pulvérisation de fongicides permet de protéger les organes végétaux contre les nouvelles contaminations.

La stratégie de lutte la plus classique peut être résumée comme suit :

[Les stratégies de traitement (recommandations données par la Note Nationale Tavelure Ctifl, Inra, SRPV) reposent essentiellement sur des traitements préventifs réalisés juste avant les périodes à risque (définies par des modèles épidémiologiques), pouvant être complètes par quelques traitements curatifs selon les conditions spécifiques de la période de contamination. L'objectif de cette stratégie est d'éviter une contamination au cours de la période de contamination primaire afin d'éviter l'apparition de dégâts sur fruits. En l'absence de symptômes sur les feuilles et les fruits en fin de contamination primaire, la protection est arrêtée au cours de la période estivale] (Collectif, 2009a).

Au 17-09-2014 (<http://e-phy.agriculture.gouv.fr/>) il y avait en France 276 spécialités anti-tavelure autorisées. Au premier juillet 2015, dernière mise à jour ministérielle d'E-phy, ce nombre était de 228. C'est l'usage comportant le plus grand nombre de spécialités autorisées sur pommier devant l'usage « chenilles foreuses de fruits » avec 158 spécialités autorisées et qui inclut l'usage carpocapse des pommes. Ce chiffre peut être considéré comme un indicateur de l'enjeu économique représenté par la maladie. La gamme de produits utilisables est très large. On trouve notamment des produits de contact très peu coûteux, comme le cuivre ou le mancozèbe. Les firmes phytosanitaires sont nombreuses sur ce créneau, souvent avec des clones commerciaux (même matière active, même formulation, présentée avec des packagings et des noms différents). Une stratégie **préventive** de lutte chimique consiste à positionner systématiquement les traitements avant les épisodes pluvieux, sans savoir si ceux-

¹¹ parcelle bien ventilée, climat peu favorable à la tavelure, variétés peu sensibles, mise en œuvre de mesures prophylactiques, clientèle tolérante...

ci engendreront une contamination. Cette stratégie, si elle est bien conduite, doit permettre de garder un verger sain, sans utiliser des produits phytosanitaires ayant une capacité de rattrapage importante. Le «délai de rattrapage» correspond à la capacité du produit d'interrompre une contamination, il est donc à considérer en théorie à compter du début de la contamination, mais en pratique, cet instant est bien impossible à établir pour le producteur, et c'est le début de la pluie contaminante qui est pris en compte par précaution.

Elle évite d'exposer des effectifs importants du champignon à une forte pression de sélection. L'arboriculteur doit veiller à ne pas utiliser des spécialités pour lesquelles une résistance est avérée, surtout en période de risques élevés.

La stratégie « stop », alternative à la protection préventive

La stratégie « stop » consiste à positionner les traitements dans l'urgence, après une pluie, au vu des données de modélisation. Le même résultat peut être obtenu manuellement à l'aide des tables de Mills et des données météorologiques. Le traitement des contaminations doit avoir lieu avant que le champignon ne soit à l'abri dans la feuille. En effet, il n'y a pas de vrais produits curatifs, et l'intervention « curative » est favorable à l'apparition de résistances : les effectifs du champignon sont en effet tels que statistiquement les chances de sélectionner un variant résistant ou plus tolérant sont élevées (Brun *et al.*, 2007). Les résistances gagnent du terrain : après l'apparition de la résistance à la dodine, aux benzimidazoles, aux inhibiteurs de la biosynthèse des stérols et aux inhibiteurs de la respirations (QoI 'quinone outside inhibitors') (Quello *et al.*, 2010 ; Koller *et al.*, 2004), d'autres résistances se développent et se développeront.

Plusieurs facteurs compliquent la situation des stratégies « stop » : d'une part une chaîne de décision très efficace est nécessaire (données météo – modélisation - information), d'autre part il faut avoir aussi la capacité de traiter des grandes surfaces dans un délai très court après le début de la contamination. L'utilisation des capacités de rattrapage nécessitent de connaître parfaitement les familles chimiques utilisées. Les durées de rattrapage ont été validées par les firmes phytosanitaires et répercutées dans les fiches officielles de conseil destinées aux arboriculteurs. Ces fiches sont diffusées par les acteurs du conseil (Chambres d'Agriculture, Centres d'Etude Techniques Agricoles, Groupements de Développement Agricole...). Elles sont conformes par exemple en PACA au Guide de protection fruitière intégrée (Filleron, 2016). Les délais de rattrapage ont aussi été progressivement confirmés par la pratique, en accumulant des références sur les échecs de protection. Les capacités de rattrapage sont de :

- 96 heures pour les IBS (inhibiteurs de la biosynthèse des stérols), qu'il faut utiliser avec modération en raison des risques de résistance. Leur efficacité est par ailleurs remise en cause si la température s'abaisse en dessous de 12°C (Filleron, 2016), ou 15°C pour assurer une marge de sécurité¹².
- 48 heures pour les pénétrants dont la dodine, les anilopyrimidines et les strobilurines,
- 24 heures pour les produits de contact excepté le dithianon (32 heures).

Enfin, cette pratique restreint le choix des produits suivant la rapidité de l'intervention. Comme indiqué plus haut, cette stratégie favorise les résistances : dès que des taches sont visibles dans la parcelle, cette méthode doit être abandonnée. D'un côté elle réduit les IFT (et encore, seulement dans les régions où les pluies occasionnant des contaminations sont rares), de l'autre sa mise en oeuvre est à la fois délicate et risquée. Il faut noter aussi qu'une stratégie préventive ne dispense pas parfois de renouvellements de traitement en urgence avec des produits de type « stop » lors d'épisodes pluvieux prolongés occasionnant des lessivages. Lorsque des périodes de pluies quasi continues surviennent sur plus d'une semaine, comme au mois de mai 2008, les stratégies « stop » sont en échec, et les autres en grande difficulté.

Le Contrôle visuel en fin des contaminations primaires

Dans la mesure où une protection efficace a été appliquée sur la période des contaminations primaires, il n'est généralement plus nécessaire d'intervenir pour la suite de la campagne. A cette période, l'arboriculteur est toutefois dans l'obligation de vérifier l'absence de symptôme tavelure s'il veut suspendre sa protection phytosanitaire. L'enjeu économique est très élevé pour son exploitation. Le producteur peut se contenter d'un tour de parcelle minutieux, mais des protocoles d'observation standardisés peuvent être mis en place. L'échantillonnage séquentiel est particulièrement adapté : il permet de s'arrêter d'échantillonner quand un nombre suffisant d'observations est réalisé pour évaluer le niveau d'infestation en y associant une estimation statistique de l'incertitude sur la mesure réalisée (Vaudor, 2011). Meloche (2006) a développé cette stratégie d'observation sur la répartition spatiale de la maladie et l'évaluation de l'infestation à la parcelle. Cette stratégie permet d'économiser au mieux le temps de surveillance nécessaire pour connaître l'état d'un verger ayant un niveau faible d'infestation, avec une incertitude acceptable. Un nombre de feuilles tavelées par pousse de 0.05 doit permettre de ne pas dépasser 1% de fruits tavelés à la récolte (Meloche, 2006). Par

¹² Comme fiche très synthétique, le document en ligne suivant peut être recommandé :

http://www.languedocroussillon.chambagri.fr/fileadmin/Pub/CRALR/Internet_CRALR/Documents_internet_CRALR/FICHES_SUD_ARBO_2010-2011/SudA10Fich18-StrategieTavelurePomPoir.pdf

exemple, si après avoir observé 10 pousses, on voit deux feuilles tavelées, on peut interrompre le comptage : en effet, on peut affirmer qu'il y a 9 chances sur 10 pour que le taux de contamination de 0.05 feuilles tavelées par pousse soit franchi sur la parcelle. Autre exemple, si au bout de 60 pousses observées, aucune tache n'est observée, on peut arrêter de compter : le seuil n'est pas franchi. Cette méthode ne dispense pas d'aller surveiller des zones particulièrement sensibles dans une parcelle, et qui pourraient faire l'objet d'une gestion spécifique.

Le cas de l'agriculture biologique

La lutte ne se démarque de ce qui a été présenté ci-dessus que par les familles chimiques qu'elle utilise, qui doivent être autorisées en agriculture biologique. La liste des substances actives utilisables est très courte : le cuivre, comme produit de contact préventif ou pour son effet « stop », le soufre mouillable en préventif, la bouillie sulfo-calcique (selon les cahiers des charges des exploitations) pour son effet « stop ». Les conditions d'application sont très contraignantes, nous ne détaillerons pas ces dernières. Pour plus de précisions, consulter le Guide 2016 de protection fruitière intégrée (Filleron *et al.*, 2016). Le segment de marché concerné par l'agriculture biologique permet parfois de mieux mettre en œuvre les mesures prophylactiques. D'autre part, une plus grande tolérance du consommateur, un prix de vente (parfois) plus élevé, et une acceptation de variétés tolérantes permet potentiellement de limiter les traitements.

L'intérêt d'un modèle n'est pas moindre dans le cadre de l'agriculture biologique (Jamar *et al.*, 2009).

I-3.5 Organisation de la protection phytosanitaire contre la tavelure en Provence-Alpes-Côte d'Azur

En PACA, le réseau de Production Fruitière Intégrée¹³ (PFI), et le réseau de surveillance biologique du territoire¹⁴ en PACA s'appuient sur un dispositif et des conseillers expérimentés en place depuis de nombreuses années pour informer des risques tavelure selon la procédure présentée Figure 10. Les données météorologiques sont acquises ou collectées par le Centre d'Information Régional Agro-Météorologique et Economique (CIRAME¹⁵). Un agent du CIRAME réalise les observations microscopiques pour déterminer la maturité des

¹³ Pour plus de détails sur le réseau PFI, voir le Guide 2016 (Filleron *et al.*, 2016)

¹⁴ Le Réseau de Surveillance Biologique du Territoire est organisé aujourd'hui dans le cadre du déploiement du plan Ecophyto, axe n°5

¹⁵ 779 Chemin de l'Hermitage, 84200 Carpentras

pseudothèques de *V. inaequalis* et pour effectuer le suivi des projections d'ascospores au microscope sur lames. Cette personne met en œuvre un modèle de prévision des risques via la plate-forme Internet INOKI du CTIFL pour les modèles fruits et légumes. Ensuite elle transmet les résultats de prévision à l'animatrice du réseau de surveillance biologique du territoire PACA filière arboriculture. Cette dernière réalise l'analyse de risques et les bulletins de prévision, et partage son analyse lors des réunions du réseau « arboriculture fruits à pépins » à la station d'expérimentation « La Pugère¹⁶ ». Après chaque pluie, le CIRAME met en œuvre les règles de décisions permettant d'évaluer l'occurrence d'une contamination (courbes de Mills). Ensuite il réalise et diffuse (sur abonnement) des bulletins d'information pour des stations météorologiques, en indiquant « contamination » ou « non-contamination », cela dans un délai très court compatible avec les besoins des arboriculteurs. Ceux-ci peuvent ainsi mettre en œuvre une stratégie « stop » comportant des traitements non systématiques, avec des spécialités ayant une « capacité de rattrapage¹⁷ » suffisante.

¹⁶ Station d'expérimentation La Pugère, Chemin de la Barque, 13 370 Mallemort

¹⁷ au sens indiqué au chapitre sur les produits anti-tavelure : nombre d'heures à partir du moment de début de la contamination qui permet à un produit d'avoir un effet stoppant sur le champignon.

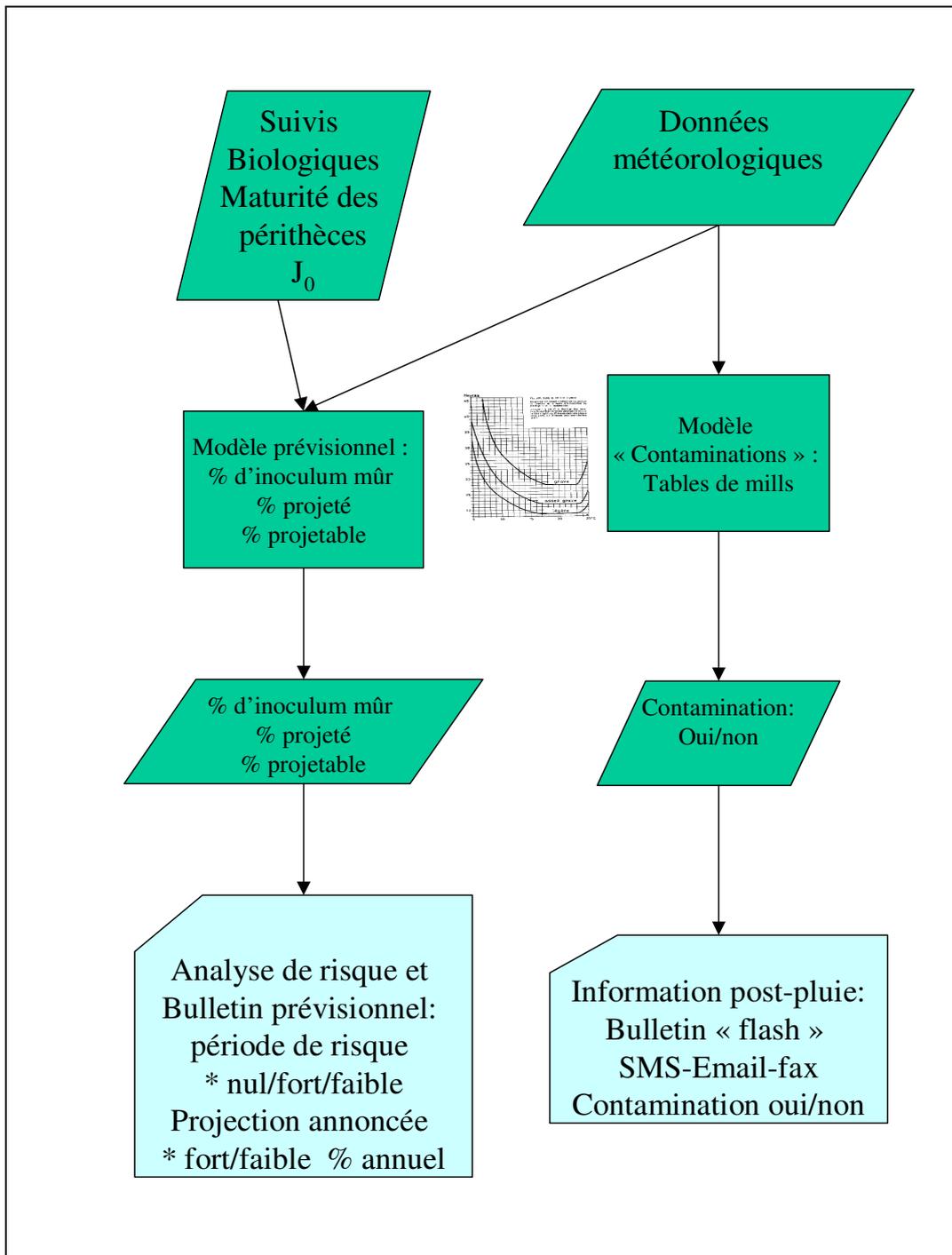


Figure 10 : Schéma décisionnel du réseau de conseil « tavelure » en Provence Alpes Côte d'Azur (voir si besoin nomenclature des logigrammes, Annexe 2)

Chapitre I-4 : Gestion et stratégies de contrôle de la tavelure de l'olivier

L'œil de paon n'est pas, en France, une maladie pouvant se développer rapidement et affaiblir économiquement une exploitation. Si elle est négligée, elle peut cependant aboutir progressivement à de sévères défoliations, qui au final auront un effet sur la photosynthèse, la croissance, et finalement le nombre de fleurs et leur nouaison.

I-4.1 Essentiellement un impact sur le feuillage

L'augmentation du nombre de taches sur feuilles entre deux cycles de contamination est le plus souvent assez modeste, souvent de l'ordre d'un facteur deux pour atteindre rarement des facteurs dépassant 15 (Régis, com. pers.). Cela est cependant sans rapport, par exemple, avec le facteur multiplicatif du nombre de tâches pour le mildiou du melon qui est de 100 000 (Jacquin, com. pers.).

Les taches d'œil de paon se développent rarement en Provence sur les olives alors que dans d'autres situations climatiques, comme la Nouvelle Zélande (Obanor, 2008) des dégâts sur fruits ou pédicelles occasionnant des chutes de fruits existent.

La stratégie de gestion de la maladie la plus largement utilisée découle de ces deux caractéristiques : pas de dégâts sur fruits, et dégradation progressive de la capacité de photosynthèse. L'absence de symptôme n'est pas un objectif pour les producteurs. Il s'agit seulement de ne pas trop impacter la photosynthèse par un fort recouvrement du feuillage par des taches. Un seuil de 10 % de feuilles touchées par au moins une tache est considéré comme tolérable en Provence par le réseau des conseillers oléicoles¹⁸. Quand ce seuil est atteint dans une parcelle et que les bulletins de conseil (voir Infolive sur le site internet de l'AFIDOL, <http://afidol.org/>) annoncent un risque fort sur la période, généralement au printemps et à l'automne, des applications de fongicides permettent de réguler la maladie pour la ramener progressivement au dessous du seuil indiqué lorsque les vieilles feuilles tachées seront tombées.

¹⁸ guide annuel mis à jour sur le site de l'AFIDOL :

<http://afidol.org/wp-content/uploads/2017/01/2017-Guide-protection-raisonnee.pdf>

Les bulletins de conseil s'appuient sur des Outils d'aide à la décision, dont OPTIPAON (Roubal *et al.*, 2014) réalisé au cours de la présente thèse (article présenté en Annexe 4), et sur des modèles épidémiologiques, qui sont le cœur de la présente thèse. Le risque est considéré comme fort quand, sur le récent historique, de nombreuses contaminations en cours d'incubation vont bientôt s'exprimer par une vague de nouvelles taches actives, et que la météorologie continue de prévoir des épisodes potentiellement contaminants.

I-4.2 Méthodes alternatives à la lutte chimique

Les variétés d'olivier n'ont pas toutes la même sensibilité à l'œil de paon. Cependant, en France, aucun travail scientifique n'a été entrepris pour classer les variétés selon leur niveau de sensibilité, contrairement à beaucoup d'autres pays comme l'Afrique du Sud et l'Iran par exemple (Msimango, 2015 ; Sanei & Razavi, 2011). Des connaissances par dire d'expert existent: la picholine du Languedoc est par exemple reconnue comme très peu sensible. Il y a cependant un problème majeur pour exploiter ces caractéristiques : les exigences des appellations contrôlées ne donnent pas beaucoup de liberté sur des territoires importants. Pour l'appellation d'Origine Contrôlée « Olive de la vallée des baux », par exemple, la variété Picholine du Languedoc, n'est autorisée qu'à concurrence de 10% maximum.

La prophylaxie permet de limiter le développement de la maladie. Les conditions nécessaires à la contamination permettent de déduire qu'une taille organisant le feuillage pour maintenir une bonne aération doit être réalisée. Il faut aussi veiller à l'absence de branche inutile trop basse servant de réservoir d'inoculum. La gestion de l'humidité du sol, la maîtrise de l'irrigation sont aussi, par déduction, des facteurs très importants.

I-4.3 Protection chimique

Quand un traitement s'avère indispensable, la grande majorité des producteurs utilise un composé cuprique, qu'il soit producteur conventionnel ou en agriculture biologique. D'autres matières actives (mancozèbe, krésoxim-méthyl) sont autorisées, mais pour plusieurs raisons elles restent marginales en termes d'utilisation. Le mancozèbe est une substance phytopharmaceutique qui agit par contact, elle est préventive, sans avantage sur le cuivre, tout en ayant des effets défavorables sur les auxiliaires (une application autorisée par an maximum). Le krésoxim-méthyl est fortement exposé aux risques de résistances (trois applications autorisées par an maximum). Il a un intérêt particulier pour son action curative, appliqué rapidement après une pluie non protégée, ou à l'approche de la floraison (moins phytotoxique que le cuivre).

Les oleiculteurs préfèrent généralement utiliser le cuivre, spécialité autorisée en agriculture biologique. Il peut persister sur le feuillage pendant plus d'un an (Teviotdale *et al.*, 1989). Ce produit bénéficie aussi d'actions secondaires intéressantes sur d'autres parasites de moindre ampleur (bactérioses, par exemple) qui sont contrôlés ainsi ponctuellement.

Chapitre I-5 : Impact de la lutte anti-tavelure sur l'environnement

Trois matières actives sont autorisées en France pour la lutte contre la tavelure de l'olivier (source Anses). En moyenne les oliveraies bénéficiant de conseils reçoivent de l'ordre de deux interventions à base de cuivre par an (AFIDOL, com. pers.) pour lutter contre *Fusicladium oleagineum*. En raison des incertitudes évoquées plus haut sur les surfaces en production (chapitre I.1), et sur les stratégies suivies par les amateurs, il est difficile de connaître exactement les quantités de cuivre utilisée pour protéger les oliviers. Le cuivre est cependant un métal qui s'accumule de façon irréversible dans les sols. Dans notre contexte, il s'agit d'espaces fragiles, où l'olivier est bien la souvent la seule culture envisageable, du fait de déficits hydriques très forts.

En France, de nombreux produits sont autorisés pour lutter contre la tavelure du pommier. Malgré toutes les précautions d'utilisation, les produits ne sont pas complètement inoffensifs et sélectifs : ils n'ont pas une spécificité telle qu'ils n'aient d'action que sur la tavelure. Par exemple, le thirame, autorisé sur maladies du feuillage chez le pommier dans le nouveau catalogue des usages¹⁹, était ciblé à l'origine comme inhibiteur de l'alimentation des chenilles. Cette substance phytosanitaire dispose de 37 AMM (au 27 octobre 2015), des actions fongicides pour l'essentiel, mais quand même trois AMM comme répulsif corbeaux. Ce produit était utilisé autrefois comme répulsif pour les lièvres, lapins, cerfs, chevreuils, rats musqués, sous le nom de Cunitex (Bailly & Dubois, 1978).

La protection contre la tavelure du pommier est la principale cause d'emploi de fongicides sur pommier. Au Québec, Meloche (2006) rapporte 8 à 12 traitements par an, soit 45% des interventions phytosanitaires appliquées au pommier.

Les références qui confirment cet état de fait sont très nombreuses, il est par exemple estimé que 75% des pesticides utilisés sur pomme sont ciblés sur les maladies fongiques, dont 70%

¹⁹ Le nouveau catalogue des usages peut être téléchargé à l'adresse Internet : <https://info.agriculture.gouv.fr/gedei/site/bo-agri/instruction-2015-253>

visent la tavelure (Creemers & Laer, 2006). Dans les vergers plus secs et chauds (donc dans la zone de production PACA par exemple), les insecticides constituent une part nettement plus importante du fait de la possibilité de développement de trois générations de carpocapse des pommes sur les variétés tardives (et cela assez récemment, en raison du réchauffement climatique). Cependant, la tavelure est indiscutablement la première source d'intrants fongicides en verger de pommier.

Pour s'en tenir à des données françaises, les IFT oscillent entre 8,7 (établie sur 26 séries de données entre 2005 et 2007 dans les Bouches du Rhône) et 22 pour la tavelure, pour des parcelles conduites de façon conventionnelle sur des variétés comme Golden delicious. Pour les 9 séries acquises dans le Sud-Ouest et le Val de Loire, l'IFT tavelure dépasse toujours 14 (Collectif, 2009b). Pour une variété comme Ariane, variété INRA résistante à la tavelure, l'IFT fluctue entre 1 et 14 (collectif, 2009b). En 2011 (Collectif, 2016) on dénombre 21 traitements contre la tavelure en moyenne, soit près de la moitié de l'ensemble des traitements.

Dans la région Midi-Pyrénées, une enquête permet d'évaluer l'utilisation des anti-tavelures en verger de pommier (Collectif, 2008). Les 4 substances actives les plus utilisées sur les cultures (respectivement entre 9% et 12,5% des substances actives utilisées) sont les produits anti-tavelure suivants :

- Dithianon (Quinones),
- Captane (IDM),
- Mancozèbe et thirame (dithiocarbamates)

Les substances actives employées aujourd'hui contre la tavelure ne dépassent pratiquement jamais les seuils de résidus retenus pour la mise en marché (LMR). Dans notre zone d'étude, ces matières actives (ou leurs métabolites) sont très peu retrouvées aussi dans les eaux, comme en témoignent les Atlas régionaux regroupant les informations sur les eaux superficielles et souterraines en région PACA (Anonyme, 2011, 2013). Cela semble pouvoir en partie être expliqué par la capacité des sols consacrés aux fruits à pépins, de par leur nature et leur épaisseur, à retenir et dégrader les substances phytopharmaceutiques utilisées, en particulier les épais limons du Comtat Venaissin, déposés par la Durance et ses affluents.

Il est par contre plus facile de retrouver des fongicides dans l'air, et les premières séries d'analyses donnent une place de premier plan aux matières actives anti-tavelure, en particulier le folpel (AirPACA, 2013).

De toute évidence, quelles que soient les raisons pour pondérer la problématique sanitaire ou environnementale, il n'est pas souhaitable (ni rentable) de réaliser des traitements inutiles, qui contribueraient à la dégradation de l'environnement. Il n'est pas non plus souhaitable qu'un arboriculteur ne maîtrise pas sa protection en début de saison. Cela l'amènerait à traiter avec une protection continue pour parvenir à maîtriser les repiquages issus des formes conidiennes en été. La connaissance précise de la période de risques primaires est donc fondamentale pour s'en tenir à une protection nécessaire et suffisante du verger (Holb, 2008).

La modélisation fait partie des éléments qui permettent d'apporter de la sérénité dans la prise de décision de l'arboriculteur. Elle doit amener à un outil d'aide à la décision qui peut proposer : « avant et après telles dates, la protection est inutile, mais entre ces deux dates, il n'y a pas droit à l'erreur ». Bien sûr la modélisation ne doit pas se dispenser de garde-fous : un minimum d'observations biologiques doit confirmer les simulations issues des modèles, à priori comme à posteriori. D'autre part, les utilisateurs doivent connaître suffisamment d'éléments sur le modèle pour en connaître les limites : des facteurs non inclus dans le modèle peuvent faire échouer la prévision, un conseiller agricole doit rester vigilant et tenir compte des connaissances sur la biologie des bioagresseurs pour adapter ses décisions.

Chapitre I-6 : La modélisation

I-6.1 diversité des champs d'applications et des types de modèles

Définitions

De nombreuses définitions de la modélisation existent dans la littérature. Schmidt-Lainé et Pavé (2002) proposent les définitions suivantes :

[Modélisation : Méthode qui permet de représenter un objet ou un phénomène du monde réel par une formule du système formel choisi. Par exemple de représenter la croissance d'une population par un « modèle » logistique exprimé par une équation différentielle ordinaire : $x' = rx(1-x/k)$, sachant qu'on pourrait également choisir le modèle de Monod : $x' = rx(1-x/k)/(C-x)$]

[Modèle : un modèle est donc une formule, issue d'un système formel. Un tel système décrit à la fois les règles syntaxiques, d'écriture « correcte » des formules, et des règles d'écriture de ces formules en formules équivalentes, ou de transformations de ces formules en nouveaux objets formels correctement écrits et ayant un « sens ». Le système formel le plus achevé est celui des mathématiques. L'informatique, déjà utile pour manipuler des objets mathématiques, offre aussi d'autres modes de représentation.]

[simulation : la simulation, le plus souvent encore la simulation numérique, est la méthode qui permet de mettre en oeuvre un modèle, notamment d'obtenir des valeurs « calculées » qui peuvent être confrontées à des valeurs « observées ».]

Il est possible de proposer les définitions simplifiées de modélisation et de modèle suivantes : La modélisation est la représentation d'un système par un autre (plus simple de préférence, mais pas forcément). Il peut s'agir d'un ensemble de lois mathématique liées par un schéma fonctionnel ou par une « machine » physique (des composants électroniques, par exemple) capable de simuler un phénomène. Le modèle sera alors respectivement numérique ou analogique. Nous ne nous intéresserons ici qu'aux modèles numériques.

Le modèle numérique est alimenté par les variables de départ, des variables mesurées ou connues, ou estimées. Il peut alors prédire les modifications du système en calculant une ou plusieurs variables dites variables expliquées.

Un modèle n'est pas la réalité, il peut être mis en défaut, [le modèle est alors un élément dans le processus itératif d'acquisition des connaissances] (Schmidt-Lainé & Pavé, 2002)

La qualité d'un modèle peut être appréciée sous différents aspects, en particulier la robustesse et la précision, qui sont souvent antinomiques. ces notions peuvent être définies comme suit (Rouzet, 2006) :

[La robustesse est la qualité d'un modèle qui ne délivre pas d'information pouvant amener à des erreurs d'interprétations graves.

La précision est la qualité d'un modèle qui discrimine des situations proches.]

Un modèle robuste mais trop imprécis ne délivre aucune information utile. En effet, il va par exemple dire « absence de risque » quand tout le monde sait qu'il n'y a pas de risque, même sans modèle. Un modèle précis mais insuffisamment robuste va délivrer une information utilisable, mais dangereuse à utiliser car le taux d'erreur est élevé.

Il est possible de reconnaître en cela différents éléments contenus dans la matrice de confusion, qui décrit la performance d'un système d'intelligence artificielle destiné à apprécier la force d'une hypothèse (Girard & Girard, 1999). En particulier la sensibilité (taux de reconnaissance des positifs) et la spécificité (taux de reconnaissance des négatifs) peuvent aider à comprendre ces notions partiellement empiriques : un modèle robuste est sensible (il ne va pas « rater » des situations à risque), mais souvent pas assez spécifique (il est trop souvent alarmiste). Un modèle précis va distinguer des situations proches, mais au prix en général d'un taux de faux positifs et de faux négatifs plus important. Cependant, attribuer une valeur quantifiable à la robustesse ou à la précision relève le plus souvent de tellement d'hypothèses qu'il n'en sera pas question dans ce travail.

Les modèles en agriculture

La diversité des modèles utilisés par les professionnels de l'agriculture est très large. L'objectif peut, par exemple, être de prévoir le rendement d'une culture, comme le blé (Laguette *et al.*, 1997), la date de récolte d'un fruit, comme l'abricot (Christen *et al.*, 2011), la dose d'eau à apporter à une culture, prenant en compte le sol, la plante, le climat et la fertilisation (exemple du modèle STICS ; Brisson *et al.*, 1998), l'évolution des reliquats azotés de la matière organique du sol (exemple de AzoFert® ; Duval & Machet, 2008).

Les modèles peuvent être intégrés à des outils de pilotage et avoir des valeurs cibles (température, hygrométrie). C'est le cas par exemple de modèles de pilotage des serres, qui disposent d'objectifs fournis par le responsable de culture, interrogent automatiquement des capteurs, et disposent de moyens (vérins assistés par ordinateurs pour régler les ouvrants,

pilotage de l'irrigation, du chauffage, brumisation...) pour modifier les variables de façon à converger vers les valeurs cibles.

La modélisation est aujourd'hui omniprésente : A l'échelle mondiale, le programme AGMIP²⁰ (the Agricultural model intercomparison and improvement project), compare 27 modèles pour le blé, 26 pour le maïs et 13 pour le riz, dans l'objectif d'estimer la variabilité de la production mondiale en fonction du climat annuel.

Pour la recherche agronomique en France, on peut se référer au portail en ligne de l'INRA « Modélisation et Agrosystèmes » (Mollier *et al.*, 2013). Ces auteurs listent ces modèles comme suit :

[Pour donner une idée de l'importance de la modélisation en agriculture à l'Inra, un récent travail a recensé plus de quarante modèles pour un seul des treize départements scientifiques de l'Inra, le département « Environnement et Agronomie ». Ces modèles permettent de décrire, évaluer et gérer les multiples facettes des systèmes de culture : eau, azote, matières organiques, bioagresseurs, phytosanitaires, etc. Parmi ces modèles, une vingtaine sert de moteur pour des outils diffusés et utilisés dans le monde agricole]²¹.

Le développement des plantes peut être pris en compte. Le lien avec la protection des cultures est fort et parfois ces modèles peuvent/doivent être combinés avec les modèles de développement des ennemis des cultures. Par exemple, il peut être important de tenir compte des surfaces vertes, des surfaces nécrotiques et des surfaces sporulantes de la septoriose du blé, *Zymoseptoria tritici* (Suffert *et al.* 2013).

Les modèles pour la gestion de la protection des cultures

Les modèles sont également très largement utilisés dans le cadre de la protection des cultures. Les objectifs des modèles développés pour la protection des cultures peuvent viser par exemple à :

- connaître les dates de ponte d'un insecte ravageur (Boivin *et al.*, 2007) ;
- évaluer l'éventualité de contamination d'une plante par un bioagresseur un jour donné/une heure donnée, comme pour la tavelure du pommier, par exemple (Mills & Laplante, 1951) ;

²⁰ Financement principal via le Royaume Uni, par le Département britannique pour le développement international, en partenariat avec le Service de recherche agricole du ministère de l'agriculture des Etats-Unis

²¹ <http://www.inra.fr/Chercheurs-etudiants/Systemes-agricoles/Tous-les-dossiers/Modelisation-et-agrosystemes>

- prévoir la date d'apparition de symptômes, comme le calcul de la latence du mildiou de la pomme de terre du modèle de Güntz et Divoux (Divoux, 1963) ;
- simuler la répartition de dégâts dans une culture ou un paysage (Figure 11). La spatialisation des données, en plusieurs dimensions constitue un domaine en plein développement du fait de l'essor des capacités de calcul et de mémoire des machines, et de la possibilité de multiplier des observations automatiques grâce à des capteurs embarqués;

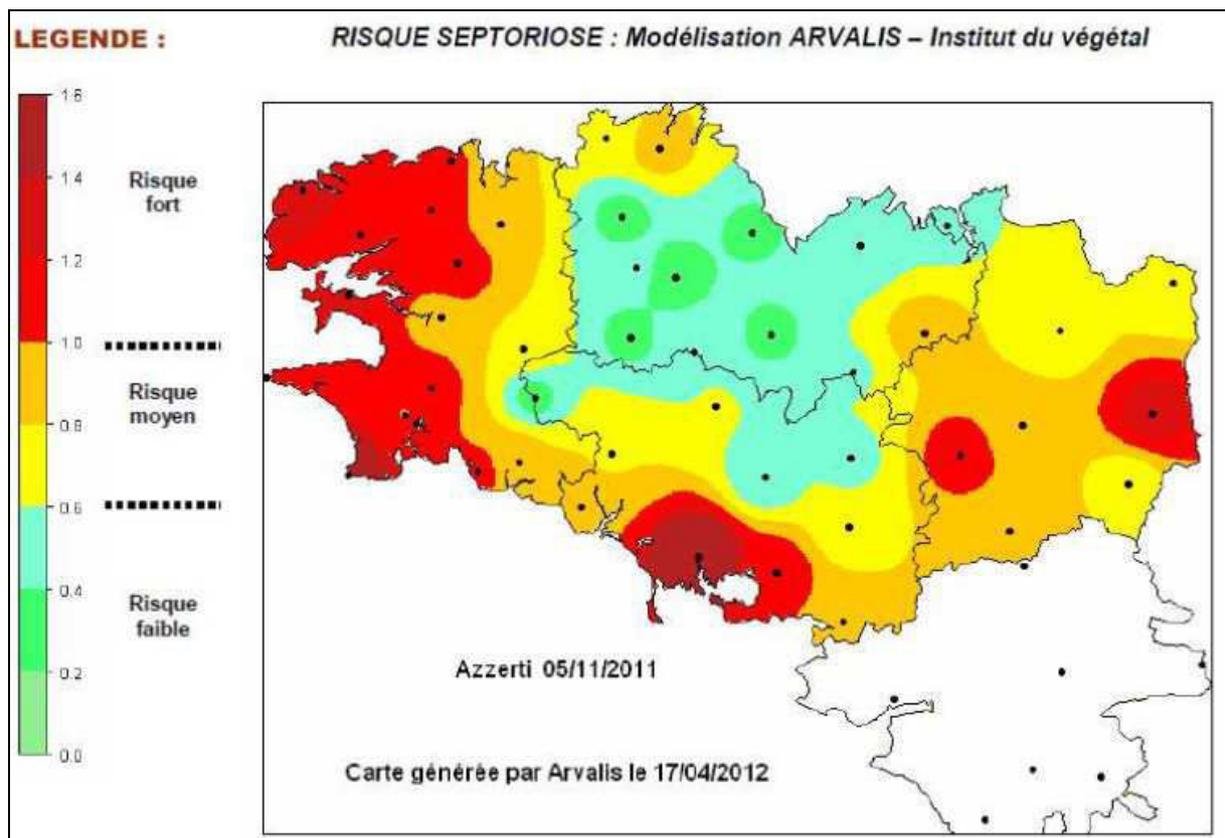


Figure 11 : Spatialisation du risque sur la base du modèle Septo-Lis (BSV Bretagne, N°10 du 24 avril 2012)

- simuler le transfert des pesticides dans les sols à l'aide d'un modèle stochastique (Ait-Ssi, 1993) ;
- décrire des aspects relatifs à l'épidémiologie, incluant le transport atmosphérique, comme dans le cas de la tavelure (Rossi *et al.*, 2003).

Types de modèles :

Les modèles peuvent être classés sur la base de leur structure : comment décrivent-ils le problème à simuler ? La structure du modèle est par ailleurs fortement liée à la méthode utilisée pour les réaliser. La classification des modèles est difficile à établir de façon stricte, dans un domaine en pleine expansion. Les techniques applicables à la modélisation sont très nombreuses et le champ des idées comme des applications est ouvert. L'intégralité du sujet n'est pas décrite ici, une simple tentative de classification est réalisée ci-après.

D'autre part, un modèle peut être constitué de sous-unités, et celles-ci peuvent être de différentes natures. Les sous-unités sont regroupées dans un modèle dit « à compartiments », lesquels sont reliés par un algorithme général. Les possibilités sont extrêmement nombreuses pour simuler des phénomènes.

- Modèles holistique

Les modèles holistiques cherchent à simuler globalement un phénomène, la dynamique d'une épidémie, par exemple, sans avoir à en connaître les mécanismes (Morstatt, 1921)

- Modèles déterministes

Les modèles déterministes cherchent à proposer une description précise d'un phénomène à partir des variables explicatives. A titre d'exemple, ces modèles peuvent décrire une épidémie tellurique (Pfender, 1982 ; Gilligan, 1983), ou une épidémie aérienne (Kranz & Rotem, 1988). Ces modèles généralement ne décrivent pas seulement un phénomène, ils permettent une compréhension du fonctionnement biologique mis en cause. Par exemple un modèle de contamination pour *V. inaequalis*, permet de relier l'occurrence d'une contamination à la durée d'humectation d'une part, et à la température moyenne d'autre part, par une fonction critique²². Celle-ci est représentable par un abaque, qui est par ailleurs aussi efficace que les équations qui la décrivent pour évaluer quelques cas sans avoir recours à l'ordinateur, le lecteur reconnaîtra les courbes de Mills citées plus haut.

- Modèles stochastiques

les modèles stochastiques, dans leur définition la plus ancienne (Treuil *et al.*, 2008), sont des modèles contenant un alea (variable aléatoire mise en oeuvre à chaque utilisation du modèle) dans leur algorithme. Ils tentent de rendre compte d'un état possible d'une situation, mais ils

²² la fonction est « critique » en ce sens, que, comme pour la courbe d'un changement d'état en physique, d'un côté de la courbe on se trouve dans une situation « contaminante » et de l'autre « non contaminante »

donnent des réponses différentes à chaque fois qu'on les met en oeuvre, y compris dans une situation identique. Il n'y a pas de définition bien fixée des modèles stochastiques. Aujourd'hui les modèles exploitant les probabilités conditionnelles d'un évènement, les modèles bayesiens, sont souvent appelés modèles stochastiques. Brun (2011), par exemple, parle de modèles stochastique bayésien dans ce sens. Les méthodes bayésiennes font l'objet d'un développement considérable depuis une dizaine d'années. Les modèles obtenus à l'aide de la méthode de Monte-Carlo sont aussi assez souvent appelés modèles stochastiques.

- Intelligence artificielle, réseaux de neurones :

Les objets de modélisation peuvent aussi être approchés par une méthode d'apprentissage (intelligence artificielle), par exemple à l'aide d'un réseau de neurones, comme un Perceptron (Rosenblatt, 1958). Dans le cas du réseau de neurones (Figure 12), pour chaque « neurone virtuel » les variables d'entrées sont associées pour produire une nouvelle variable. Le modélisateur dispose de jeux d'observations : une observation est constituée d'un p-uplets de variables d'entrées et d'un n-uplet de variables mesurées.

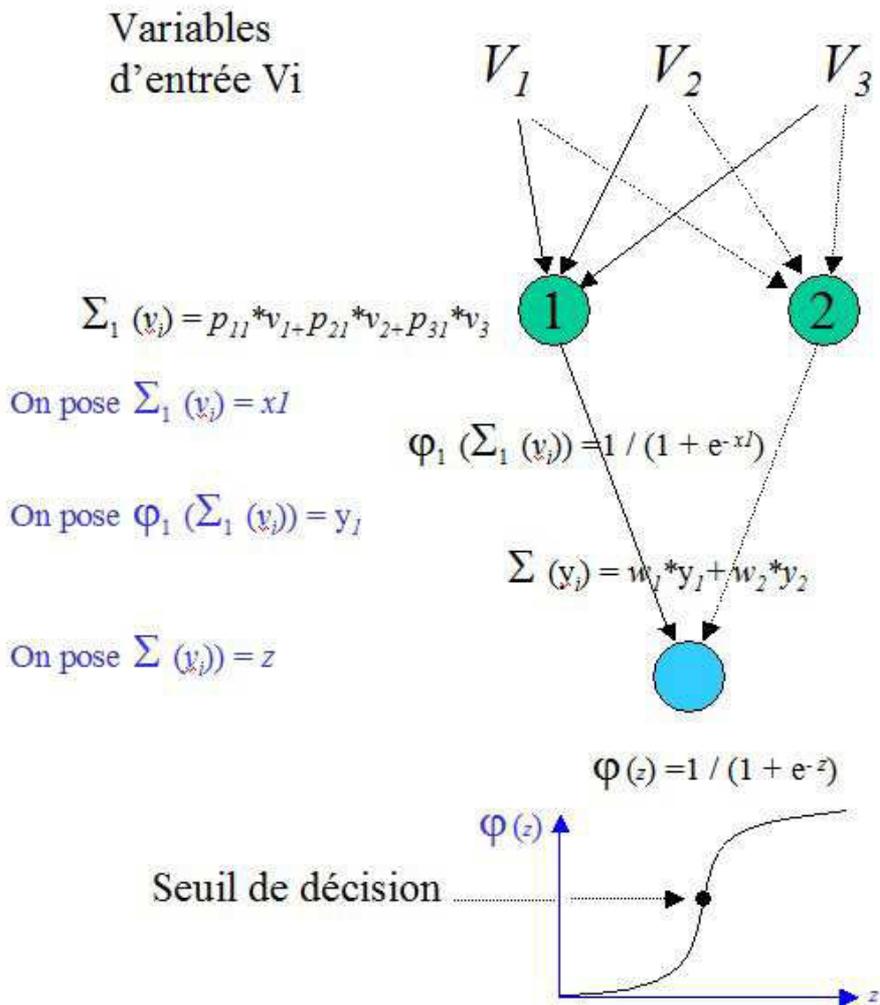


Figure 12 : Description d'un réseau de neurones simplifié présentant une couche d'entrée à 2 neurones et une couche de sortie à 1 neurone

Σ_i = fonction de combinaison des variables d'entrée du neurone i

P_{ij} = pondération de la variable v_i pour le neurone j de la couche d'entrée (en vert)

φ_1 = fonction d'activation du neurone 1

w_i = pondération de la variable v_i pour le neurone j de la couche d'entrée

φ = fonction d'activation du neurone de la couche de sortie (neurone en bleu)

En général l'association des variables est une combinaison linéaire (fonction de combinaison). Une pondération (le poids) est attribuée à chaque variable. Cette nouvelle variable devient la variable d'entrée d'une nouvelle fonction, la fonction d'activation ou fonction de transfert (une fonction logistique le plus souvent). Les neurones sont répartis en étages, ou couches. Un réseau de neurones comporte au moins deux couches : une couche d'entrée et une couche de sortie (Figure 12). Les variables qui sont issues des fonctions d'activation de la couche d'entrée, deviennent les variables d'entrée de la couche de neurones suivante. Dans le cas le

plus simple, il s'agit de la couche de sortie, et celle-ci ne comporte qu'un neurone. Dans ce cas, du neurone de la couche de sortie est issue, au travers d'une fonction d'activation, une valeur soumise à une règle de décision, basée sur une valeur seuil.

Dans des réseaux plus compliqués, une (ou des) couches intermédiaires (selon le même principe) peut combiner les variables pour produire les nouvelles variables qui accèdent à la couche suivante ou à la couche de sortie.

Le réseau de neurone produit une modélisation « réaliste » d'un phénomène uniquement s'il l'a « appris ». L'apprentissage est la partie la plus complexe de la méthode. Le modélisateur utilise pour ça des jeux de données de variables mesurées, associées à la variable de sortie qu'il souhaite modéliser. Après chaque mise en oeuvre du réseau de calculs, la fonction d'activation produit une réponse concernant le jeu de données qui a été fourni au réseau, conforme ou pas avec l'observation. A chaque itération, l'ensemble des erreurs et succès du modèle est évalué, et les poids associés à chaque neurone sont légèrement modifiés²³. Après avoir « appris » suffisamment d'observations, les poids des neurones sont optimisés et le réseau produit des variables de sortie qui permettent de représenter de façon satisfaisante les variables observées. Une synthèse sur les réseaux de neurones en agriculture est présentée par Peacock *et al.* (2007).

Un réseau de neurone est tout à fait adapté à l'établissement d'un diagnostic contamination/non contamination par exemple, dans le cas d'un champignon parasite et de son hôte.

- Les boîtes noires :

Dans cette catégorie sont classés les modèles pour lesquels une conceptualisation, une représentation abstraite d'un phénomène est réalisée. Des fonctions combinent des variables, sans pouvoir être attribuées clairement à des phénomènes biologiques bien définis. Les modèles réalisés par Stryzik (société Sesma²⁴) entrent dans cette catégorie. En particulier, un modèle épidémiologique décrivant la tavelure du pommier est développé par cette société. Il y a une différence importante avec l'intelligence artificielle qui ne présuppose aucune connaissance ni aucune orientation dans la démarche de modélisation. Avec l'intelligence artificielle, une structure préétablie, générique, car le même réseau peut être optimisé pour répondre à toutes sortes de problèmes de modélisation, s'occupe de tout. Presque aucune

²³ la correction des poids associés aux neurones, des couches de sorties vers les couches d'entrées, porte le nom de rétro-propagation du signal

²⁴ 40, rue des Frères Flavien, 75020 Paris

information sur la détermination des causes et des effets qui lient les deux espaces de variables ne peut être retirée simplement du réseau de neurone optimisé. Dans le cas de la boîte noire, le modélisateur crée de nouvelles variables qui représentent quelque chose pour lui et sont en lien avec le résultat souhaité. Les modèles proposés par la Sesma peuvent éventuellement être qualifiés de « modèles thermodynamiques » car ils suivent un « flux de chaleur » : [le temps épidémique sera sous l'influence de deux variables d'Etat (EPI, Flux de chaleur). Ces deux variables dans leur système de chreodes (chemin marquant une rupture de stabilité ou un changement d'état chez le parasite) feront que plus ou moins d'inoculum sera produit et de ce fait plus ou moins de contaminations. La position de ces flux de chaleur par rapport à leur système de chreodes va donner une probabilité plus forte ou plus faible d'action du parasite] (Stryzik, 1981, 1983). Dans la mesure où la modélisation est produite à des fins commerciales par la société Sesma, il y a peu d'information disponible sur le fonctionnement de ces modèles. Ces modèles sont actuellement utilisés sur le terrain et il existe par exemple une offre commerciale de cette société pour la modélisation de la tavelure du pommier.

Systemes experts, modèles et OAD

Le dictionnaire Larousse définit comme système expert un « ensemble de logiciels dont les capacités de résolution de problèmes nouveaux dans un domaine donné sont assimilables à celle d'un expert humain spécialiste de ce domaine ». La limite sémantique entre modèle et système expert est parfois réduite. Le terme de système expert s'utilisait déjà avant l'ère microinformatique (pour des outils d'aides à la décision utilisant des cartes perforées, par exemple, servant à la reconnaissance des cépages de vigne). Pour nous, le système expert combine des variables (mesurées, observées, calculées...), et au travers de règles de décisions produit une réponse. Le terme Outil d'Aide à la Décision (OAD) a le mérite de s'expliquer de lui-même, il est très souvent utilisé dans la presse agricole pour décrire des modèles/systemes experts, associés à leurs interfaces logicielle par exemple.

Logiciels

Dès l'instant où les algorithmes des modèles (ou des systèmes experts) ont été transformés en code informatique et sont accessibles depuis un ordinateur sous une forme ou une autre, du PC fixe avec un clavier au téléphone tactile ou à reconnaissance vocale, il s'agit de logiciels. Le carrossage informatique pour réaliser des logiciels est un métier d'informaticien : il assure l'interface ergonomique avec l'utilisateur et doit prévoir toutes les maladroites possibles dans

la manipulation des menus et du clavier, ainsi que la formation des utilisateurs, c'est un domaine que nous n'aborderons pas ici. Nous nous intéresserons dans cette thèse uniquement à la conception des algorithmes.

I-6.2 Modèles existants concernant la maladie de l'oeil de paon et la tavelure du pommier

Pour la gestion du risque œil de paon de l'olivier

Des données biologiques ont été publiées, sur les conditions de contamination relatives à *F. oleagineum*. Elles ont été établies sur la base de données acquises au laboratoire, et les variables prises en compte sont l'humectation et la température (Obanor *et al.*, 2008a, 2008b, Viruega & Trapero, 2002, Viruega *et al.*, 2011). Il est établi que l'humectation est un facteur dont la mesure présente de très importantes incertitudes (Magarey *et al.*, 2006). C'est pour cela que les études précédentes n'ont pas donné lieu à une utilisation pratique en France. Le seul modèle utilisé (Régis, 2007) est exploité pour les réseaux régionaux de surveillance biologique du territoire. Il est mis en œuvre par le SRAL PACA ou par le CIRAME (par délégation, suite à une convention avec le MAA). Ce modèle inclut la durée d'incubation de la maladie. L'information après analyse de risque est synthétisée dans le Bulletin de Santé du Végétal, filière olivier, et démultipliée dans des bulletins de conseil. En particulier le bulletin Infolive est gratuit et en ligne sur le site de l'AFIDOL (<http://afidol.org/oleiculteur/bulletins-infolive-2016/>).

Pour la gestion de la tavelure du pommier

Les modèles aujourd'hui utilisés de par le monde et décrivant l'épidémiologie de la tavelure du pommier sont tous des modèles à compartiments. Tous comportent un compartiment qui décrit le taux de maturité de l'inoculum comme un phénomène croissant qui va de zéro à 100%. Le deuxième compartiment, incontournable dans tous les modèles relatifs à la tavelure du pommier, décrit les conditions de contamination. L'appréciation des conditions de contamination est basée historiquement sur les « courbes de Mills » (Mills, 1944) révisées régulièrement par de nombreux auteurs. Ce compartiment est largement utilisé et très fiable, et ne nécessite pas à notre connaissance une nouvelle révision.

Echelle de temps

Tous les modèles relatifs à la tavelure du pommier sont aujourd'hui basés sur une échelle de temps en « degrés jours », qui additionne tous les jours les températures supérieures à un seuil

(ou base), zéro degré Celsius en l'occurrence. Le modèle de référence est le modèle NH (pour New Hampshire) de Gadoury et Mac Hardy (1982b). Un logigramme²⁵ décrit précisément cette échelle de temps (Figure 13).

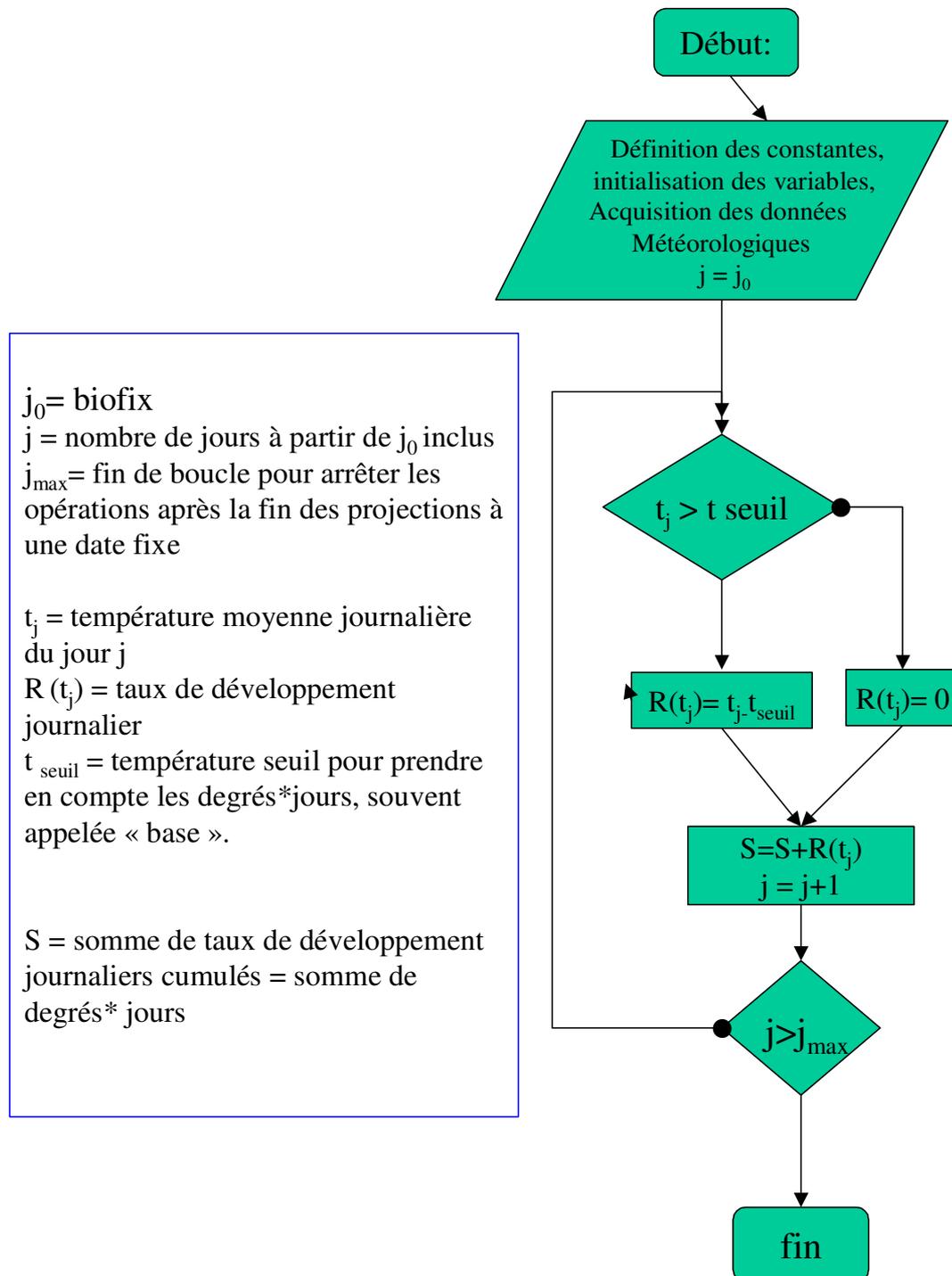


Figure 13 : Logigramme décrivant temps thermique en degrés jours

²⁵ Les conventions de présentation des logigrammes sont présentées Annexe 1

Le modèle NH présente un point faible : il se base sur le choix d'une base empirique, établie seulement parmi 7 températures seuils. Les températures seuils testées sont les suivants : 0, 1, 2, 3, 4, 5 et 6 °C. Ce principe n'a pas été remis en question pour la tavelure, même si actuellement, en particulier grâce aux impulsions de chercheurs comme Analytis (1977), ou Xu (1996), il apparaît clairement que des lois empiriques en degrés jours et base zéro ne sont généralement pas les plus adaptées.

Plusieurs arguments permettent de remettre en cause le modèle NH :

1°) Les températures en dessous de 0°C n'ont pas été examinées, alors que l'optimum trouvé comme seuil de développement était de 0°C. Il est légitime d'examiner les seuils de températures inférieurs à ce seuil.

2°) Le modèle NH ne tient pas compte de températures élevées potentiellement inhibitrices de la maturation de l'inoculum.

3°) La recherche du seuil de développement a été réalisée au pas de 1°C. Il est possible de faire varier le pas.

4°) Gadoury et Mac Hardy (1982b) se sont imposés d'utiliser une transformation Probit pour évaluer le lien entre la somme de degrés jours et le cumul « projetable²⁶ » de spores primaires. La transformation Probit présuppose que la loi de projection des ascospores suit une loi Normale, puisque la règle d'optimisation choisie est de retenir le jeu de paramètre présentant la meilleure droite de Henry, meilleure régression linéaire de la transformation Probit. Le modèle a donc été établi de façon assez empirique, en valorisant de façon pragmatique les outils accessibles dans les années 1980. Les outils informatiques actuels ouvrent le choix à de nombreuses hypothèses de travail, notamment des lois asymétriques comme la famille de la loi de Richard's par exemple : Gompertz, Nelder (Berger, 1981). Il y a aussi aujourd'hui d'autres possibilités permettant de ne pas faire trop d'hypothèses initiales, et de constater les faits : c'est ce que nous tenterons de faire chaque fois que cela est possible.

5°) La loi de réponse à la température était considérée comme linéaire pour la maturation des pseudothèces (degrés jours). Il est aujourd'hui admis que la réponse à la température (appelée taux de développement journalier) suit généralement une courbe en cloche irrégulière et asymétrique : des lois de cette forme sont de plus en plus utilisées en entomologie pour décrire les besoins en température des insectes (Damos & Savopoulou-Soultani, 2012 ;

²⁶ Par commodité nous utiliserons par la suite le terme « projetables » pour caractériser les spores mûres qui n'ont pas encore été projetées à une date donnée, et « cumul projetable » l'ensemble de ce qui a été projeté et du projetable.

Kontomidas *et al.*, 2004 ; Jalali *et al.*, 2010), mais aussi dans d'autres domaines, dont la mycologie (Xu, 1996 ; Legler *et al.*, 2012). Les degrés jours sont de moins en moins utilisés.

Le modèle NH, précurseur de l'ensemble des modèles utilisés aujourd'hui pour la prévision de la quotité d'inoculum prêt à être projeté est basé exclusivement sur la somme des degrés jours en base zéro. Largement utilisé au niveau mondial il donne des résultats satisfaisants dans les régions au climat régulièrement pluvieux (Stensvand *et al.*, 2005). Le modèle NH2 (Stensvand *et al.*, 2005) est une évolution du modèle NH pour les zones à climat présentant des périodes sèches. Il a été mis au point en Norvège. Des règles de suspension des sommes de degrés jours en fonction de l'absence de pluviométrie (les « halting rules ») permettent de tenir compte de ce facteur, ces suspensions s'appliquent à des périodes de 3 à 7 jours sans pluie, suivant les versions. Des adaptations de ce modèle ont aussi été proposées en Afrique du Sud, en Nouvelle Zélande (Beresford, 1999) ou au Brésil (Alves & Beresford, 2013). Les adaptations touchent soit les « halting rules », soit la forme de la courbe de projection en fonction de l'échelle de temps en degrés jours. Tous ces modèles sont basés sur l'échelle en degrés jours.

Sur 9 séries de suivis biologiques de 2004 à 2009, une étude comparative de différents modèles utilisés en France (Brun *et al.*, 2010, 2011), montre la grande insuffisance de ces modèles. Par exemple les captures d'ascospores à Gotheron (Drôme) en 2006 et 2009, sont très précoces. Elles ont lieu avant-même les courbes prévues par le modèle NH (réputé régulièrement en avance). A Reuzière (Maine et Loire) en 2006, malgré un hiver froid les projections sont très tardives : cela est en contradiction avec le modèle préconisé par les services officiels. En effet, ce modèle s'appuie sur des lois établie par Lagarde (1988) donnant des courbes de maturation plus précoces les hivers froids (Figure 14). Aucun des OAD utilisés en France ne donne pleinement satisfaction, qu'il s'agisse de Melchior (modèle réalisé par la DGAL²⁷ et s'appuyant sur les travaux de Lagarde), RIM Pro ou Pulswin. Tous sont basés sur des équations liant la maturité des ascospores qui peuvent être projetées, à une échelle de temps en degrés jours. D'après Brun *et al.* (2011) :

[l'établissement de ces jeux de données a nécessité beaucoup de travail, mais la variabilité des résultats ne permet pas de tirer des conclusions définitives].

Ainsi, dans les régions concernées par la tavelure du pommier, Brun *et al.* (2011) indiquent qu'il faudra continuer les comparaisons entre observations biologiques et modélisation de la

²⁷ Direction Générale de l'Alimentation

projection des ascospores pour permettre à terme d'améliorer les modèles et piloter plus finement la protection contre les contaminations primaires dans les vergers.

En Italie, Rossi *et al.* (2006) ne font pas appel à la pluviométrie mais prennent en compte les heures humides uniquement, en s'appuyant sur une estimation du déficit de pression de vapeur saturante (dH). Ils s'appuient sur la somme de degrés jours (seuil zéro) comme base d'échelle de temps (utilisant en fait des degrés heures transformés chaque jour en degrés jours). Ce modèle s'appuie sur un intervalle de confiance suffisamment grand autour de la courbe moyenne de dynamique de projection pour ne pas être trop remis en cause. Rossi *et al.* (1999) détaillent la fréquence d'estimations erronées (c'est-à-dire des cas dépassant l'intervalle de confiance du modèle) pour plusieurs modèles, et cela sur une période de 6 ans dans la vallée du Po, dont le modèle NH. Ils présentent aussi les performances des modèles qu'ils proposent, en particulier basés sur le nombre d'heures où la litière est humide. La fréquence d'estimations erronées est élevée, même dans sa version la plus performante. Si le taux de projection est prévu de façon acceptable en début de projections (vers 20% de projection), les modèles dérivent ensuite, et pour les 10% finaux d'ascospores mûres les fréquences d'estimation erronées atteignent 100%. De toute évidence, il y a donc encore un champ de recherche légitime pour améliorer la prévision.

En France, Lagarde (1988) établit une courbe différente en fonction des caractéristiques de l'hiver (Figure 14). L'hiver est considéré comme froid ou chaud en fonction de la somme de degrés jours du 1^{er} décembre au 30 février, base zéro, le seuil étant de 650 degrés jours. La courbe de simulation des projections est une fonction des degrés jours. C'est ce dernier modèle, développé au travers de l'outil Melchior réalisé par les agents SDQPV/ SRPV²⁸, qui a été exploité dans le cadre des services officiels (Avertissements agricoles©). Il sert de modèle de référence pour les présents travaux.

²⁸ Agents du Ministère de l'Agriculture, dans les Service Régionaux de la Protection des Végétaux et dépendant de la Sous Direction de la Qualité et de la Protection des Végétaux

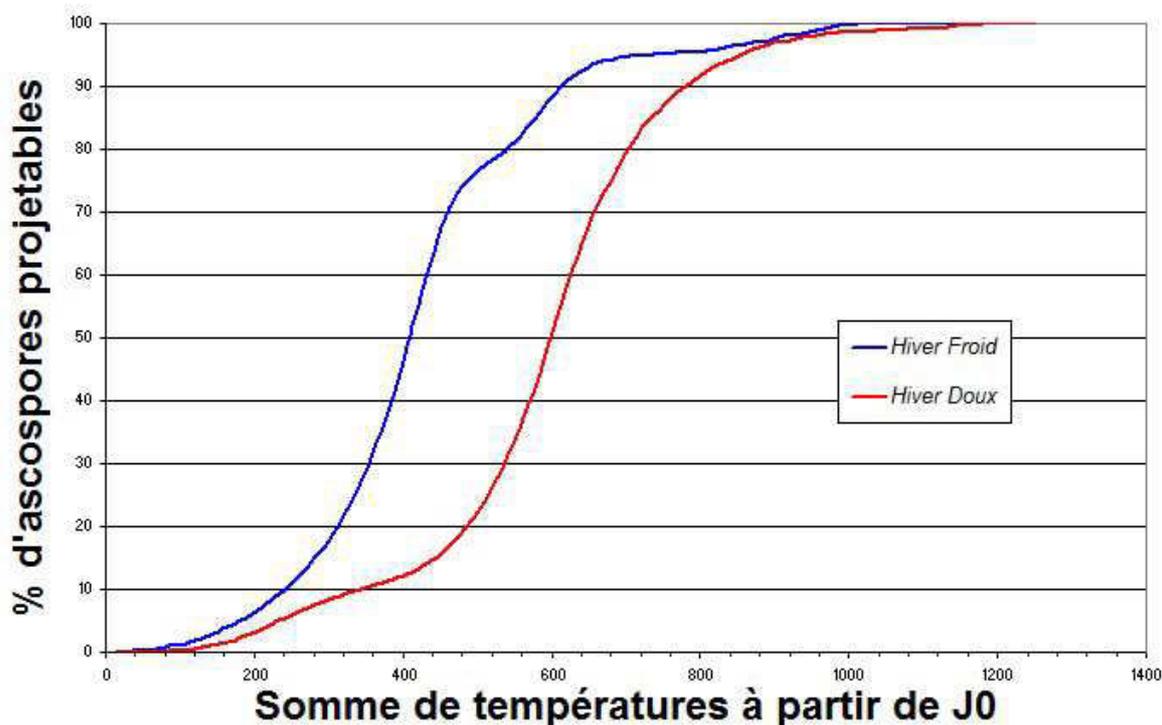


Figure 14 : Courbe de maturation selon Lagarde (1988) : lors des hivers doux, l'inoculum est projeté plus rapidement

Le modèle commercial RIM pro est lui aussi basé sur une somme de degrés jours base zéro, exploitant le modèle NH et des « halting rules » modifiées pour avoir une certaine continuité (non publiées). Créé aux Pays-Bas, ce modèle est utilisé en Belgique, en Allemagne et en France. Le R.I.M. (Relative Infection Measure) est un indice qui prend en compte les projections et le risque associé à la Courbe de Mills correspondante. Il intègre également la pousse et la sortie de feuilles. Tous ces modèles utilisent l'échelle en degrés jours et sont donc exposés aux mêmes remarques que le modèle NH.

L'évaluation du risque peut aussi être établie de façon globale, sans passer par un modèle à compartiment. Basé sur l'intelligence artificielle, un modèle publié en 2013 (Cetisli & Büyükçingir, 2013) exploite plusieurs méthodes, dont les réseaux de neurones. Ce modèle n'apporte cependant pas d'information claire sur la biologie de la maladie, et n'est pas non plus transposable géographiquement : il doit être généré par zone, et suppose de disposer des observations biologiques pour l'alimenter. Il ne paraît pas reproductible sur la seule base de la publication. Il s'agit à priori aussi d'un modèle de contamination, la prise en compte de la quantité de l'inoculum disponible ne semble pas effective.

L'autre modèle « alternatif » (dénommé Positif) est proposé par la société Sesma, non publié, il est entouré d'un certain ésotérisme²⁹. Voici la description (au caractère près) du risque tavelure selon le modèle Positif (source en ligne sur le site de la société Sesma, <http://www.sesma.fr/>):

[Si l'Epi évolue dans l' espace chreodien situé entre les chreodes basse et haute, alors une organisation très favorable des pseudothèques de tavelure sera mis en place

En dessous de la chreode basse le parasite se trouve dans un état de désorganisation. Le seul objectif du parasite sera de remonter dans son espace chreodien favorable

Au dessus de la chreode haute le parasite va évacuer ses Unités d'Infection emmagasinés provoquant une explosion éventuelle de la maladie selon l'évolution de l'Epi

Nous sommes dans « un trou de tavelure » c'est-à-dire une forte concentration du parasite en position d'évacuer ses unités d'infection.]

A l'issue de notre travail bibliographique, une seule étude se distingue par l'emploi d'une loi autre que les degrés jours pour l'échelle de temps (James et Sutton, 1982-a, 1982-b). Dans ce cas, le taux d'évolution journalier est établi comme un polynôme du second degré (Figure 15). Ce polynôme a été obtenu par régression de données acquises en conditions contrôlées au laboratoire (températures constantes). Nous attacherons donc une attention particulière à cette référence lors de la mise en place de notre démarche. Dans le cas général d'une échelle de temps différente d'une somme de degrés jours, nous appellerons « cumul thermique », ou « temps thermique » la somme des taux de développement journalier depuis le biofix (le biofix étant, en modélisation, le terme utilisé pour définir la date de début des calculs). Le néologisme « temps thermique » correspond bien à la traduction du terme « thermal time » proposé par divers auteurs, comme Beresford & Royle (1988) ou Lovell *et al.* (2004).

²⁹ Au sens de la définition du Larousse « Se dit d'un mode d'expression, d'une œuvre qui n'est compréhensible que des initiés »

j_0 = date de début des calculs = biofix

j = nombre de jours à partir de j_0 inclus

j_{max} = fin de boucle pour arrêter les opérations après la fin des projections à une date fixe

t_j = température moyenne journalière du jour j

$R(t_j)$ = taux de développement journalier

S = somme de taux de développement journaliers cumulés

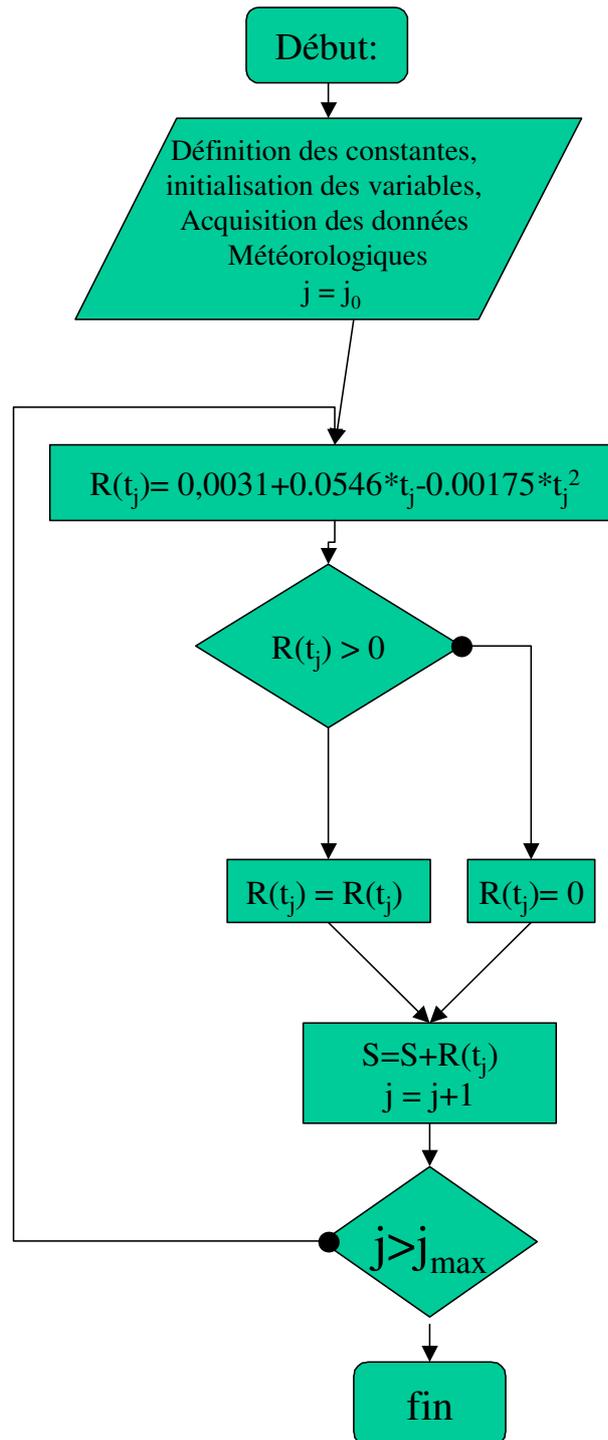


Figure 15 : Logigramme décrivant le temps thermique proposé par James & Sutton (1982b)

Date d'initialisation des calculs de simulation

Si le mode de calcul de l'évolution de l'inoculum a son importance, le moment où l'on commence les simulations (ou biofix) a aussi une grande influence. Le terme biofix en modélisation pourrait bien être un néologisme créé pour le modèle tavelure par Gadoury et Mac Hardy (1982b). A peu près à la même période, Onstad utilise aussi cette terminologie (Onstad *et al.*, 1985). Il est employé dans ce dernier cas pour décrire le point de départ des sommes de degrés jours pour le carpocapse des pommes. Le problème du biofix est aussi un point clef de l'efficacité des modèles car sa définition doit être simple et fiable. Différents biofix peuvent être choisis :

une date fixe calendaire ;

- un pourcentage seuil de pseudothèces à un stade de développement, établi par suivi biologique ;
- les premières spores détectées, sur lame ou dans un piège à aspiration ;
- un stade phénologique plus ou moins stable, comme l'éclatement des bourgeons ou la chute des feuilles.

A chaque campagne, il y a de l'incertitude autour du choix de la date retenue comme biofix (Creemers & Van Laer, 2006). Ces propositions de biofix étant anciennes, et liées à des modèles préexistants, il paraît légitime aussi de s'intéresser au biofix en même temps qu'à l'échelle de temps associée au développement de la maladie.

Partie II : Les objectifs de la thèse

Les objectifs principaux de ce travail de thèse sont d'améliorer ou créer des modèles mécanistes permettant de simuler l'épidémiologie de deux champignons ascomycètes parasites des arbres fruitiers: *V. inaequalis* et *F. oleagineum*.

Ces évolutions passent par une amélioration des connaissances sur la biologie des bioagresseurs, en particulier les liens entre les variables climatiques et le développement des bioagresseurs.

Objectifs concernant Venturia inaequalis

L'intention ultime de ce travail était de fournir aux arboriculteurs un modèle plus performant que les modèles existants pour la prédiction des risques de développement de la tavelure. Pour ceci, il était indispensable d'améliorer les connaissances et les outils de prédiction de la dynamique de projection de la sporée primaire, point faible des modèles développés jusqu'à présent.

Pour cette nouvelle approche, un premier objectif d'établir une base théorique permettant la prise en compte de trois principes : (i) s'affranchir de l'échelle de temps empirique en degrés jours utilisée jusqu'à présent, (ii) baser la modélisation sur une méthode ne nécessitant pas de choix arbitraire préalable de l'équation de la courbe de projection des ascospores et (iii) appuyer la modélisation sur des données de terrain pour éviter les biais possibles liés à des données acquises en conditions contrôlées et constantes.

Le deuxième objectif visait à mettre en œuvre cette nouvelle approche de modélisation sur la base de données climatiques et épidémiologiques acquises en région Provence-Alpes-Côte d'Azur, et à comparer les performances du nouveau modèle prédictif avec celles de modèles existants.

Un troisième objectif était d'évaluer la portabilité de l'approche pour la prévision des risques de tavelure dans une autre région française productrice de pommes (Aquitaine).

L'ensemble des travaux concernant ces objectifs sera présenté dans la Partie III de cette thèse.

Objectifs concernant *Fusicladium oleagineum*

L'intention ultime de ce travail était de fournir aux oléiculteurs un modèle d'évaluation des risques de développement de la maladie de l'œil de paon qui produise des résultats plus fiables que les systèmes existants.

Pour ceci, un premier objectif était de construire un modèle permettant de s'affranchir du recours à des données d'humectation du feuillage, puisque ces capteurs sont considérés comme peu fiables et constituent le point faible de la mise en œuvre des modèles publiés. L'enjeu ici était de réussir à caractériser la réalisation des contaminations foliaires uniquement sur la base de variables climatiques plus fiables, telles que la température, l'hygrométrie et la pluviométrie.

Un deuxième objectif était d'affiner l'évaluation des risques en prenant en compte la durée nécessaire à l'expression des symptômes à partir d'un épisode de contamination. L'enjeu ici était d'établir un modèle prédictif de la durée d'incubation de *F. oleagineum* dans les feuilles contaminées, sur la base de données climatiques et d'observations réalisées au verger plutôt que de données acquises en conditions contrôlées.

L'ensemble des travaux concernant ces objectifs sera présenté dans la Partie III de cette thèse.

Partie III : Modélisation de la sporée primaire de la tavelure du pommier

Cette partie est articulée en quatre chapitres. Le premier chapitre correspond au premier objectif décrit précédemment. Il présente la base théorique de modélisation permettant de respecter les trois principes retenus pour améliorer la prédiction des risques de développement de la tavelure. Le deuxième chapitre, correspondant au deuxième objectif mentionné précédemment, présente la construction et l'évaluation des modèles construits sur la base de ces principes pour des données climatiques et épidémiologiques acquises en région Provence-Alpes-Côte d'Azur. Le troisième chapitre aborde la portabilité de l'approche pour la prévision des risques de tavelure dans d'autres conditions, avec un exemple focalisé sur l'Aquitaine. Enfin, cette partie sera clôturée par une discussion générale sur la modélisation de la sporée primaire de la tavelure du pommier, présentée dans un quatrième chapitre.

Chapitre III-1 : Considérations théoriques sur la modélisation d'une série temporelle croissante et bornée

Modéliser la sporée primaire de la tavelure du pommier consiste à décrire mathématiquement la chronologie de projection des ascospores de *V. inaequalis* à partir des pseudothèces présents dans les feuilles mortes ayant passé l'hiver au verger. Cela revient à rechercher une fonction chronologique croissante, variant de 0 à 100% de spores projetées, permettant de décrire de manière globale des données qui peuvent varier fortement d'une année sur l'autre, comme illustré sur la Figure 16.

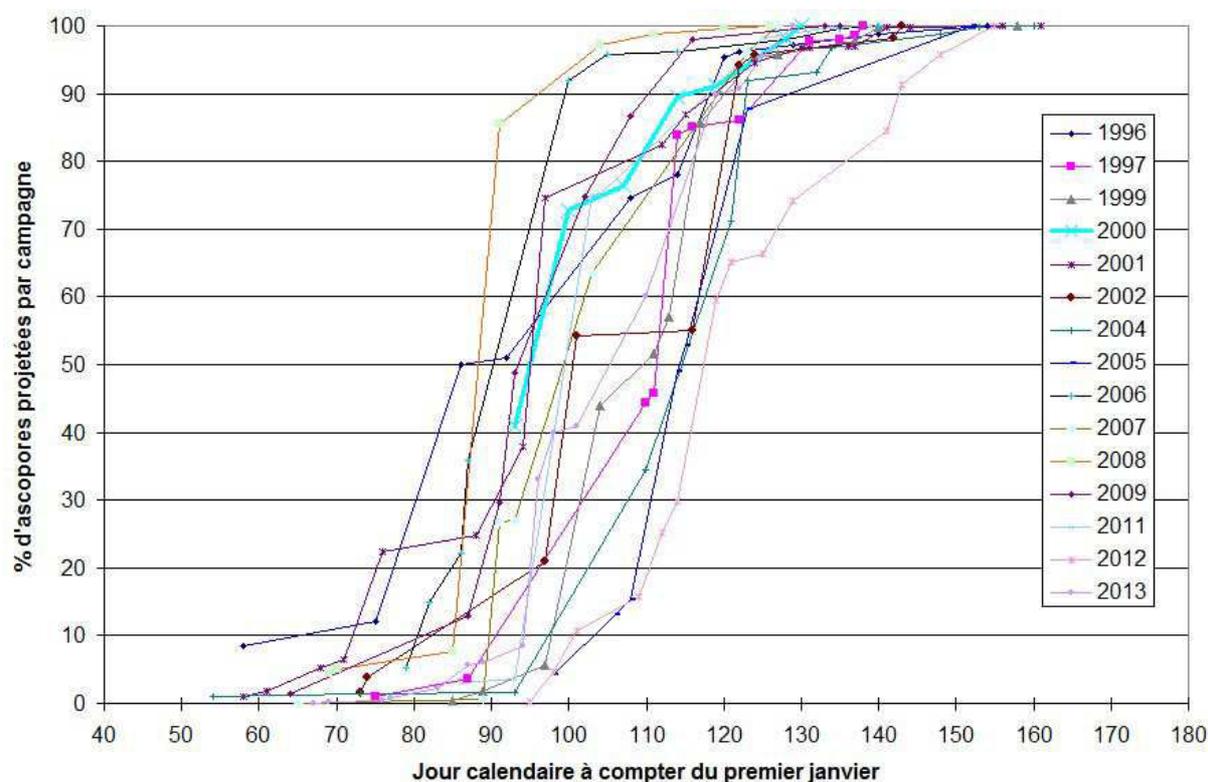


Figure 16 : Représentation calendaire des projections cumulées d'ascospores, site d'Avignon, de 1996 à 2013

Pour ceci, l'approche initiale du modélisateur est de trouver une échelle de temps qui permet de regrouper (le mieux possible) autour d'une courbe conceptuelle unique les points correspondant à différentes années. Dans le cas des modèles développés jusqu'à présent, cette échelle de temps était une accumulation de degrés jours. Cependant, il est possible de s'affranchir de cette échelle de temps empirique dont les limites ont été soulignées plus haut (Chapitre I-6.2) et d'en concevoir une nouvelle qui puisse s'adapter à une plus grande diversité

de situations (premier principe pris en compte dans le présent travail). Les considérations théoriques concernant cette approche seront présentées en II-1.1. Le paragraphe II-1.2, correspondant au deuxième principe adopté pour ce travail, présentera ensuite les critères disponibles pour paramétrer cette échelle de temps sans recourir à un choix arbitraire préalable de la l'équation de la courbe de projection des ascospores (loi de Gauss dans le cas des modèles développés jusqu'à présent; Chapitre I-6.2). Enfin, le paragraphe II-1.3 présentera les méthodes permettant de paramétrer une échelle de temps sur la base de données pluriannuelles acquises en conditions de culture, selon le troisième principe retenu dans le présent travail de recherche.

III-1.1 Echelles de temps : alternatives à l'accumulation de degrés jours

Les échelles de temps utilisées pour la modélisation du déroulement de phénomènes biologiques sont construites sur la base de sommation (généralement horaire ou quotidienne) d'une quantité R (du mot anglophone "rate") représentant le taux d'évolution du phénomène étudié.

Dans le cas du modèle de référence pour la tavelure du pommier (modèle NH décrit dans le chapitre I-6.2), les degrés jours sont un cas particulier d'échelle de temps pour représenter le taux d'évolution journalier de la maturation de l'inoculum hivernal de *V. inaequalis* jusqu'à la projection des ascospores. Pour le modèle NH, le taux d'évolution R est une fonction de la température T, qui peut s'écrire :

$$R(T) = (T \text{ si } T > 0^{\circ}\text{C} ; 0 \text{ si } T \leq 0^{\circ}\text{C})$$

Il s'agit de degrés jours en base zéro, dont le logigramme conforme à la norme ISO 5807 est présenté dans la Figure 13. Les degrés jours sont cumulés à compter d'un biofix (appelé j_0 par la suite) et cette échelle de temps est associée à un pourcentage cumulé d'ascospores ayant atteint la maturité. Ce pourcentage « P% » peut donc être décrit comme une fonction F de la somme de degrés jours, sous la forme :

$$P\% = F\left(\sum_{j_0}^j R(T(j))\right)$$

où la somme $\sum_{j_0}^j R(T(j))$ constitue le « cumul thermique » ou « temps thermique ».

Parmi les alternatives à l'utilisation des degrés jours comme échelle de temps, il est possible de faire appel à d'autres fonctions de la température, telles que les lois protéiformes décrites dans la Figure 17. Appliquée au cas de la tavelure du pommier, l'hypothèse sous-jacente de la forme la plus générique de ces exemples de lois protéiformes (la fonction [ABCD]) est que le développement de l'inoculum est nul en dessous d'une valeur de température « a », s'accélère jusqu'à un optimum de température « b », diminue à partir d'un seuil « c », puis est nul au dessus d'une température « d ».

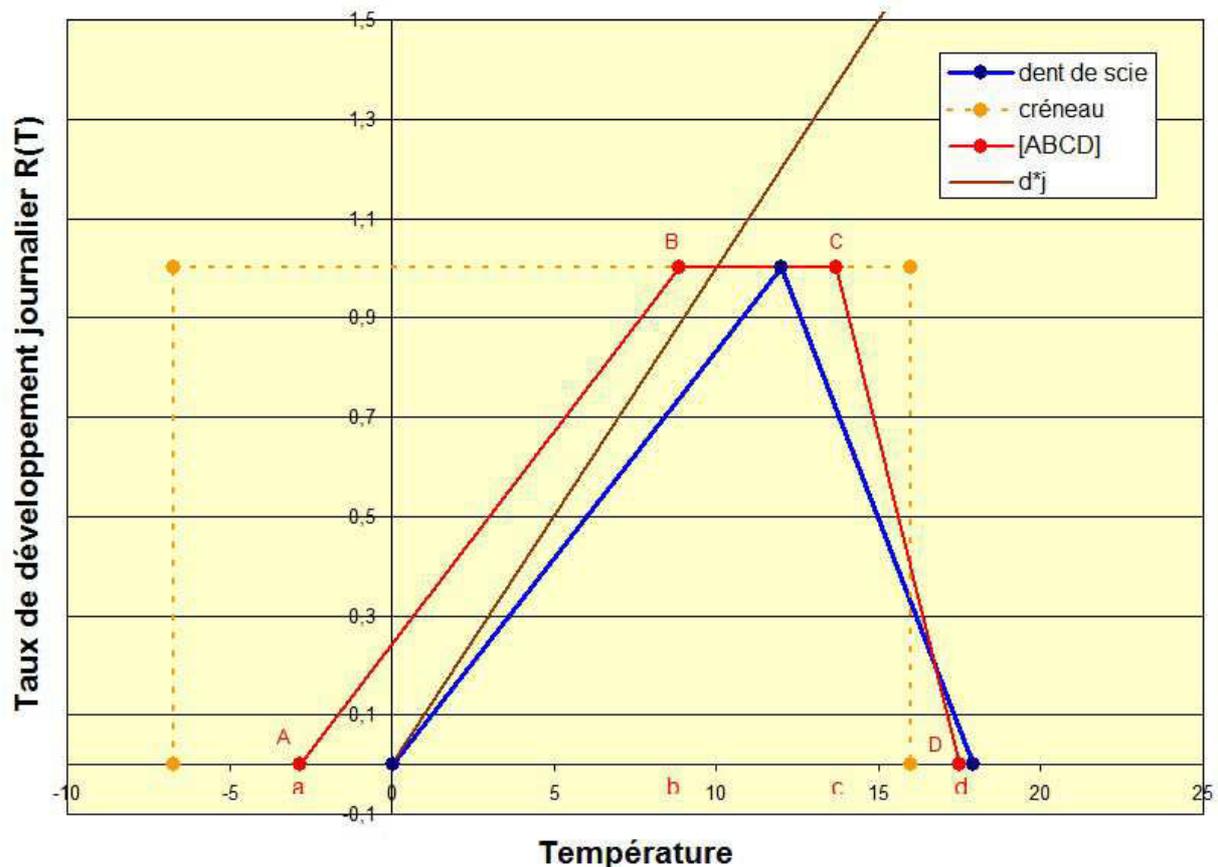


Figure 17 : Exemples de lois décrivant un taux d'évolution journalier R en fonction de la température T

Les fonctions du type [ABCD], peuvent prendre un très grand nombre de formes. Elles sont définies par leurs 4 « paramètres », les abscisses « a », « b », « c » et « d » des points « A », « B », « C » et « D ». Les paramètres respectent la relation : $a < b < c < d$.

Si la forme de R(T) doit être précisée en utilisant a, b, c et d dans une expression paramétrique, alors elle peut prendre par exemple la forme suivante :

$$R(T) = \left\{ \frac{(T - a)}{(b - a)} \text{ si } (T > a \text{ et } T < b); 0 \text{ sinon} \right\} + \left\{ 1 \text{ si } (T = b \text{ et } T \leq c); 0 \text{ sinon} \right\} + \left\{ \frac{(-T + d)}{(d - c)} \text{ si } (T > c \text{ et } T < d); 0 \text{ sinon} \right\}$$

La fonction R(T) peut aussi être représentée par un logigramme (Figure 18).

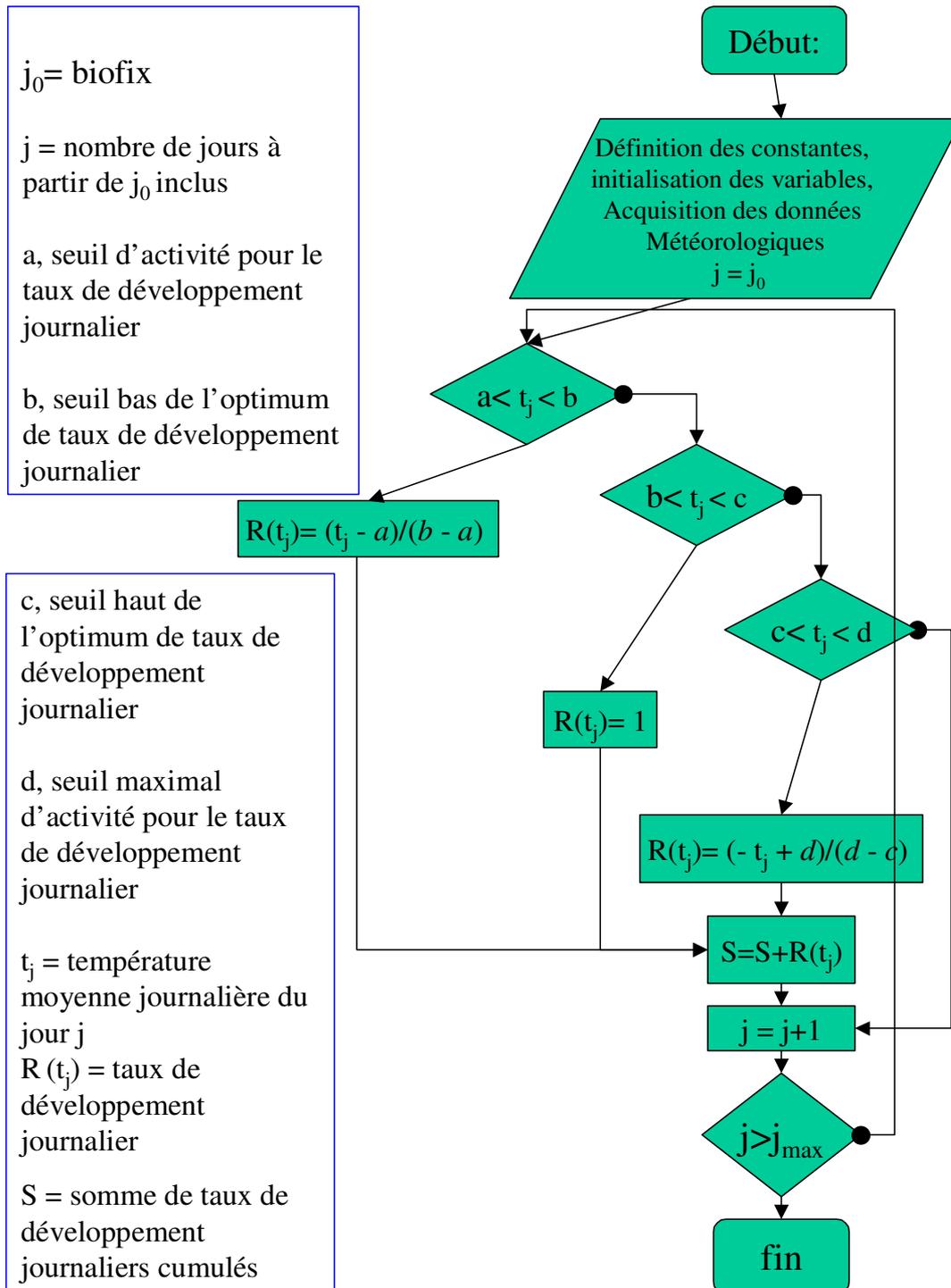


Figure 18 : Logigramme décrivant le calcul du temps thermique pour la fonction [ABCD]

La diversité des formes possibles est très grande : quand $B = C$ il s'agit une dent de scie comme dans la Figure 17, symétrique ou pas ; quand $A = B$ et $C = D$ il s'agit d'une courbe en créneau ; quand $A = 0$ et B est supérieur à la température la plus élevée du jeu de données, l'échelle en degrés jours est retrouvée, ou une homothétie de cette échelle, donc des résultats équivalents au modèle NH de référence.

De toute évidence, cette fonction [ABCD] ne représente pas parfaitement la réalité, même si elle améliore le principe des degrés jours. Elle est novatrice par le fait qu'elle est protéiforme et permet de « dégrossir » la silhouette de la fonction à rechercher sans faire de choix initial à priori. Elle permet d'éviter les graves erreurs qui surviendraient si ce choix était éloigné de la réalité.

Pour des raisons pratiques l'exemple présenté ci-dessus est limité ici à 4 points « A », « B », « C » et « D ». Il n'y a cependant pas d'obstacle particulier à les multiplier (hormis le temps de calcul), ce qui permettrait de se rapprocher progressivement d'une loi idéale, continûment dérivable.

III-1.2 Critères d'optimisation pour paramétrer une échelle de temps

L'optimisation consiste à rechercher la forme de la fonction $R(T)$ (représentant le taux d'évolution du phénomène étudié) qui permettra d'établir le lien le plus fort entre une variable représentant l'échelle de temps (la somme des $R(T)$) et une variable représentant le phénomène étudié. Dans le cas d'une échelle de temps basée sur la sommation de taux d'évolution $R(T)$ de type [ABCD], l'optimisation consiste à choisir les « meilleures valeurs possibles » des paramètres a , b , c et d utilisés pour décrire la fonction $R(T)$. Pour la tavelure du pommier, l'optimisation consisterait donc à choisir les valeurs des paramètres a , b , c et d qui permettent d'établir le lien le plus fort entre l'échelle de temps et les cumuls de spores projetées, toutes années confondues.

Pour mesurer la qualité du lien entre deux variables, différents types de « fonctions critères » peuvent être utilisés. Une des fonctions critères les plus utilisées pour évaluer le lien entre deux variables est le coefficient de corrélation linéaire « R^2 » de Pearson (Snedecor & Cochran, 1971). Il existe d'autres types de coefficients de corrélation. De manière générale, ces coefficients présupposent la forme de la relation entre les variables étudiées (par exemple linéaire, logistique, logarithmique). Une façon courante de procéder pour mesurer le lien entre deux variables consiste à réaliser une transformation pour une des variables, ce qui sous-entend encore un lien d'une forme particulière. C'est le cas par exemple de la transformation Probit utilisée pour l'optimisation du modèle NH (Gadoury & Mac Hardy, 1982b).

D'autres fonctions critères peuvent également être utilisées si le but est d'identifier la force d'une relation sans à priori sur la forme de la courbe reliant les deux variables étudiées. Dans le présent contexte de modélisation, la seule certitude concernant la forme de la courbe de

projection cumulée des ascospores de *V. inaequalis* est qu'elle est croissante et bornée entre 0 et 100%. Dans ce cas, la relation est forte si tous les couples de points ayant des valeurs voisines sur l'axe des abscisses ont également des valeurs voisines sur l'axe des ordonnées. Le nuage de points prend alors une forme très resserrée le long d'une ligne ou d'une courbe imaginaire dont les points s'écartent peu.

Les outils communément utilisés pour évaluer un tel lien monotone entre deux variables sont les indices de corrélation de rang (Sheskin, 2007 ; Zou *et al.*, 2003). Ces indices sont considérés comme les moins sensibles à la méconnaissance des variables : [quand il n'y a aucune connaissance sur la normalité des variables, la meilleure chose à faire est d'ordonner les résultats des deux séries] (Snedecor & Cochran, 1971). Deux indices de corrélation de rang sont couramment utilisés en statistique : le Coefficient de Rang de Spearman (ρ) et le Coefficient de Corrélation de Rang de Kendall (τ).

Le Coefficient de Corrélation de Rang de Spearman

Historiquement, le Coefficient de Corrélation de Rang de Spearman est le premier indice de corrélation de rang à avoir été proposé (Spearman, 1904). Il est couramment utilisé sous la forme :

$$\rho = 1 - (6 * \sum (r_x - r_y)^2 / (n * (n^2 - 1)))$$

où r_x est le rang statistique d'un point sur l'axe des X (par exemple l'échelle de temps), r_y est son rang statistique sur l'axe des Y (par exemple le pourcentage cumulé de spores projetées) et n est le nombre de points du jeu de données³⁰. En cas de classement *ex aequo* de certains des rangs, des corrections sont préconisées (Sheskin, 2007). Dans certaines situations, la formule est cependant considérée comme peu sensible aux *ex aequo* (Sprent, 1992). Un exemple d'une telle situation est une faible fréquence d'*ex aequo* par rapport à l'effectif total de données. Les jeux de données correspondant aux projections d'ascospores de *V. inaequalis* relèvent généralement de ce type de situation, avec un nombre extrêmement faible d'*ex aequo* aussi bien pour les pourcentages cumulés de spores projetées que pour les valeurs de l'échelle de temps.

Dans le cas de projections cumulées d'ascospores, si ρ est calculé pour une seule série annuelle, sa valeur vaut de toute évidence invariablement 1. En considérant les courbes de

³⁰ Dans la littérature scientifique, cette formule est couramment attribuée à la publication originelle de 1904, bien qu'elle n'y figure pas.

projection des différentes années sur la même échelle de temps, la meilleure échelle de temps sera celle pour laquelle la valeur de ρ sera la plus élevée, c'est-à-dire la plus proche de 1.

Coefficient de Corrélacion de Rang de Kendall

Le coefficient de Kendall (τ) est basé sur les différences de rang (en abscisse et en ordonnée) pour l'ensemble de toutes les « paires de données » pouvant être constituées en associant les points deux à deux (Sheskin, 2007). Une paire est dite « concordante » quand le classement des ordonnées est le même que celui des abscisses. Dans le cas contraire, elle est dite « discordante ». Le coefficient de Kendall prend la forme :

$$\tau = (N_c - N_d) / (0,5 * n * (n - 1)),$$

où N_c est le nombre de paires concordantes, N_d le nombre de paires discordantes, et n le nombre total de paires de données.

Comme pour le Coefficient de Corrélacion de Rang de Spearman, des corrections sont préconisées en présence d'*ex aequo*. Des détails sur les calculs de ces corrections sont donnés par exemple sur la source en ligne : <http://www.cons-dev.org/elearning/stat/stat7/st7.html>

Comparacion des Coefficient de Corrélacion de Rang de de Spearman et de Kendall

En théorie, l'optimum atteint avec l'un ou l'autre des deux indices est le même. Il est atteint lorsque les coordonnées (abscisses, ordonnées) de toutes les paires de données étudiées présentent le même classement dans leurs espaces respectifs (espace des ordonnées et espace des abscisses). Sur la base de simulations à l'aide de la méthode de Monte-Carlo, une étude comparative a montré leur très grande similarité pour mesurer le lien entre des séries temporelles (Yue *et al.*, 2002a, 2002b). Ces auteurs ont constaté que les deux tests avaient la même capacité à détecter une tendance, au point de fournir des conclusions indiscernables en pratique.

En conclusion, les éléments présentés ci-dessus suggèrent que la corrélation de rang est le type de fonction critère le mieux adapté pour optimiser l'échelle de temps dans la modélisation d'une série temporelle croissante et bornée à partir de données de terrain. Dans le cas particulier du développement d'un outil d'aide à la décision pour réduire les applications de fongicides contre la tavelure du pommier, la corrélation de rang présente un avantage supplémentaire. Les possibilités de réduction d'application de traitements anti-tavelure sont principalement situées en début ou en fin des périodes de projection. L'agriculteur peut choisir

de ne pas traiter, malgré la présence de conditions climatiques favorables à la maladie, si la projection d'ascospores n'a pas encore démarré ou bien si le stock d'ascospores est épuisé. L'intérêt d'utiliser la corrélation de rang comme fonction critère est qu'elle n'accorde pas une moindre importance à des petites variations (en début et en fin de projection des ascospores), qu'à de grosses variations (pendant le pic de projection).

III-1.3 Méthodes d'optimisation pour paramétrer une échelle de temps

Il existe de très nombreuses méthodes d'optimisation (Cornuéjols & Miclet, 2002), dont certaines sont particulièrement bien adaptées à l'agronomie (Bouzy, 2005 ; Rondepierre & Tordeux, 2009). Le choix de la méthode d'optimisation peut avoir une grande incidence à la fois en termes de fiabilité et de rapidité. Nous présenterons dans un premier temps quelques méthodes classiques permettant de sélectionner les meilleurs paramétrages possibles. Nous évoquerons les méthodes d'optimisation par descente de gradient, parce qu'elles sont parmi les plus connues et les plus utilisées, et nous verrons pourquoi elles ne sont pas adaptées à notre problématique.

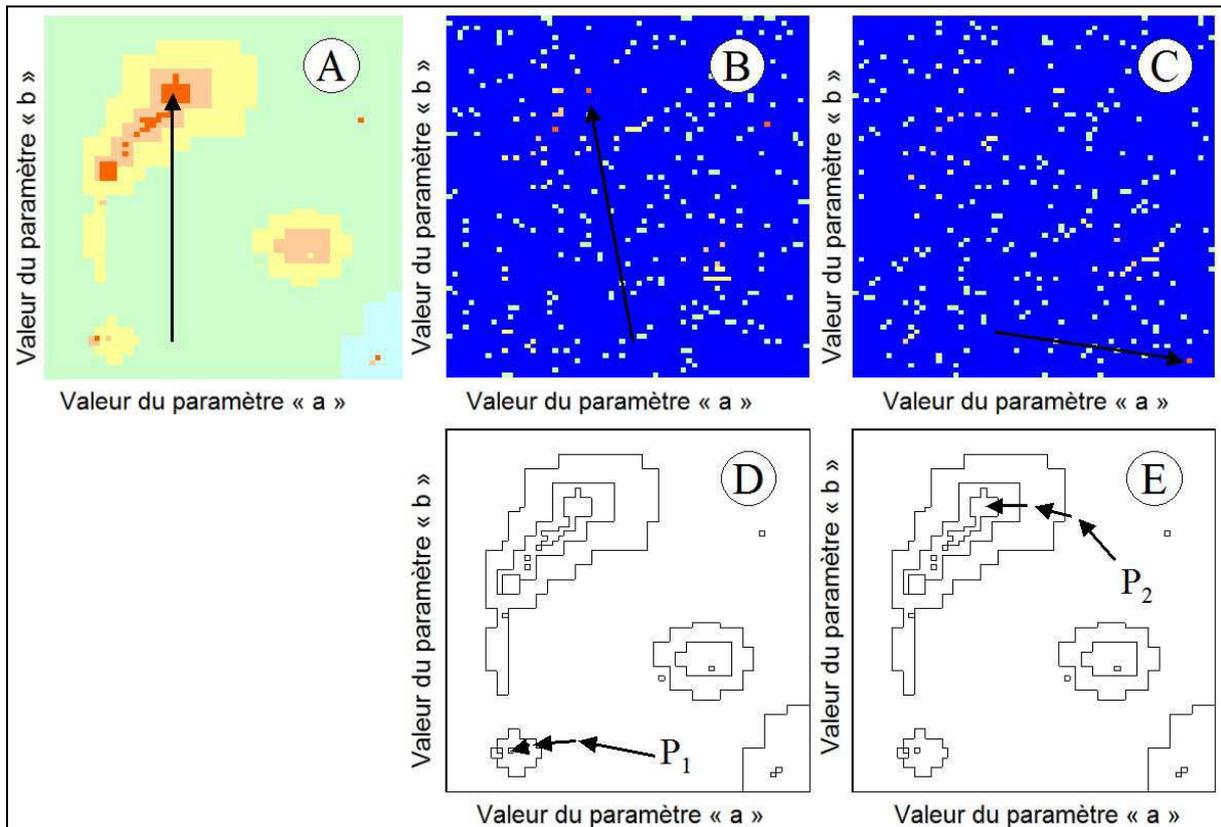
Optimisation par recherche systématique sur grille

La recherche sur grille consiste à calculer les valeurs de la fonction critère (par exemple le Coefficient de Corrélation de Rang de Spearman ρ) pour toutes les valeurs prises par les paramètres, en faisant varier celles-ci entre des bornes définies et avec un pas³¹ empirique raisonnable. L'optimisation permet de retenir un n-uplet de valeurs des n paramètres qui produit la valeur optimale de la fonction critère (par exemple une valeur élevée de ρ). Typiquement, cette valeur optimale est recherchée en examinant la topologie des valeurs prises par la fonction critère dans l'espace à n dimensions correspondant aux n paramètres. Pour les cas les plus simples (un seul ou deux paramètres à optimiser), ceci peut être réalisé aisément en créant une représentation graphique. Pour l'optimisation de deux paramètres, il est courant de créer un graphique avec des « courbes de niveau » dans lequel les valeurs prises par la fonction critère sont représentées par une échelle de couleur (Tomassone *et al.* 1983). Cette démarche permet de révéler l'existence éventuelle de plusieurs plages de valeurs des paramètres donnant des valeurs optimales locales de la fonction critère, par exemple des zones avec des valeurs élevées de ρ (Figure 19-A). Dans un tel cas, le choix du couple de valeurs des paramètres considéré comme optimal est moins aisé. En pratique, on retiendra le

³¹ Au sens de constante d'incrément, « step » dans plusieurs langages de programmation

cœur d'une zone où ρ est élevé et varie peu, constituant un « dôme de gradient » quand les paramètres varient (Tomassone *et al.*, 1983).

Au-delà de deux paramètres à optimiser, l'examen de la topologie des valeurs prises par la fonction critère dans un espace à n dimensions est plus compliqué. Il peut uniquement être réalisé à l'aide de représentations partielles, comme par exemple celles obtenues par analyse en composantes principales.



Optimisation par tirage aléatoire

Cette méthode permet de limiter le calcul de la fonction critère à des n-uplets de valeurs (correspondant aux n paramètres à optimiser) tirés au hasard. Le meilleur n-uplet du tirage est alors considéré comme l'optimum (Figures 19-B et 19-C). Le nombre de n-uplets comparés lors d'un tirage est empirique et peut varier d'une étude à l'autre. Le temps de calcul est souvent le critère prépondérant pour ce choix d'effectif. Plusieurs tirages successifs sont parfois réalisés pour évaluer la variabilité et l'incertitude sur les valeurs considérées comme optimales pour chacun des paramètres. Le principal point faible de cette méthode est que l'optimum produit par les tirages aléatoires réalisés par le modélisateur peut conduire à un modèle éloigné des réalités biologiques sous jacentes qu'il cherche à approcher, tel qu'illustré dans la Figure 19-C.

Optimisation par descente (ou remontée) de gradient

L'optimisation par descente (ou remontée) de gradient consiste à rechercher par itérations le minimum (ou maximum) d'une fonction critère lorsque cette valeur n'est pas accessible directement par calcul. Une illustration de cette démarche est présentée sur les Figures 19-D et 19-E pour le cas particulier de l'optimisation de deux paramètres. La première itération démarre à partir d'un point d'initialisation choisi empiriquement ou tiré au hasard sur la représentation de la fonction. La pente en ce point indique la direction où l'on peut escompter trouver un minimum (ou un maximum). Cette pente est calculée et l'itération conduit à l'identification d'un deuxième point que l'on espère plus proche du minimum (ou maximum). La distance entre les deux points (le « pas » de l'itération) est définie de manière empirique. En se déplaçant ainsi par itération, et en réduisant le pas à chaque itération, on se rapproche rapidement d'un optimum. Parmi les nombreuses méthodes de descente de gradient décrites, l'algorithme de Newton est un des plus anciens (décrite par Isaac Newton et publiée en 1711 par William Jones³²). Tous ces algorithmes sont très performants et nécessitent un temps de calcul très court, mais leur mise en oeuvre suppose de connaître au préalable une expression analytique de la fonction critère. En effet, il faut connaître ou pouvoir estimer la dérivée (matrice Jacobienne dans le cas de n paramètres à optimiser) de la fonction critère. L'algorithme de Levenberg-Marquardt (Marquardt, 1963), qui compte parmi les plus

³² Cette publication est accessible sous diverses formes, par exemple au lien suivant : <http://www.newtonproject.ox.ac.uk/view/texts/normalized/NATP00204>

couramment utilisés, est encore plus performant mais sa mise en oeuvre est encore plus complexe car il implique le calcul des dérivées secondes.

Outre l'absence occasionnelle de convergence, la mise en oeuvre des méthodes de descente (ou de montée) de gradients peut se heurter à un autre écueil important : les itérations peuvent converger vers des optimums locaux situés au cœur d'étroites cuvettes (ou dômes) de gradients locaux, tel qu'illustré dans la Figure 19-D. Ces solutions risquent donc d'induire en erreur le modélisateur par rapport aux mécanismes sous jacents des phénomènes qu'il cherche à approcher. Cet écueil est décrit dans de nombreux domaines où l'optimisation par descente de gradient est utilisée (Tomassone *et al.* 1983).

III-1.4 Considérations pratiques pour modéliser la dynamique de la sporée primaire de *Venturia inaequalis*

La modélisation de la dynamique de la sporée primaire de *V. inaequalis* à partir de données de terrain comporte des contraintes qui orientent le choix de la méthode d'optimisation. Dans ce contexte, où la fonction critère la plus adaptée est la corrélation de rang (par exemple le Coefficient de Corrélation de Rang de Spearman ρ), l'optimisation est mathématiquement un problème très difficile :

- la fonction critère ρ ne peut pas avoir d'expression analytique et n'est donc pas dérivable;
- c'est une fonction discrète car les rangs changent par bonds ; ceci rend très difficile l'approximation numérique de la valeur des pentes;
- ρ est une fonction de l'échelle de temps R , qui est elle-même une somme de fonctions $R(T_j)$ de centaines de variables (les températures journalières T_j pour toutes les années considérées dans le jeu de données de terrain);
- les paramètres a , b , c et d de la fonction R sont liés entre eux par les contraintes :
 $a < b$; $b < c$ et $c < d$.

L'ensemble de ces contraintes compromet l'utilisation d'une méthode classique de descente de gradient.

Sur cette base, et du fait des inconvénients identifiés pour la méthode d'optimisation par tirage aléatoire, la recherche systématique sur grille apparait comme la méthode à privilégier quand le temps de calcul le permet. De nombreuses grilles doivent être générées pour évaluer des combinaisons de paramètres en faisant varier leurs bornes et le pas des itérations.

Dans le cas du présent travail de thèse le choix pragmatique a été fait de rester en deçà d'un jour de calcul machine pour chaque séquence d'optimisation correspondant à l'évaluation de la fonction critère pour tous les n-uplets d'une grille. La mise en œuvre de ces principes sera présentée dans le chapitre suivant.

Chapitre III-2 : Optimisation numérique d'une nouvelle échelle de temps et application pour modéliser la dynamique de projection des ascospores de *Venturia inaequalis*

Les résultats présentés dans ce chapitre font l'objet d'une publication dans *Plant Pathology* : **C. Roubal and P. C. Nicot (2016)**. Apple scab: numerical optimization of a new thermal time scale and application for modelling ascospore release in southern France, **65** : 79-91.

Abstract

Adequate protection of apple trees during the primary contamination period is a cornerstone for management of apple scab. Correct timing of spring treatments is fundamental and thus, much effort has been devoted to forecasting ascospore release by *Venturia inaequalis*. Most models rely on degree-day accumulation starting from a biofix date established yearly on the basis of biological observations. Here, the potential of using a single calendar date as a biofix and new types of time scales were explored, with the help of numerical optimization with field-collected data. Using data acquired between 1996 and 2008, the daily rate of development for *V. inaequalis* primary inoculum was assessed by fitting generic time scale functions, a method that requires the smallest number of assumptions about the effect of temperature on the biological phenomenon. An optimal calendar biofix was established for Provence and use of non-linear functions relating pseudothecial development rate to temperature for accumulating thermal time was compared with the usual linear response in standard degree-day models. A model was then constructed using four additional years of data for validation. The predictive value of the model was further improved by adjusting the time scale with 'accelerating rules' to take into account the positive influence of rainy days on pseudothecial maturation prior to ascospore release. However, 'halting rules' inserted in the time scale to account for dry days during the ascospore release period strongly reduced the predictive value of the model for southern France, suggesting the possible occurrence of strains adapted to dry conditions.

Introduction

Venturia inaequalis, the causal agent of apple scab, is of major economic concern for apple production and its control entails a large number of fungicidal treatments (Carisse *et al.*, 2007, 2009). It was estimated that 75% of pesticide use on apples aims to control fungal diseases and 70% of those fungicide treatments target apple scab (Creemers & van Laer, 2006). Treatments against apple scab typically start in early spring to protect the first unfolding leaves against primary inoculum, which consists mostly of ascospores (Stensvand *et al.*, 1997). If early treatments are not successful, secondary inoculum (consisting of conidia) is produced on diseased tissue and polycyclic epidemics may develop in the orchard, requiring numerous additional treatments during the growing season (Carisse *et al.*, 2009). Conversely, if disease development is prevented until the ascospore supply is depleted in early summer, subsequent fungicide sprays against scab may be reduced and, in some cases, omitted altogether (Stensvand *et al.*, 2005). This is the general situation in southern France, although complicating factors such as airborne contamination from neighbouring orchards or overwintering of conidial inoculum have been reported in other parts of Europe (Holb *et al.*, 2005). The pathogen is known to overwinter primarily as pseudothecia present on leaf litter. During this period, the pseudothecia undergo a progressive maturation process, which results in the release of ascospores in the spring, a phenomenon that has been shown to be triggered by rain events (Rossi *et al.*, 2000).

Much research effort has been dedicated to predicting the beginning and end of the presence of primary inoculum (Holb, 2008), as well as developing models to predict the dynamics of maturation and ascospore release on the basis of climatic factors. These models have been based on thermal, rather than physical, time scales (Lovell *et al.*, 2004). The basis for this concept is that the kinetics of biological phenomena are influenced by temperature and in apple scab models, thermal time was defined as the accumulation of a temperature function relating the pseudothecial maturation rate to temperature. The 'New Hampshire (NH) model' developed by Gadoury & MacHardy (1982a), and others derived from it (Lagarde, 1988; Schwabe *et al.*, 1989; Stensvand *et al.*, 2006a), have provided useful tools for apple growers worldwide. The NH model was built by fitting a linear regression equation to probit-transformed data on the percentage of mature ascospores plotted against a thermal time scale consisting of degree-day accumulation (base = 0°C) from the first appearance of ascospores in the spring. This probit regression approach, used to select the most appropriate degree-day base (among possible temperatures between 0 and 6°C), relied on the assumption that the law relating pseudothecial maturation rate to degree-day accumulation was a Gaussian function.

After a reverse probit transformation, a sigmoid curve was then obtained and used for the prediction of ascospore release based on degree-day accumulation, starting at a date commonly referred to as 'biofix' (Gadoury & MacHardy, 1982a). This type of thermal time scale and the use of degree-days as a temperature function have been largely adopted worldwide.

Successful prediction of ascospore release has sometimes required adjustments to the specific shape of the maturation curve to fit local data (Schwabe *et al.*, 1989; Stensvand *et al.*, 2006a). The need for such adjustments could be related to the influence of climate factors not taken into account by the initial NH model (Xu *et al.*, 1995; Rossi *et al.*, 2000; Stensvand *et al.*, 2005, 2006a,b). For example, improvements of prediction have been obtained by taking into account the effect on pseudothecial maturation of long dry periods during ascospore release (Rossi *et al.*, 2000; Stensvand *et al.*, 2005, 2006a) and of the occurrence of rain before the ascospore release period (Stensvand *et al.*, 2006b). Another possible explanation for the need to make adjustments could be that the use of degree-days does not constitute an optimal time scale for predictions. For example, in the model developed by James & Sutton (1982a,b) to describe pseudothecial maturation and predict ascospore release, the best predictions were achieved when using time scales defined as sums of second order polynomial functions of temperature, rather than the degree-days, which represent a simple first order function. Although time scales based on nonlinear temperature functions are routinely used for modelling in several fields of research, including the description of insect pest development (Damos & Savopoulou-Soultani, 2012), they have rarely been used for plant pathogenic fungi until recently (Xu, 1996; Legler *et al.*, 2012; Battilani *et al.*, 2013). Notable exceptions include the foundational modelling work of Analytis (1977) on the development of 10 pathogenic fungi. As pointed out by Xu (1996) the response curves that relate the rate of development of a fungal pathogen to temperature are bell-shaped, rather than linear.

Another method to improve the predictions provided by the NH model has relied on using different types of biofix. In the original NH model, the biofix corresponded to the first observation of mature ascospores in pseudothecia collected from leaves stored on the ground in wire-mesh baskets (Gadoury & MacHardy, 1982a). Other types of biofix used by different workers were the date of first detection of ascospores in spore traps or dates selected on the basis of the phenological growth stages of the trees (for example bud break) (Stensvand *et al.*, 2005). However, all these methods provided somewhat variable results and their application for regional predictions has often been a topic of controversial discussions between advisers (Creemers & van Laer, 2006; Eikemo *et al.*, 2010). An alternative type of biofix, a fixed

calendar date, was used by Beresford (1999) in New Zealand. This calendar-based biofix presented the advantage of combining simplicity and pertinence.

The objectives of the present study were (i) to evaluate the benefit of a thermal time scale that uses a nonlinear function to relate the rate of pseudothecial maturation of *V. inaequalis* to temperature, (ii) to define a calendar-based biofix, (iii) to construct a predictive model of ascospore release and validate it with data from four additional growing seasons, and (iv) to explore possible predictive improvements by taking into account an effect on pseudothecial maturation of long dry episodes during the ascospore release period and of the occurrence of rain before this period.

Materials and methods

Pseudothecial maturation and ascospore release

From 1996 to 2013, batches of approximately 1000 scabbed leaves were collected in autumn from organic orchards (cv. Golden Delicious) located in the vicinity of Avignon in the Rhône Valley. Each year, one orchard was selected on the basis that no pesticide treatment had been applied and that apple scab had been prevalent during the season (20–90% of leaves showing scab spots). Collected leaves were brought back to the station of the Organisation Nationale de la Protection des Végétaux and arranged on the ground over a 1 m² area under chicken wire, 5 m from an agrometeorological station belonging to the network of the French Ministry of Agriculture (GPS coordinates 43.908228, 4.883370). The leaves were examined regularly for possible degradation by earthworms or other organisms feeding on litter. Earthworm degradations were never observed but application of metaldehyde on the perimeter of the area was necessary as a barrier against slugs and snails. Starting in early January, random samples of approximately 50 leaves were collected every week and observed under a stereomicroscope (×20 to ×40 magnification) to detect the presence of pseudothecia. Following the detection of the first pseudothecia (usually in late January), leaf samples were collected one to three times a week and each time a total of 50 pseudothecia were crushed and examined under the microscope (×100 to ×200 magnification) for presence of asci and ascospores. Ascospore maturity was assessed on the basis of their morphology and pigmentation as described by Gadoury & MacHardy (1982b). Each year, the date of the first observation of mature ascospores was used as a reference ‘biofix’ in the modelling work.

Ascospore release was quantified on batches of glass slides placed on the chicken wire over the leaves and renewed (in the same positions) after each occurrence of rain. Within 1 day after a rain event, 10 glass slides were observed under the microscope and the ascospores

were counted on each slide for seven replicate zones, each 2 mm wide × 22 mm long. These observations were carried out from the first detection of differentiated asci in the pseudothecia, until no more ascospores were detected on the glass slides for several consecutive rain events (usually end of May). To ensure that further release would not escape detection after the end of the observation period, a final ascospore count was carried out following an artificial rain episode achieved by sprinkling the leaves and keeping them wet for three successive days. To compare the dynamics of ascospore release over different years, the numbers were expressed as a percentage of the total yearly spore counts (Gadoury & MacHardy, 1982a).

Weather data

Data were collected from the agrometeorological station mentioned above. This CIMEL 140 device (CIMEL Electronique, Paris, France) was positioned at a height of 1.50 m above the ground and recorded air temperature every 20 min. The output consisted of daily averages, each computed from 72 data values. Over the period from 1996 to 2013, a total of 5173 daily averages were computed ranging from -5 to 26°C between 1 September and 31 May, with 98% of the values between 3 and 20°C . The weather station also recorded hourly rain intensity with a 0.2 mm tipping bucket rain gauge.

Construction of a generic thermal time scale and selection of a calendar biofix

To investigate new temperature functions describing the relationship between the daily rate of pseudothecial maturation R and the average daily temperature T a specific mathematical function was not arbitrarily selected. Instead, the basic hypothesis was used that $R(T)$ is equal to zero for T below a minimum threshold, increasing to a maximum value with increasing T and then decreasing to become null when T is higher than a maximum temperature threshold. A simple proteiform function, describing, with a limited number of parameters, the general shape of such a unimodal curve, consists of a succession of five linear segments as described in Figure 1. This generic function, referred to as ‘ABCD’ function in the present study, is described with four parameters a , b , c and d (Table 1). It allows approximation of the possible asymmetry and ‘peakness’ of the unknown $R(T)$ function describing the actual complex biological phenomena and enables estimation of the value of T for maximum $R(T)$. Interestingly, the degree-day temperature function of the NH model represents a particular case of the ABCD function, with $a = 0$ and a linear rate increase with increasing temperature.

Table 1. Definition of the temperature functions (R) used for determining the daily rate of pseudothecial maturation and assessment of the link between ascospore release dynamics and thermal time scales

Type of thermal time scale	Equation of the R(T) function	Parameters providing the highest p value	Biofix	Spearman's rank correlation coefficient p
NH (degree-days – base 0) (Gadoury & MacHardy, 1982a)	$R(T) = T$ if $T > 0$ C; 0 otherwise	reference	First observation of mature ascospores 1 January	0.877 0.875
James & Sutton (James & Sutton, 1982a,b)	$R(T) = 0.0031 + 0.0546*T - 0.00175*T^2$	reference	1 January	0.911
'ABCD'	$R(T) = \{(T - a)/(b - a)$ if $(T > a$ and $T < b)$; 0 otherwise} + {1 if $(T \geq b$ and $T \leq c)$; 0 otherwise} + $\{(-T + d)/(d - c)$ if $(T > c$ and $T < d)$; 0 otherwise}	a = -4 b = 5 c = 23 d = 31	1 January	0.926
Analytis (Analytis, 1977)	$R(T) = k*(T - a)^b*(c - T)^d$ if $T > a$ or $T < c$; 0 otherwise	a = 5 b = 0.96 c = 59 d = 2.51 k = 230000	1 January	0.922
Modified Gauss	$R(T) = (1/(1 + a^{(b-T)}))* \exp[-(T - c)^2/d^2]$	a = 2.1 b = -1 c = 10 d = 15	1 January	0.924

T = average daily temperature (expressed in °C); a, b, c, d = parameters of the R(T) equations.

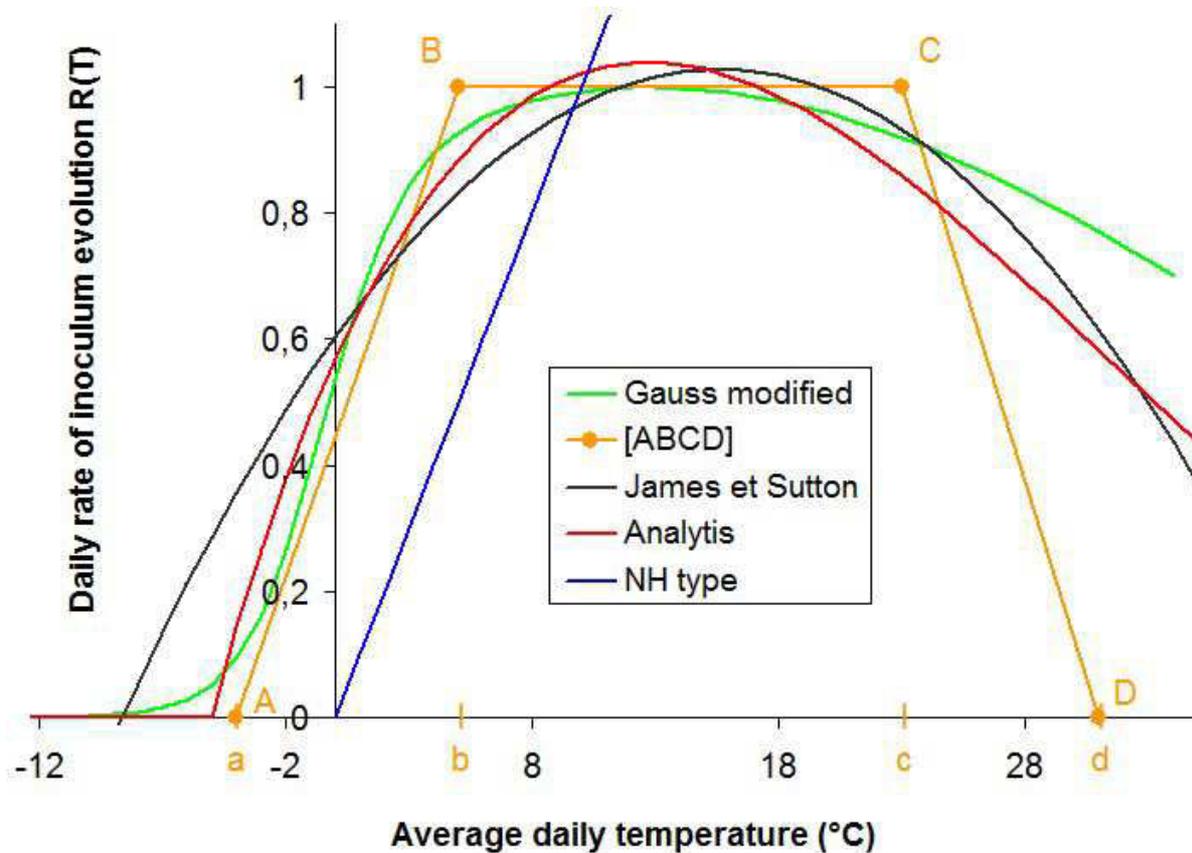


Figure 1. Temperature response functions used for describing the relationship between the daily rate of pseudothecial maturation R and the average daily temperature T for ascospore release models. The definitions of the functions are provided in Table 1.

Using 11 sets of experimental data collected from 1996 to 2008, the ABCD temperature function was optimized and parameterized as described below. At the same time, to explore the pertinence of using a calendar biofix, 19 biofix dates (at approximately 10-day intervals) were evaluated, between 1 September and 1 March.

Parameterization of the temperature function

The parameterization of the temperature function was carried out with a method that does not require prior knowledge of the underlying temperature response of the pseudothecial maturation. This approach was used to avoid the a priori selection of an arbitrary function relating spore release to the thermal time scale (as done previously for the NH model; Gadoury & MacHardy, 1982a), when trying to define the most appropriate rate response to temperature for pseudothecial maturation. The present method relied on the fact that the function for the prediction of cumulated spore release would be a strictly increasing function of the thermal time. This allowed the parameterization of temperature functions to be optimized using Spearman's rank correlation ρ (Sheskin, 2007), which is commonly used to

assess the monotonic relationship between two variables (Zou *et al.*, 2003). In the context of the present study, ρ was defined as:

$$\rho = 1 - (6 * \sum (r_{\text{thermaltime}} - r_{\text{ascosporerelease}})^2 / (n * (n^2 - 1))),$$

where n was the number of data points (days of ascospore release) in the data set, and $r_{\text{thermal time}}$ (abbreviated as r_{ts}) and $r_{\text{ascospore release}}$ (abbreviated as r_{ar}) were, respectively, the ranks of a given data point on the x axis (the thermal time) and on the y axis (representing the cumulated percentage of released ascospores). If ρ is computed for the data of a single year, its value is necessarily 1, as the ranks increase together for the thermal time (r_{ts}) on the x axis and for the y axis (r_{ar}). When computing ρ for the data of several years, its value is ≤ 1 , because the overall ranks do not necessarily increase together. Thus, the more pertinent a temperature function is for calculating thermal time over all years, the more the ranks r_{ts} and r_{ar} will increase together when examining the complete 11-year data set. For a given temperature function, the most pertinent set of parameters should thus be that for which ρ takes a value closest to 1. In other words, a value of ρ nearest to 1 characterizes the parameters for which the cluster of data points is closest to the ideal and unknown curve that describes the dynamics of cumulated spore release.

Selection of a biofix

For each of the 19 biofix dates, large numbers (>100 000) of different sets of parameter values (representing combinations of a , b , c and d values between -20 and 40) were tested, using the algorithm shown in Figure 2. Such an approach could also be useful for parameterizing a wide range of biological models. For a given biofix date, the set of a , b , c and d values providing the highest ρ was considered as the set of optimized parameters. To conform to the definition of the ABCD function, only sets of values fulfilling the following relationship were evaluated: $a < b$ and $b \leq c$ and $c < d$.

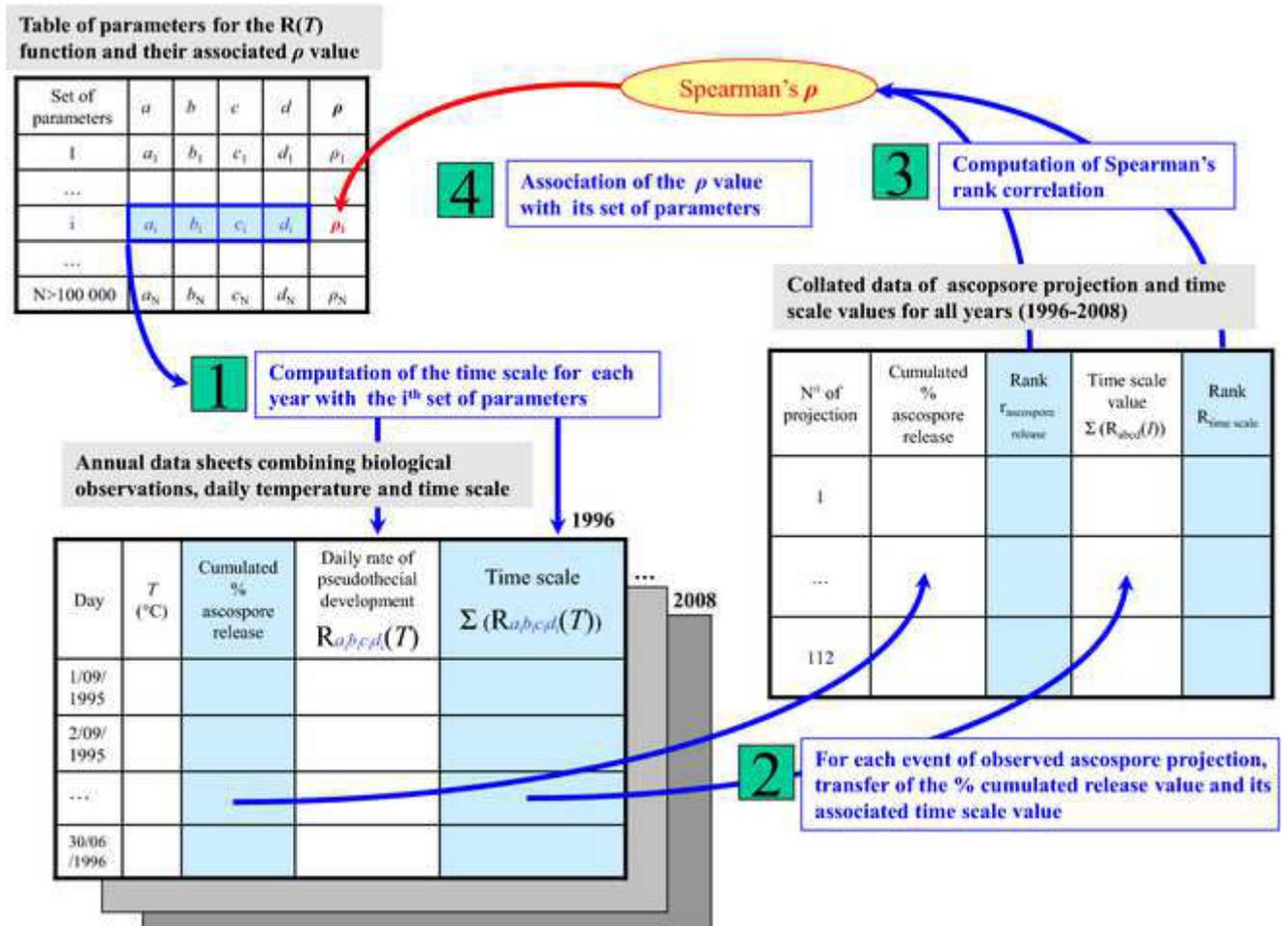


Figure 2. Algorithm showing the four steps used for the computation of Spearman's ρ for each set of parameters tested for the $R(T)$ function describing the daily rate of pseudothecial maturation.

To select the most pertinent calendar biofix among the 19 dates tested, the associated ρ values were examined (Fig. 3). Two additional computations were performed to ensure that the choice was not biased by any calculation artefacts. First, the parameterization step described above was carried out and the corresponding ρ values were computed for additional dates surrounding the selected biofix (each day from 20 December to 10 January). This allowed the stability of the ρ values in this period to be verified. Secondly, the parameterization step described above was again carried out and the corresponding ρ values were computed for the 19 biofix dates, using a modified Gauss function (Table 1) as a temperature function (using 8000 sets of parameters for each date). This determined whether the best biofix date, using thermal time based on the ABCD function, was similar to that using the other temperature functions.

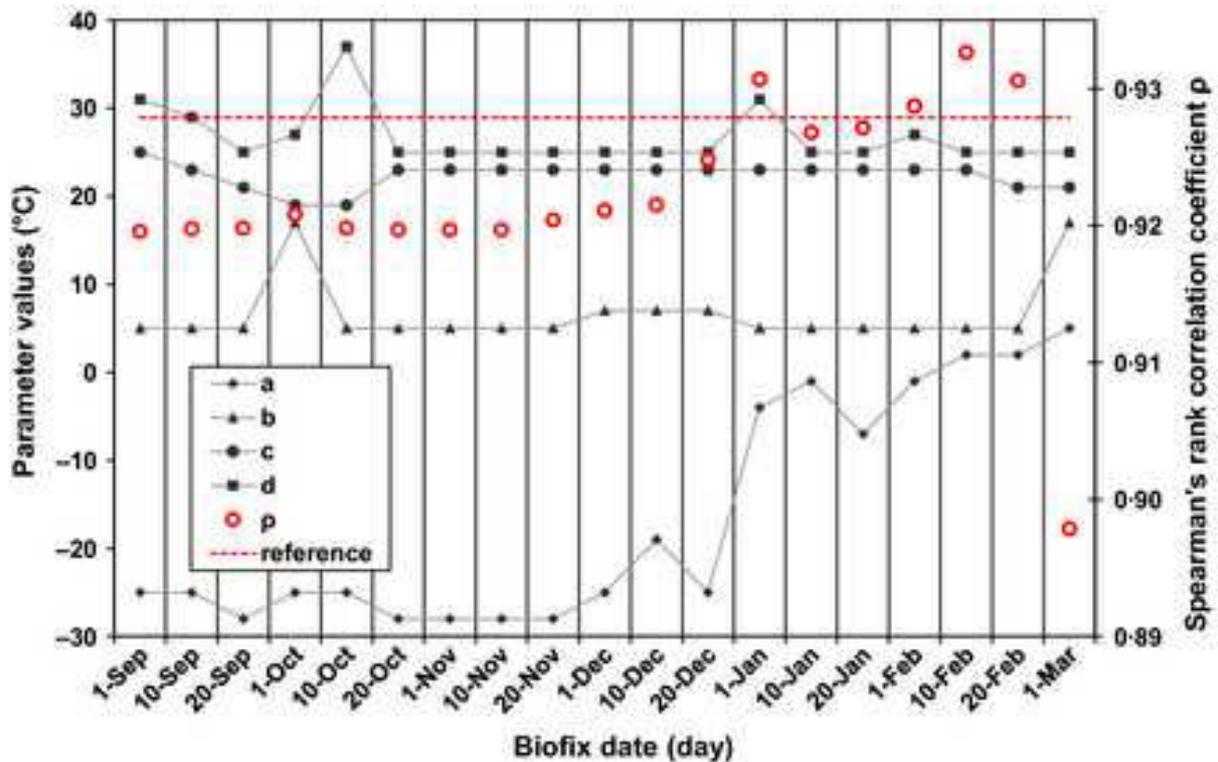


Figure 3. Parameterization of the ABCD thermal time scale for different biofix dates. For a given biofix date, the set of shown parameter values (*a*, *b*, *c* and *d*, represented respectively by diamond, triangle, circle and square symbols) is that providing the highest level of statistical dependence between observed data and the calculated sum of daily rates of pseudothecial maturation, as evaluated with Spearman's rank correlation ρ (red empty circles). As a reference, the red dotted line indicates the value of ρ for a biofix corresponding to the date of first appearance of ascospores, as used in the NH model.

The selected biofix date was then used to compare the ABCD temperature function to other $R(T)$ functions with similar shapes and to the degree-day function used in the reference NH model (Gadoury & MacHardy, 1982a).

Comparison of thermal time scales

Based on the shape of the parameterized ABCD temperature function, two continuous mathematical functions were selected for comparison, among those previously used for the description of curves with such shapes (Kontodimas *et al.*, 2004; Jalali *et al.*, 2010): the model proposed by Analytis (1979) to describe fungal development, and the modified Gauss function as shown in Table 1. These two additional temperature functions were optimized and parameterized using the same algorithm as described above. In addition to the degree-day function used in the reference NH model, comparisons were also carried out (Table 1) with a 2nd order polynomial function (Fig. 1) as proposed by James & Sutton (1982b) to relate average daily temperature to pseudothecial maturation rate. The thermal time scales based on

all these temperature functions were compared on the basis of Spearman's rank correlation ρ as described above. The time scale providing the highest value of ρ was retained for the rest of the study.

Construction and validation of a predictive model for ascospore release

Based on the ABCD function described above, a model was constructed to fit ascospore release as a function of thermal time. Using 11 data sets from 1996 to 2008, regression analysis was carried out with the Levenberg–Marquardt algorithm (Marquardt, 1963) to parameterize the 33 possible functions proposed by the CurveExpert v. 1.3 software (<http://www.curveexpert.net>). Residual analysis and a Student's t-test were used to compare the fit of this ABCD-based model with that of a reference NH-based model adapted to climatic conditions and dynamics of ascospore release in southern France (Lagarde, 1988).

The ABCD-based model was then validated with data sets of 2009, 2011, 2012 and 2013 and its predictive value was compared to that of the reference NH-based model. The models were compared on the basis of the size and distribution of residuals and on the frequency of over- and underestimation of observed ascospore release data.

Adaptation of the thermal time scale to the occurrence of dry and rainy periods

To take into account the possible slowing down effect of prolonged dry periods on the release of ascospores, halting rules (Stensvand *et al.*, 2005) were applied to the thermal time scales. They consisted of suspending the accumulation of daily rate of pseudothecial maturation when seven dry days occurred consecutively.

As the occurrence of rainy days before the onset of ascospore release was also reported to influence the maturation process (Stensvand *et al.*, 2006b), this phenomenon was investigated in the context of southern France. For this, the relation between the number of rainy days before ascospore release and the estimated date of its onset was examined through regression analysis, using data sets from 1996 to 2008.

In a first step, the period considered for the quantification of rainy days was defined as the month preceding the first ascospore maturity and the minimal amount of recorded rain needed for a day to be considered as 'rainy' was 0.2 mm (Stensvand *et al.*, 2006b). The onset of ascospore release was assessed as the date when 10% of cumulated ascospore release was reached. This date was estimated each year by linear interpolation from the observed data. Only 10 of the 11 data sets were used at this stage, as the dynamics of ascospore release did

not allow an accurate interpolation in 2000. On that year, the first rain occurred 40 days after the observation of the first mature ascospores and resulted in the sudden release of 41% of the total ascospore stock (Fig. 4). The 10 years were ranked according to the timing of estimated 10% ascospore release dates. Regression analysis was then carried out on the number of rainy days of a year versus its rank for ascospore release.

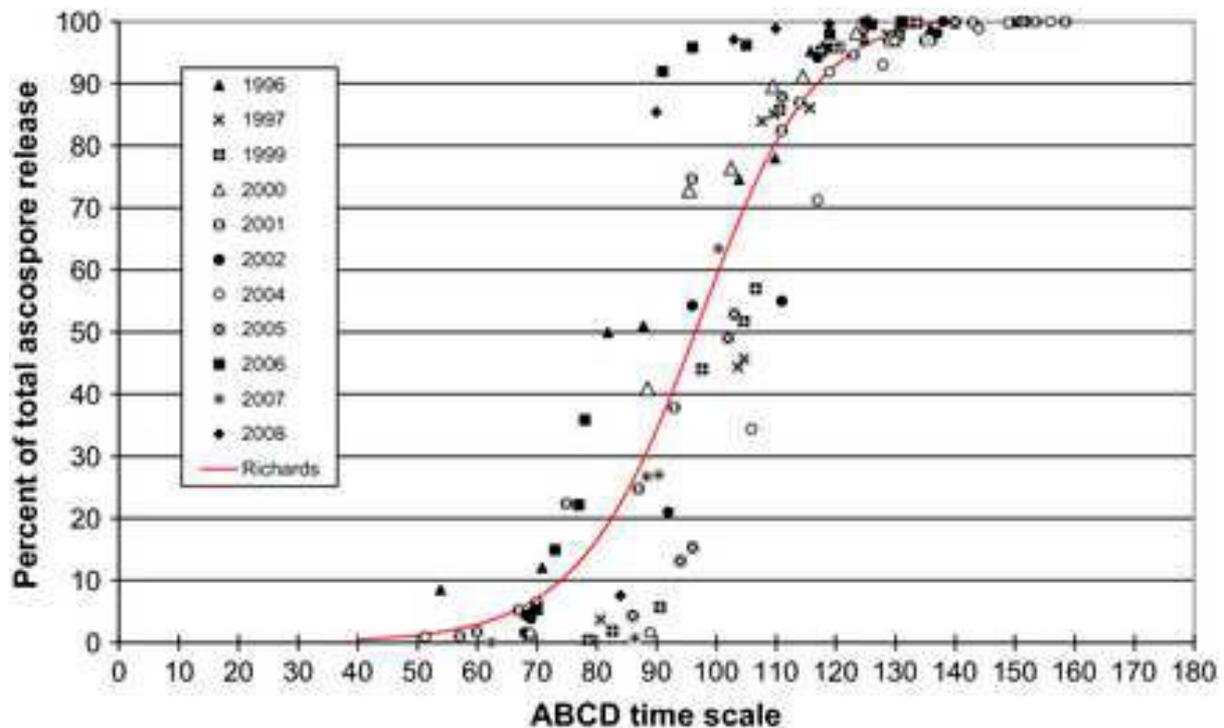


Figure 4. Cumulated ascospore release observed over 11 years and regression obtained with Richard's model (red line), using the ABCD time scale function.

In a second step, the relation between the number of rainy days before ascospore release and the estimated date of its onset was refined. For this, the minimal amount of recorded rain needed for a day to be considered as 'rainy' was adjusted (among 29 threshold values between 0.2 and 3 mm) to optimize the fit of the regression line. These optimized thresholds and regression lines were then used to adjust the ABCD thermal time scale. The adjustment consisted of adding an 'acceleration term' $v \cdot RD$ to the cumulated daily rate of pseudothelial development, where RD represented the number of rainy days and v an acceleration coefficient. The value of v , and the two dates defining the period influencing the timing of the onset of ascospore release, were established applying the same algorithm of numerical optimization used above to parameterize the ABCD thermal time scale. In this case, the link between the ascospore release dynamics and the thermal time was assessed for all possible

values of v and all dates between 9 December and 9 March. Again, it relied on Spearman's rank correlation ρ , which allowed the comparison of continuously increasing temperature functions of thermal time scales without any knowledge about the specific shape of the ascospore release curve. The optimized parameters providing the highest ρ value were used to define an improved 'rain sensitive' ABCD thermal time scale, referred to in the rest of this paper as "rABCD" thermal time scale. This new thermal time was then used to construct a new predictive model for ascospore release.

Construction and validation of an adjusted model for ascospore release

Based on the rABCD function, a new model was constructed to fit ascospore release as a function of time. The same regression method was used as described above for the construction of the basic ABCD-based model with functions proposed by the CurveExpert v. 1.3 software. Residual analysis and a Student's t-test were then used to compare the fit of this adjusted rABCD-based model with that of the basic ABCD-based model.

The rABCD-based model was then validated with data sets of 2009, 2011, 2012 and 2013 and its predictive value was compared to that of the basic ABCD-based model. They were compared on the basis of residual analysis and a Student's t-test.

Results

Observed ascospore release

Over the 13 years of observations, the first mature ascospores were recorded over a broad range of calendar dates, spanning from 7 February to 27 March (Table 2). The first and last dates of ascospore release also varied widely over the years. The total numbers of ascospores counted over a season varied from less than 500 to over 48 000. Due to the low spore counts, the data from 1998 and 2003 were not considered as sufficiently reliable and were not retained for further analysis. Another year (2000) was somewhat atypical with a 40-day long dry period after the first observation of mature ascospores, which resulted in the release of 41% of the yearly ascospore potential at the first rain. This year was retained for modelling, to take into account the widest possible range of climatic variability.

Table 2. Ascospore release by *Venturia inaequalis* (1996 to 2013) from apple leaves collected each autumn in an untreated organic orchard (cv. Golden Delicious) and stored on the ground near a weather recording station in Avignon, France

Year	Date of observation of first mature ascospores	Date of first ascospore release	Date of last ascospore release	Cumulated ascospore counts over the season
1996	15 February	27 February	2 June	15 155
1997	24 February	16 March	18 May	7 466
1998	2 March	–	–	<500
1999	24 February	26 March	7 June	10 439
2000	23 February	2 April	9 May	610
2001	19 February	27 February	10 June	34 519
2002	20 February	15 March	23 May	6 062
2003	7 March	–	–	<500
2004	27 February	23 February	8 June	48 443
2005	27 March	8 April	1 June	626
2006	3 March	20 March	20 May	7 357
2007	16 February	6 March	7 May	5 875
2008	7 February	9 March	5 May	7 433
2009	16 February	3 March	15 May	25 668
2011	12–13 March	15 March	19 May	17 247
2012	12 March	1 April	31 May	816
2013	15 February	9 March	11 May	2 822

Choice of a biofix

Compared to the biofix of the NH model (first observation of mature ascospores), for which the ρ value was 0.9229, calendar values of the biofix between 1 September and 20 December resulted in lower ρ values of the ABCD thermal time scale (Fig. 3). However, higher or similar ρ values were observed for biofix dates between 1 January and 20 February. These changes coincided with sharp increases in the values of parameter a of the ABCD temperature function. For a biofix on 1 March (and later; data not shown), the ρ value decreased sharply. For the rest of the study, the date of 1 January was used as biofix for all temperature functions except the NH model, which was tested both with a 1 January biofix and with its reference biofix (first observation of mature ascospores). A biofix of 1 January (rather than 20 February, which provided a slightly higher ρ value) was chosen because starting the prediction model at the later date would entail a risk of missing ascospore maturation for years with mild winters. Furthermore, biological data show that the observation of the first ascospore release is preceded by various stages of a maturation process that can start as early as the first week of December (James & Sutton, 1982a; Gadoury *et al.*, 1984). The ρ values for the 11 days before and 9 days after 1 January did not show a high level of variability

(Fig. 5). Furthermore, a biofix of 1 January was also the best when using a modified Gauss function as a temperature function (Fig. 5).

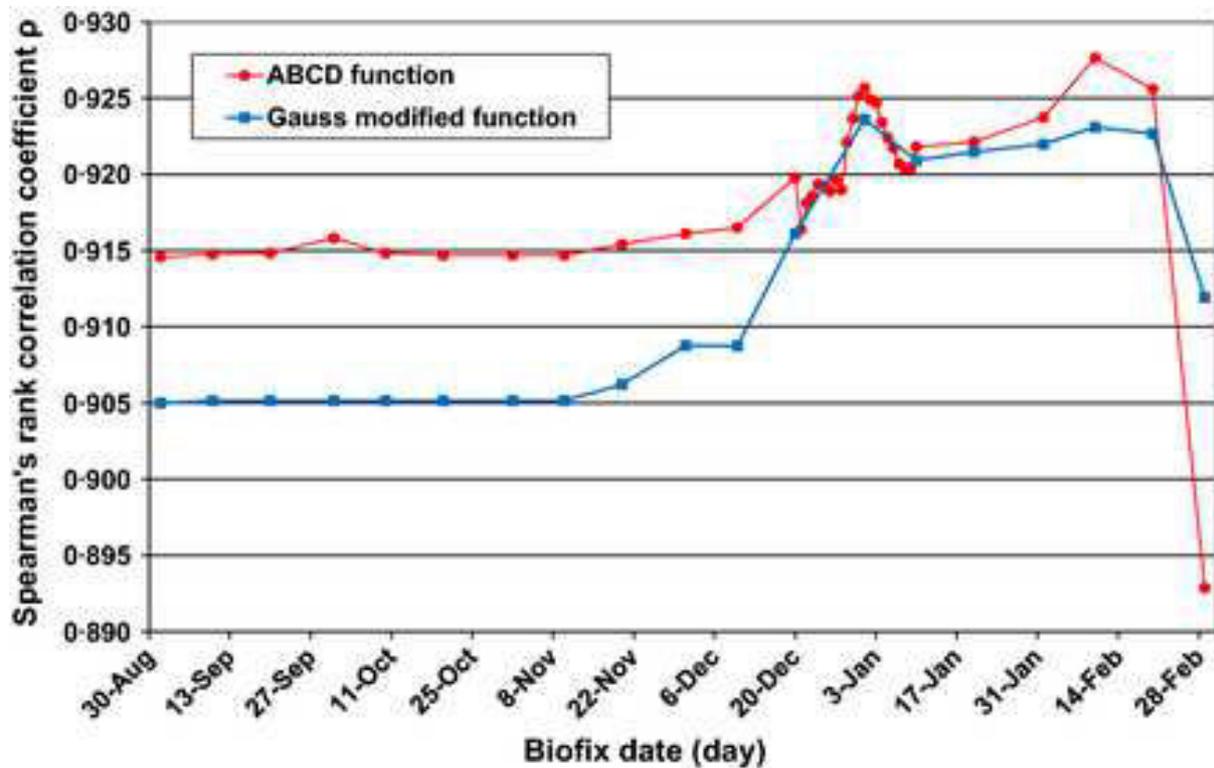


Figure 5. Comparison of the effect of the biofix on the level of statistical dependence between observed data and the calculated sum of daily rates of pseudotheical maturation (evaluated with Spearman's rank correlation ρ) for the ABCD and the Gauss modified thermal time scale functions.

Comparison of thermal time scales

With this 1 January biofix, higher ρ values were obtained with all thermal time scales based on nonlinear temperature functions than with the NH model (Table 1). The ρ value of the NH model remained low when taking the date of the first observation of mature ascospores as a biofix. The ABCD function and the two continuously differentiable functions with similar shapes (modified Gauss and Analytis) all had very similar ρ values. These three functions also had a shape similar to that of the function established by James & Sutton (1982b), which presented a slightly lower but comparable ρ value (Table 1).

Predictive model for ascospore release, using the parameterized ABCD thermal time scale

Based on regression analysis, the best fit to the 11 ascospore release data sets ($R^2 = 0.91$) were obtained with Richard's law, defined as $y = a/[1 + \exp(\beta - \gamma*x)]^{1/\delta}$, where y and x are the

percentage of total ascospore release and the daily accumulation rate for thermal time using the ABCD temperature function, respectively, and with parameters $\alpha = 100$, $\beta = 10.3975$, $\gamma = 0.1053$ and $\delta = 1.1586$. The predicted ascospore release (Fig. 4) did not underestimate the beginning (one minor exception in 1996) nor the end of the risk period represented by the observed presence of ascospores between 1996 and 2008. The distribution of residuals of this ABCD-based model being modal and approximately bell-shaped, a Student's *t*-test was used to compare its fit to that of the reference NH-based model. The residuals of the NH-based model were significantly higher than those of the ABCD-based model ($P < 0.01$).

Model validation with four independent data sets from 2009 to 2013

The ABCD-based predictive model and the reference NH-based model were used to forecast ascospore release from 2009 to 2013. Predicted values were compared to observed ascospore counts in 2009, 2011, 2012 and 2013. Neither model predicted ascospore release very accurately (Fig. 6), with absolute values of maximum residuals as high as 64.4 (2 April 2011) and 32.5 (17 April 2012) for the reference and the ABCD-based models, respectively (Table 3). The NH-based model regularly overestimated the cumulated percentage of released ascospores (2 exceptions among 48 observations between 2009 and 2013). In contrast, the residuals for the ABCD-based model were not systematically positive and the overall amplitude of the deviation was always smaller (Table 3). For three of the four years, both the average residual values and the averages of the absolute values of the residuals were remarkably smaller for the ABCD-based model. The residuals of the NH-based model were significantly higher than those of the ABCD-based model ($P < 0.01$).

Table 3. Validation (with observed data from 2009 to 2013 seasons) of the models developed in the present study for the prediction of ascospore release by *Venturia inaequalis*

Model/year	Average of absolute values	Residuals ^a		Amplitude of deviation	Number of overestimates	Number of underestimates
		Maximum positive	Maximum negative			
NH-based reference model						
2009	10.50	–	–60.20	60.2	9/9	–
2011	16.80	–	–64.40	64.4	9/9	–
2012	27.90	–	–57.80	57.8	13/14	–
2013	12.70	0.50	–32.50	33.0	15/16	1/16
ABCD-based model						
2009	12.70	30.30	–2.40	32.7	2/9	7/9
2011	12.10	23.70	–24.40	48.1	3/9	6/9
2012	16.45	–	–32.50	32.5	13/14	–
2013	5.02	7.90	–18.00	25.9	10/16	6/16
rABCD-based model						
2009	4.67	7.71	–10.62	18.33	2/9	7/9
2011	11.05	29.93	–14.39	44.32	3/9	6/9
2012	9.85	1.95	–20.76	22.71	13/14	1/14
2013	4.89	3	–19.5	22.5	11/16	4/16

The temperature functions of the NH-based and ABCD-based models are defined in Table 1. The rABCD-based model was constructed from the improved rain sensitive rABCD thermal time scale as described in the Materials and Methods section.

^a Residuals = difference between observed and predicted values of percent cumulated ascospore release shown in Figure 6.

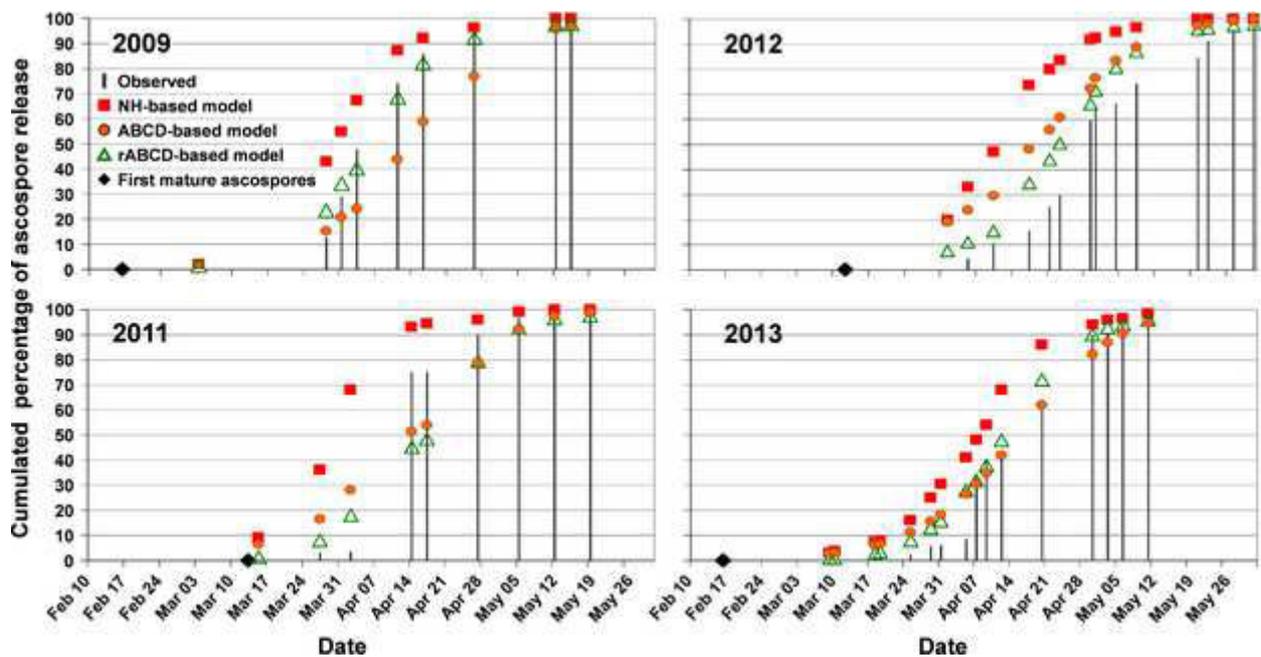


Figure 6. Observed data and comparison of predictions for ascospore release in Avignon, France with three models during four seasons (2009, 2011, 2012 and 2013). The temperature functions of the NH-based and ABCD-based models are defined in Table 1. The rABCD-based model was constructed from the improved rain sensitive rABCD thermal time scale, as described in the Materials and Methods section.

Taking into account periods of dryness during the ascospore release period

Halting rules, applied to the reference NH and the ABCD thermal time scales to account for possible reduction in ascospore maturation during dry days, resulted in lower values of Spearman's rank correlation index (Table 4). The effect was most substantial for the ABCD than for the NH thermal time scale, but in both cases, this indicated that the introduction of these halting rules had no potential to improve the predictive models in the conditions of the present study.

Table 4. Assessment of possible benefits gained by taking into account the occurrence of periods of dryness during the ascospore release period

Type of thermal time scale	Type of biofixs	Climatic factors taken into account to adjust the time scale:	
		Temperature only ρ^a	Temperature + dry days ρ
NH (degree-days – base 0)	First observation of mature ascospores	0.877	0.843
	1 January	0.875	0.847
ABCD-based	First observation of mature ascospores	0.923	0.723
	1 January	0.926	0.721

^a Spearman's rank correlation ρ was used to quantify the link between the dynamics of ascospore release and the thermal time scales

Taking into account rainy events before the ascospore release period

The onset of ascospore release between 1996 and 2008 was significantly affected ($P < 0.05$; $R^2 = 0.80$) by the occurrence of rainy events in winter. Maturity was increasingly delayed with decreasing occurrence of rain. Figure 7 shows this relationship for a recording period of rainy days from 13 January to 21 February and a rain threshold of 2.5 mm. The most pertinent relationships were obtained with rain thresholds between 1.5 and 3 mm, with an optimum for 2.5. The fit of the regression lines decreased clearly below 1.5 mm and beyond 3 mm (data not shown). This phenomenon led to the implementation of an 'acceleration rule' for the daily rate of ascospore development in the ABCD thermal time scale. It consisted of adding $2.1 \times RD$ to the cumulated daily rate of pseudothecial development, 2.1 being the optimized value of the acceleration coefficient ν and RD representing the number of days with ≥ 2.5 mm of rain between 13 January and 21 February. These values and dates were optimized from the comparison of all possible combinations of 28 rain threshold values with 40 values of ν and all possible starting and ending dates of the rain-recording period between 9 December and 9 March. Figure 8 shows one example of such comparisons for all possible starting and ending dates with the particular case of a rain threshold of 2.5 mm and $\nu = 2.1$. For each pair of dates, the ρ values evaluate the relationship between the thermal time and the cumulated percentage of released ascospores. These optimized parameters provided the highest ρ value (0.945) and were used to define the rain sensitive rABCD thermal time scale, which in turn was used for the construction of the new predictive model for ascospore release.

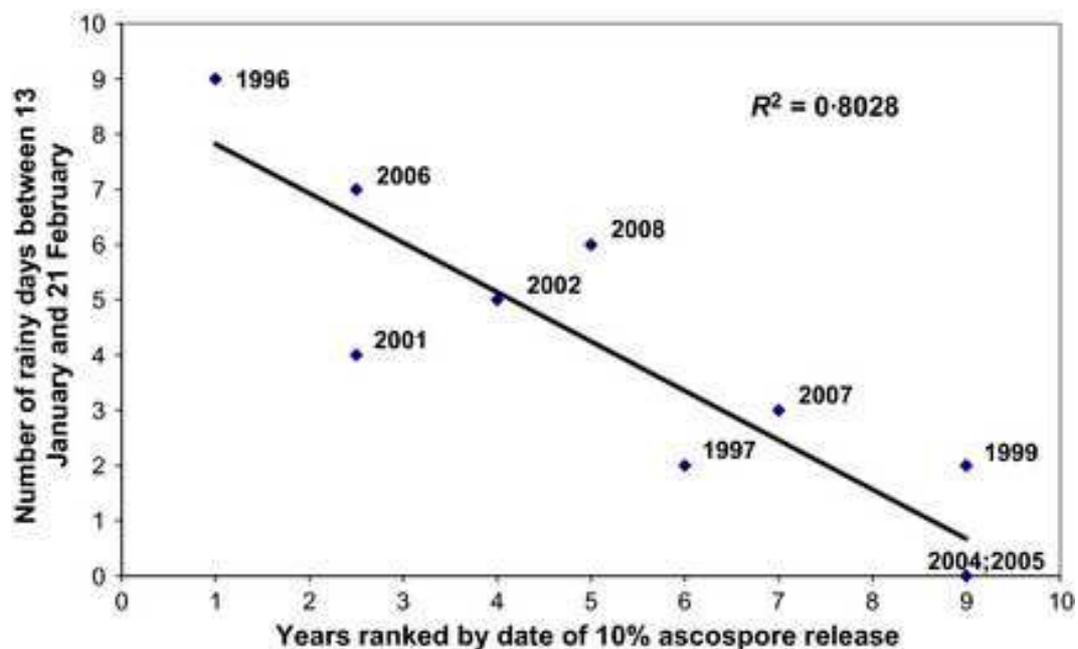


Figure 7. Effect of rain events (≥ 2.5 mm) in late winter on the onset of ascospore release in Avignon, France between 1996 and 2008. The years were ranked according to the date of 10% ascospore release, with 1 being the earliest ascospore release and 10 being the latest.

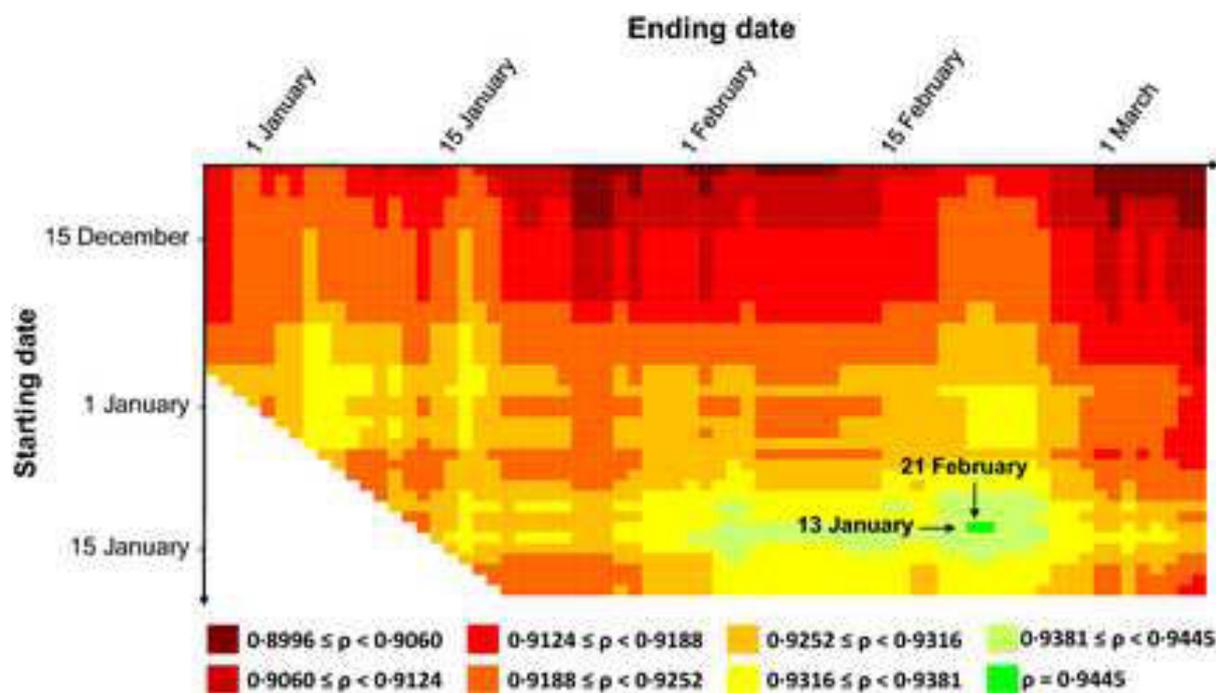


Figure 8. Optimization of the starting and ending dates for the rain-recording period in the rABCD thermal time scale. For each pair of dates, the p value is shown, evaluating the relationship between the time scale and the cumulated percentage of released ascospores in Avignon, France between 1996 and 2008.

Improved prediction of ascospore release, using the rABCD thermal time scale

Based on regression analysis, the best fit to the 11 ascospore release data sets ($R^2 = 0.98$) was obtained with Richard's law with parameters $\alpha = 100$, $\beta = 13.5930$, $\gamma = 0.1343$ and $\delta = 0.5629$. Based on Student's *t*-test, the residuals of this rABCD-based model were significantly smaller than those of the initial ABCD-based model ($P < 0.05$).

Using the data sets from 2009 to 2013 for a validation step, the rABCD-based model improved the accuracy of ascospore release predictions compared to both the reference NH model and the ABCD-based model (Fig. 6). The improvement was most substantial for 2009, with predicted values very close to observed values. For all years, the overall amplitude of the deviation and the average of absolute values of the residuals were always smallest for the rABCD-based model (Table 3). Based on Student's *t*-tests, the absolute values of the residuals of the rABCD-based model were significantly smaller than those of the initial ABCD-based model ($P < 0.001$), which in turn were significantly smaller than those of the reference NH-based model ($P < 0.001$).

Discussion

The present study highlighted two potential improvements for the field prediction of ascospore release of *V. inaequalis*. One concerns the thermal time scale and the other concerns the biofix.

Based on 11 years of field data, all nonlinear functions tested in this study provided thermal time scales with a better link between observed and predicted ascospore release than the reference degree-day thermal time scale (Table 1). Interestingly, the values of Spearman's rank correlation index were similarly high for all these nonlinear functions, whether parameterized through numerical optimization of field data in the present study (ABCD, Gauss and Analytis functions) or derived from experiments conducted in controlled conditions such as the equation of James & Sutton (1982b). This suggests that all these nonlinear functions would be of interest for the development of predictive models. For the further development of decision support systems, preference might be given to those functions that are continuously differentiable, as they present the advantage of a smooth distribution usually associated with biological phenomena.

Past studies on *V. inaequalis* have relied on laboratory work to establish daily rates of development at specific constant temperatures in growth chambers. One significant feature of the method used in the present study is that it made direct use of field data to describe the relationship between the daily rate of development and temperature. Interestingly, the optimized $R(T)$ functions that were obtained took positive values with mean daily temperatures slightly below 0°C. This suggests that even a few hours of positive temperature during a day may be sufficient to allow ascospore development. This hypothesis is coherent with the strategy developed by Rossi *et al.* (2000) to construct a predictive model using hourly temperature data. Alternatively, this result could also stem from differences in microclimate between the weather-recording station and the leaf litter under study. These considerations highlight possible difficulties for the application of laboratory-generated data (usually at constant, well controlled temperatures) to construct field prediction tools.

The second key result of the present study is that using a fixed calendar biofix as the starting date of the thermal time can provide equivalent or better prediction capacity than using the date of first observation of mature ascospores in the spring. This simplification presents several advantages for practical field implementation of the predictions. First, it removes the need to determine the date of appearance of mature ascospores in the spring. Thus it can save

local advisory services substantial logistical effort and requirements for qualified labour to collect field samples of pseudothecia and examine ascospores under the microscope at least twice a week for 3–4 weeks in January–February each year. Secondly, it removes the uncertainties regularly encountered by local services concerning the representativeness of their field samples and possible imprecision associated with sample size. Thirdly, a biofix of 1 January largely anticipates the first observation of mature ascospores (by 1–1.5 month in southern France). A benefit of this early biofix in comparison with other methods, including those based on the phenological stage of the trees in the spring (Stensvand *et al.*, 2006a), is that it allows the models to take into account possible effects of climatic parameters on a wider number of pseudothecial maturation phases, including those early phases evoked by James & Sutton (1982a,b). Furthermore, recent work has shown that in a region with warm winter temperatures, ascospore release occurred earlier than bud break (Alves & Beresford, 2013). This situation rendered the use of bud break as a biofix inappropriate, because it resulted in underestimating the early risks of ascospore release, and a calendar date was recommended for prediction models. Other workers have reported a lack of coincidence between the phenological stages of the apple tree and developmental stages of the pathogen. For example, a temperature of 0°C is used as the basis for the computation of scab degree-days in the NH model (Gadoury & MacHardy, 1982a), whereas a temperature of 5°C was reported as the basis for leaf emergence on apple trees (Carisse *et al.*, 2007).

Interestingly, the present study allowed the identification of a period when temperature appeared to have little effect on pseudothecial maturation, as shown by the lower values of Spearman's rank correlation coefficient obtained for biofix dates before 20 December (Fig. 3). This could, therefore, correspond to the end of the dormancy period of pseudothecia described before by several authors for *V. inaequalis* (James & Sutton, 1982a,b) or *V. pyrina* (Rossi *et al.*, 2009). Clearly, the optimized date of 1 January found in the present study for the calendar biofix was based on local climatic conditions in southern France and may require adaptation in other regions. Furthermore, different calendar biofix dates would obviously be appropriate in the southern hemisphere. Adaptation might also be needed to local pathogen populations and apple cultivars.

The interest of combining a calendar biofix and a non-linear response to temperature for pseudothecial maturation (ABCD function in the present case) was confirmed with the construction of a predictive model, using 11 years of field data from southern France, and its evaluation with four additional independent data sets from 2009 to 2013. The ABCD-based model provided significantly better predictions of ascospore release than the reference NH-

based model for the 11 data sets used for model construction. It also provided a better fit to the data for all of the 4 years used for model validation, including two atypical years (2012 and 2013) for which ascospore release occurred several weeks later than usual, at a period when growers traditionally tend to interrupt spray programmes against apple scab. In Provence, local advisors for orchards where chemical control is fully successful year after year typically recommend cessation of chemical treatments if no disease has occurred when an estimated 90% of the ascospore load has been released. Overall for the four years of validation in the present study, advice based on such a decision threshold, together with the NH model, would have incited the growers to suspend treatments too early and resulted in an absence of protection of the orchards against one to three infections per year (ascospore releases of 26 April 2009; 27 April and 5 May 2010; 4, 8 and 20 May 2012; 29 April and 5 May 2013; Fig. 6). Conversely, using the ABCD-based model would have resulted in protection of the orchard on all these dates, but it would also have led to a treatment advice against the ascospore release of 12 May 2009, which was not justified (Fig. 6). The benefit of the ABCD-based model in the conditions of southern France could be due to the fact that temperatures are usually high in late spring at the end of the ascospore release period, resulting in a fast accumulation of degree-days. In such conditions, the NH-based model tends to overevaluate the daily rate of pseudothecial maturation. In contrast, the ABCD thermal time scale takes into account the actual reduction in the daily rate of pseudothecial development as described by James & Sutton (1982a,b).

The third major result of the present study is the significant improvement in the predictive value of the model, obtained by adjusting the thermal time with ‘accelerating rules’ to take into account the positive influence of rainy days on pseudothecial maturation prior to ascospore release. The most useful improvements of this ‘rain sensitive’ rABCD-based model consisted in a generally more accurate prediction of the beginning and ending of the ascospore release period, as those two phases are of crucial importance for scab management. For example, the unnecessary treatment of 12 May 2009 mentioned above would not have been prescribed when using the rABCD-based model (Fig. 6). Similarly, the rABCD-based model would have saved an unnecessary treatment (prescribed both by the NH- and ABCD-based models) against the ascospore release of 27 March 2011 (Fig. 6). In comparison to the basic ABCD-based model, the rABCD-based model carries a similar level of security but a reduced frequency of risk overestimation.

The basis for the establishment of the ‘accelerating rules’ of the rABCD thermal time scale in this study is the evidence for an influence of winter rain on the duration of pseudothecial

maturation, with an earlier onset of the ascospore release period when rainy days are numerous. Such a relation was first described for the 30-day period before bud break in a large study involving 21 orchards of 11 countries, including France (Stensvand *et al.*, 2006b). The algorithm of numerical optimization applied in the present study to 11 years of field data in Provence established a rain sensitivity period of comparable length and timing, from 13 January to 21 February. However, the optimal daily rain threshold provided by the algorithm (2.5 mm) was substantially higher than that of the original study (0.2 mm; Stensvand *et al.*, 2006b). Specific reasons for this difference are not known, but could possibly be due to low rainfall producing limited wetting of leaf litter in the particularly dry and windy climate of Provence.

An intriguing result of the present study is that adjusting the thermal time with halting rules, to take into account the possible effect of dry days during the ascospore release period, did not improve the predictive value of the models in the conditions of southern France. The most illustrative year was 2000, for which no rain event occurred within the 40 days that followed the observation of the first mature ascospores. On that year, the total amount of captured ascospores was the smallest in the 15 data sets used in this study (total of 610 spores observed, compared to a maximum of 48 443 in 2004), but the first rain triggered the release of 41% of the total stock (Fig. 4). Halting the thermal time during that long dry period would have led to the provision of farmers with an erroneous ‘low risk’ advice. This absence of improvement when using halting rules in the region was quite surprising because their introduction has provided important progress in scab prediction in various countries (Rossi *et al.*, 2000; Stensvand *et al.*, 2006a). Furthermore, using halting rules for the pear scab model described by Eikemo *et al.* (2011), a substantial improvement in the prediction of *Venturia pyrina* ascospore release was obtained for four data sets over three French regions, including Provence (authors' unpublished data). The reasons for the markedly different results with apple scab are not known. One possible hypothesis could be that strains of *V. inaequalis* prevalent in Provence are somehow adapted to its dry windy climate and their pseudothecia are able to pursue their maturation even in prolonged absence of rain, possibly making use of occasional morning dew depositing on the leaf litter. This fungus is known for its adaptability to various types of selection pressure, including host resistance and presence of fungicides (de Vlas *et al.*, 2012; Lê Van *et al.*, 2013). Large efforts have been dedicated to adapting apple scab models to local climate conditions, with the aim of refining the predictive value of a general type of model. It can be speculated that some of the need for such adjustments may also result from the particular behaviour of locally prevalent strains of the pathogen.

In conclusion, the new model presented in this study provided significantly more accurate predictions of ascospore release than the reference NH model in the conditions of southern France. It has been tested since 2009 and adopted in 2013 by the regional advisory services. Further work is in progress, using a similar methodological approach, to develop models based on times scales with a nonlinear temperature function in other regions with contrasted climatic conditions.

Acknowledgments

The authors thank Delphine Blanke (University of Avignon, France), Aude Géa (CIRAME, France), Florent Remuson (ANSES Lyon, France) and Bernard Rouillé (SRAL DRAAF PACA, France) for their kind help with this study.

References

- Akaike H, 1969. Fitting autoregressive models for prediction. *Annals of the Institute of Statistical Mathematics* **21**, 243–7.
- Alves SAM, Beresford RM, 2013. Evaluation of Three Models for Predicting *Venturia inaequalis* Ascospore Release in Southern Brazil. *New Zealand Plant Protection* **66**, 303–7.
- Analytis S, 1979. Die Transformation von Befallswerten in Der Quantitativen Phytopathologie II. Das Linearisieren von Befallskurven. *Phytopathologische Zeitschrift* **96**, 156–71.
- Analytis S, 1977. Über Die Relation Zwischen Biologischer Entwicklung Und Temperatur Bei Phytopathogenen Pilzen. *Phytopathologische Zeitschrift* **90**, 64–76.
- Battilani P, Camardo Leggieri M, Rossi V, Giorni P, 2013. AFLA-Maize, a Mechanistic Model for *Aspergillus Flavus* Infection and Aflatoxin B1 Contamination in Maize. *Computers and Electronics in Agriculture* **94**, 38–46.
- Beresford RM, 1999. Validation of an Ascospore Release Prediction Model for Apple Black Spot (*Venturia Inaequalis*). *New Zealand Plant Protection* **52**, 148–52.
- Carisse O, Jobin T, Bourgeois G, 2007. Predicting Apple Leaf Emergence from Degree-Day Accumulation during the Primary Scab Period. *Canadian Journal of Plant Science* **88**, 229–38.
- Carisse O, Meloche C, Boivin G, Jobin T, 2009. Action Thresholds for Summer Fungicide Sprays and Sequential Classification of Apple Scab Incidence. *Plant Disease* **93**, 490–8.

- Creemers P, van Laer S, 2006. Key Strategies for Reduction of the Dependence on Fungicides in Integrated Fruit Production. *Phytopathologica Polonica* 39, 19–29.
- Damos P, Savopoulou-Soultani M, 2012. Temperature-Driven Models for Insect Development and Vital Thermal Requirements. *Psyche* ID 123405.
- Eikemo H, Gadoury DM, Spotts RA, Villalta O, Creemers P, Stensvand A, 2011. Evaluation of six Models to Estimate maturation of *Venturia Pirina*. *Plant disease* 95, 279–84.
- Eikemo H, Gadoury DM, Spotts RA, Villalta O, Creemers P, Stensvand A, 2010. Evaluation of Ascospore Maturity Models to Estimate Seasonal Ascospore Discharge of Pear Scab (*Venturia Pirina*). *IOBC/WPRS Bulletin* 54, 41–44.
- Gadoury DM, 1982a. Preparation and Interpretation of Squash Mounts of Pseudothecia of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 72, 92–95.
- Gadoury DM, MacHardy WE, 1982b. A Model to Estimate the Maturity of Ascospores of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 72, 901–4.
- Holb IJ, 2008. Timing of First and Final Sprays against Apple Scab Combined with Leaf Removal and Pruning in Organic Apple Production. *Crop Protection* 27, 814–22.
- Holb IJ, 2006. Scab Control Management Strategies in Environmentally-Benign Apple Production Systems. *Phytopathologica Polonica* 39, 31–39.
- Jalali MA, Tirri L, Arbab A, De Clercq P, 2010. Temperature- Dependent Development of the Two-Spotted Ladybeetle, *Adalia Bipunctata*, on the Green Peach Aphid, *Myzus Persicae*, and a Facultative Food under Constant Temperatures. *Journal of Insect Science (Madison)* 10, 124.
- James JR, Sutton TB, 1982a. Environmental Factors Influencing Pseudothecial Development and Ascospore Maturation of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 72, 1073–80.
- James JR, Sutton TB, 1982b. A Model for Predicting Ascospore Maturation of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 72, 1081–85.
- Kontodimas DC, Eliopoulos PA, Stathas GJ, Economou LP, 2004. Comparative Temperature-Dependent Development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera: Coccinellidae) Preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae): Evaluation of a Linear and Various Nonlinear Models Using Specific Criteria. *Environmental Entomology* 33, 1–11.
- Lagarde MP, 1988. Studies on Maturation of *Venturia inaequalis* (Cke. Wint.) Ascospores Modelling. In *Proceedings of the Second International Conference on Plant Diseases, 1988 Bordeaux, France: ANPP*, 1093–98.

- Lê Van A, Caffier V, Lasserre-Zuber P et al., 2013. Differential Selection Pressures Exerted by Host Resistance Quantitative Trait Loci on a Pathogen Population: A Case Study in an Apple *Venturia inaequalis* Pathosystem. *New Phytologist* 197, 899–908.
- Legler SE, Caffi T, Rossi V, 2012. A Nonlinear Model for Temperature-Dependent Development of *Erysiphe necator* Chasmothecia on Grapevine Leaves. *Plant Pathology*, 61, 96–105.
- Lovell DJ, Powers SJ, Welham SJ, Parker SR, 2004. A Perspective on the Measurement of Time in Plant Disease Epidemiology. *Plant Pathology* 53, 705–12.
- Marquardt DW, 1963. An Algorithm for Least-Squares Estimation of Nonlinear Parameters. *Journal of the Society for Industrial and Applied Mathematics* 11, 431–41.
- Rossi V, Ponti I, Giosue S, Bugiani R, 2000. A New Model Estimating the Seasonal Pattern of Air-Borne Ascospores of *Venturia inaequalis* (Cooke) Wint. in Relation to Weather Conditions. *Journal of Plant Pathology* 82, 111–18.
- Rossi V, Ponti I, Marinelle M, Giosue S, Bugiani R, 1999. Field Evaluation of Some Models Estimating the Seasonal Pattern of Airborne Ascospores of *Venturia inaequalis*. *Journal of Phytopathology* 147, 567–75.
- Schwabe WFS, Jones AL, van Blerk E, 1989. Relation of Degree-Day Accumulations to Maturation of Ascospores of *Venturia inaequalis* in South Africa. *Phytophylactica* 21, 13–16.
- Sheskin DJ, 2007. *Handbook of Parametric and Nonparametric Statistical Procedures*. 4th edn. Boca Raton, USA: Chapman & Hall/ CRC 1219–1416.
- Stensvand A, Eikemo H, Gadoury DM, Seem RC, 2006b. Climatic Conditions prior to Green Tip of Apple Affect Ascospore Maturation in *Venturia inaequalis*. *Bulletin OILB/SROP* 29, 243–47.
- Stensvand A, Gadoury DM, Amundsen T, Seem RC, 2006a. An Adaptation of the New Hampshire Degree-Day Model to Predict Ascospore Release of *Venturia inaequalis* in Norway. *Bulletin OILB/SROP* 29, 75–81.
- Stensvand A, Eikemo H, Gadoury DM, Seem RC, 2005. Use of a Rainfall Frequency Threshold to Adjust a Degree-Day Model of Ascospore Maturity of *Venturia inaequalis*. *Plant Disease* 89, 198–202.
- Stensvand A, Gadoury DM, Amundsen T, Semb L, Seem RC, 1997. Ascospore Release and Infection of Apple Leaves by Conidia and Ascospores of *Venturia inaequalis* at Low Temperatures. *Phytopathology* 87, 1046–53.

- De Vlas M, de Jong PF, Heijne B, 2012. Strategies for Using Plant Protection Products against Apple Scab (*Venturia inaequalis*) to Avoid Resistance Development. Bulletin OILB/SROP 84, 127–31.
- Xu XM, 1996. On Estimating Non-Linear Response of Fungal Development under fluctuating Temperatures. Plant Pathology 45, 163–71.
- Xu XM, Butt DJ, Van Santen G, 1995. A Dynamic Model Simulating Infection of Apple Leaves by *Venturia inaequalis*. Plant Pathology 44, 865–76.
- Zou KH, Tuncali K, Silverman SG, 2003. Correlation and Simple Linear Regression. Radiology 227, 617–22.

Chapitre III-3 : Transposabilité géographique du taux d'évolution journalier $R(T)$

Il a été montré précédemment (chapitre III-2) qu'il est possible de réaliser un modèle de projection des ascospores de la tavelure du pommier, basé sur une nouvelle échelle de temps, l'échelle de temps [ABCD]. Cette échelle décrit le taux de développement journalier de l'inoculum primaire de la tavelure sous la forme d'une loi définie par tronçons, délimités par les points A, B, C et D (Roubal et Nicot, 2016 ; voir Figure 1 page 87). Pour expliquer des données épidémiologiques collectées en région Provence Alpes Côte d'Azur (PACA) sur 15 saisons (entre 1996 et 2013), ce modèle s'est révélé plus efficace que le modèle en degrés jours (modèle NH) le plus largement utilisé jusqu'à présent. Les qualités prédictives du modèle NH ont également été mises en difficulté dans d'autres régions du monde, suscitant la mise en place de règles correctives pour tenir compte de périodes sans pluie, susceptibles d'interrompre le développement des pseudothèces et des asques (Stensvand *et al.*, 2005). Pour les conditions de la région PACA, les qualités prédictives du modèle [ABCD] se sont montrées significativement meilleures que celles du modèle NH corrigé, malgré une grande fréquence d'épisodes de temps sec sur les 15 saisons étudiées (Roubal et Nicot, 2016). Cependant, des différences de conditions climatiques ou de propriétés biologiques des populations de *V. inaequalis* pourraient remettre en question l'intérêt de ce modèle à une échelle plus vaste. Pour dépasser le caractère local de cette évaluation et estimer l'intérêt global éventuel du modèle [ABCD], il était nécessaire de poursuivre le travail avec des données acquises dans d'autres régions de production pomicole. La présente étude a été engagée pour évaluer la transposabilité du modèle au verger aquitain.

III-3.1 Matériels et méthodes

Données de projection des ascospores

Des données de projection d'ascospores acquises par la station CTIFL de Lanxade ont été utilisées. Ces données ont été collectées à l'aide de pièges à spores de type Marchi (Giraud, 2009) sur 12 saisons de 2003 à 2015. Ces pièges sont inspirés des tours d'aspiration (MacHardy, 1996) modifiées, Figure 21 (Giraud, 2009). Une pompe (contrôlée par manomètre) aspire à flux constant l'air dans une chambre munie d'un tambour en rotation. Sur le tambour, une feuille de plastic défile devant une fenêtre. La feuille de plastique est graduée pour définir des tranches de deux heures. Un tube flexible débouche devant la fenêtre du tambour, tandis que de l'autre côté il aspire l'air par un entonnoir juste au

dessus d'un lit de feuilles (Figure 21) . Le piège et le lit de feuilles sont placés en extérieur, dans des conditions similaires au système mis en place en Provence (Roubal et Nicot, 2016). Les ascospores libérées par les pseudothèces sont aspirées et projetées sur le cylindre du piège. La feuille de plastique est retirée périodiquement, et les ascospores sont comptées au microscope (Caffier *et al.*, 2012).

Les observations sont réalisées avec la plus grande régularité : si les lames ne sont pas relevées et observées dès le lendemain, la notation peut devenir impossible. Si les conditions d'hygrométrie/humectation et température ont permis la germination des spores, elles deviennent beaucoup moins caractéristiques. Figure 20

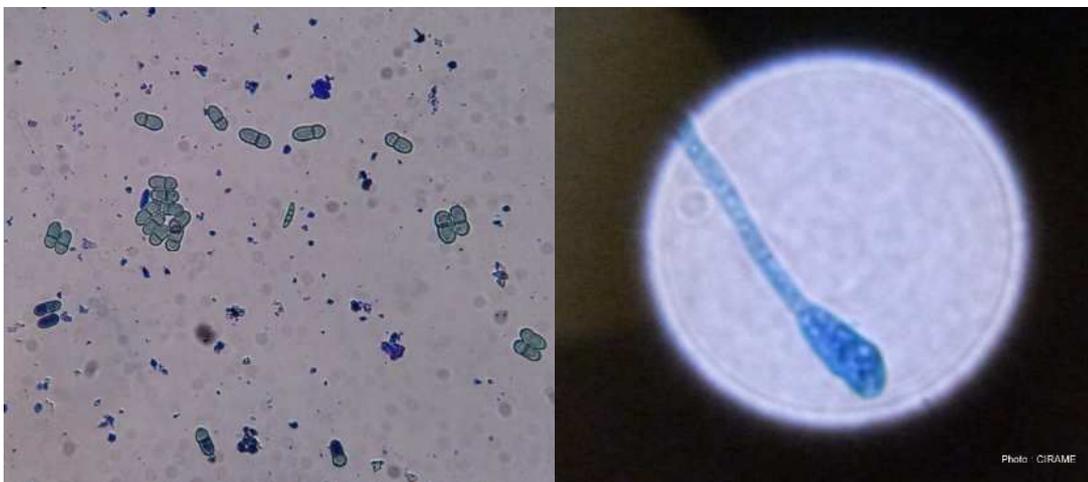


Figure 20 : Spores de *V. inaequalis* sur lame (photo de gauche) et observation d'une spore en cours de germination (photo de droite). Source : CIRAME

Comme dans le cas de l'étude précédente (Roubal et Nicot, 2016), les feuilles sont prélevées à la chute des feuilles à l'automne sur des parcelles fortement touchées par la tavelure, n'ayant pas fait l'objet de traitement fongicide. Environ 200 feuilles sont conservées en couche mince, protégées des ravageurs (remontée des vers de terre en particulier) par un filet insect proof. La variété de pommier importe peu, les projections sont synchronisées pour les différentes variétés (Giraud, com. pers.).



Figure 21: Piège Marchi (capot ôté). On distingue de gauche à droite la pompe, le cylindre rotatif protégé par un capot transparent, et l'installation des flexibles d'aspiration sur deux lits de feuilles (Photo Michel Giraud)

Données climatiques

Les données climatiques correspondant aux séries de données biologiques proviennent d'une station Cimel 516 installée sur le site CTIFL de Lanxade à 1,5 mètres du dispositif de suivi des projections d'ascospores.

Modélisation et optimisation numérique

L'optimisation a été réalisée de façon en tout point identique au travail réalisé pour Avignon (Roubal & Nicot, 2016).

Le modèle de loi [ABCD] a été optimisé sur grille en réalisant 54 622 jeux de paramètres (a, b, c, d) correspondant à l'abscisse des points A, B, C et D, respectivement d'ordonnée 0, 1, 1 et 0 (Figure 17).

L'indicateur d'efficacité de la loi $R(T)$ est encore le coefficient de corrélation de rang de Spearman (ρ).

L'algorithme d'optimisation est le même que qu'au chapitre (Roubal et Nicot, 2016 ; Figure 2). Les bornages des calculs ont bien entendu été tous modifiés :

- le nombre de fichiers de données météorologique n'est pas le même (12 campagnes),
- le nombre de contaminations totale n'est pas le même (504 contre 209 à Avignon),

- la formule de calcul du coefficient de corrélation de Spearman est corrigée en fonction du nouvel effectif.

Le temps de calcul des rangs se trouve augmenté fortement, en raison du plus grand nombre de contaminations pour le jeu de données de Lanxade. Pour un nombre d'années d'observation très proche, la différence est due à la fois à la pluviométrie plus fréquente et à la plus grande précision d'attribution des pluies avec un piège Marchi (moins de regroupements). Au final, le temps de calcul passe d'environ 6 heures à environ 27 heures pour l'ensemble des 54 622 itérations.

La courbe de projection cumulée des ascospores est une courbe croissante. Comme expliqué plus haut, l'utilisation du coefficient de corrélation de rang de Spearman permet de définir la loi de taux de développement journalier de l'inoculum qui va le mieux « resserrer les points des courbes de projection cumulées des différentes années le long d'une courbe imaginaire ». Cette optimisation est donc réalisée sans avoir le besoin préalable d'établir une quelconque équation de la forme de la courbe cumulée. Un modèle de projection établi sur la base d'une loi $R_1(T)$ présentant un coefficient ρ plus élevé qu'une loi $R_2(T)$ ne pourra donc que produire des prévisions de meilleure qualité que celui basé sur la loi $R_2(T)$. Cela étant entendu, sous réserve que la régression de la courbe cumulée soit réalisée convenablement pour les deux modèles.

L'optimisation a été réalisée pour deux biofix. Le premier biofix a été pris à la maturité des périthèces de la tavelure. Le deuxième a été choisi de façon semi empirique au premier janvier pour Lanxade : cette date est le biofix établi par optimisation pour les données acquises à Avignon.

III-3.2 Résultats

Le taux de développement journalier en fonction de température pour un Biofix choisi à maturité des périthèces

Pour un biofix choisi à maturité des périthèces, la courbe définissant le taux de développement journalier versus la température présente un optimum entre 12 et 21 degrés (courbe en rouge, Figure 22). Les températures faibles ont une incidence importante (la maturité de l'inoculum évoluant y compris pour des températures négatives). Cette courbe est présentée accompagnée de la loi établie en Provence (Figure 22 courbe en bleu). La

ressemblance entre les deux courbes de développement journalier (établies sur Avignon et sur Lanxade) est évidente:

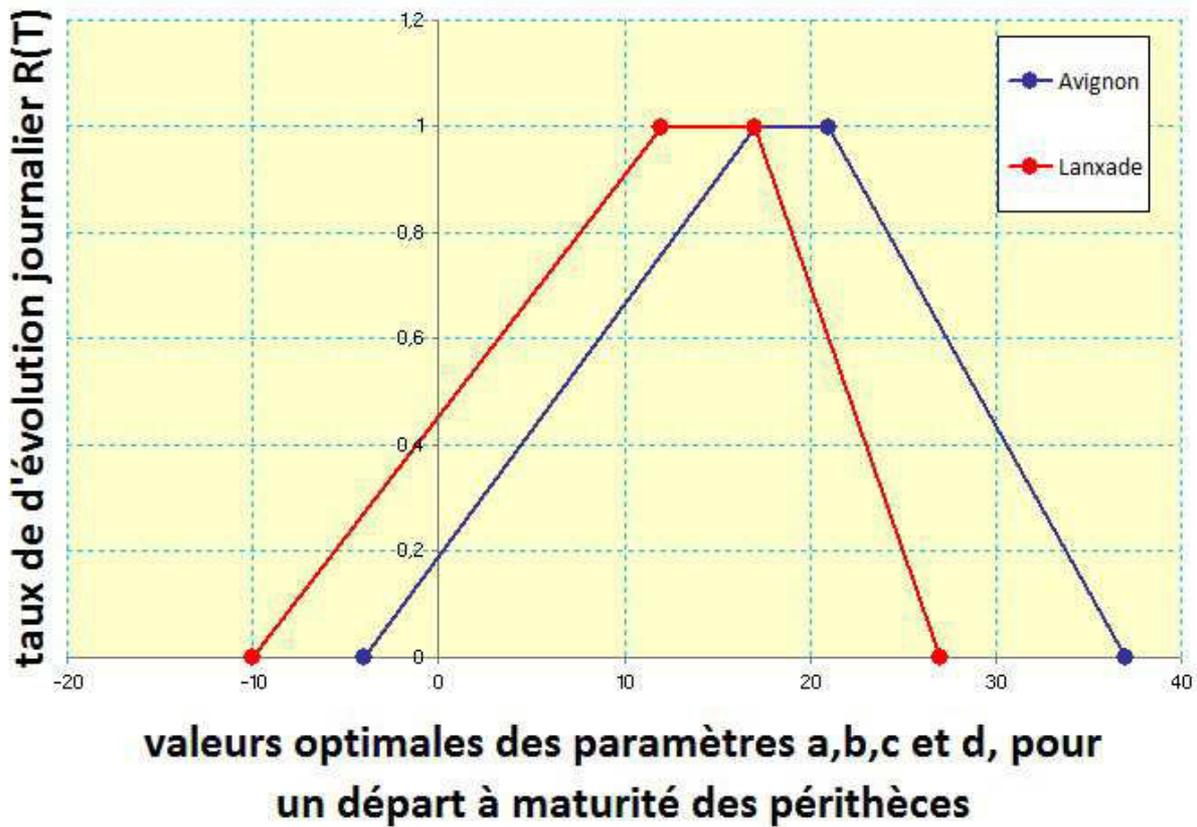


Figure 22 : Fonctions comparées du taux d'évolution journalier de l'inoculum primaire de la tavelure du pommier, établies à maturité des pseudothèces par optimisation numérique pour deux localités, Avignon et Lanxade

Leur forme est pratiquement identique, mais une différence est observable : l'une des courbes peut être obtenue presque parfaitement par translation de 5 degrés. Une translation selon l'axe des y (c'est-à-dire : $R_1(T^\circ) = R_2(T^\circ) + C$; C étant une constante) laisse inchangé le résultat de l'optimisation et du modèle (simplement la somme correspondant au 100% de projection n'est pas la même. Une transformation permettra de revenir à un modèle équivalent.

La somme des taux de développement journalier établis à Lanxade, présentera une petite différence avec l'échelle de temps établie en PACA pour les températures au dessus de 12°C et inférieures à 15°C (moins prise en compte). La différence entre les modèles réalisés pour $R(T^\circ)$ est donc faible.

Le taux de développement journalier en fonction de température pour un biofix au premier janvier

La courbe définissant le taux de développement journalier versus la température est présentée Figure 23. Celle-ci est présentée accompagnée de la loi établie en Provence (courbe en bleu).

La aussi, la ressemblance est évidente :

- on observe que le début du plateau (c'est à dire la plus faible température optimale) est à une température identique et froide de 5°C.
- La pente est forte à gauche de ce point, dans les deux cas.
- Les températures moyennes journalières supérieures à 17°C sont rares sur la période concernée : les différences au-delà du point C sont donc sans grande conséquence sur le résultat de l'optimisation numérique (ce qui a par ailleurs être vérifié en observant l'ensemble des solutions en ne faisant varier que le point D, non montré ici).

Les deux sommes de taux de développement journalier $\sum_j (R(T_j))$ optimisées pour les deux régions, sont fortement similaires. En effet, pour des températures inférieures à B, il y a forcément corrélation entre des sommes journalières liées par un coefficient multiplicatif (droites liées par une rotation autour du point B). Pour des températures supérieures à B et inférieures à C, la valeur est identique et constante. Au-delà de C, les températures sont en pratique peu représentées sur cette période, elles ont donc peu d'incidences sur le temps thermique.

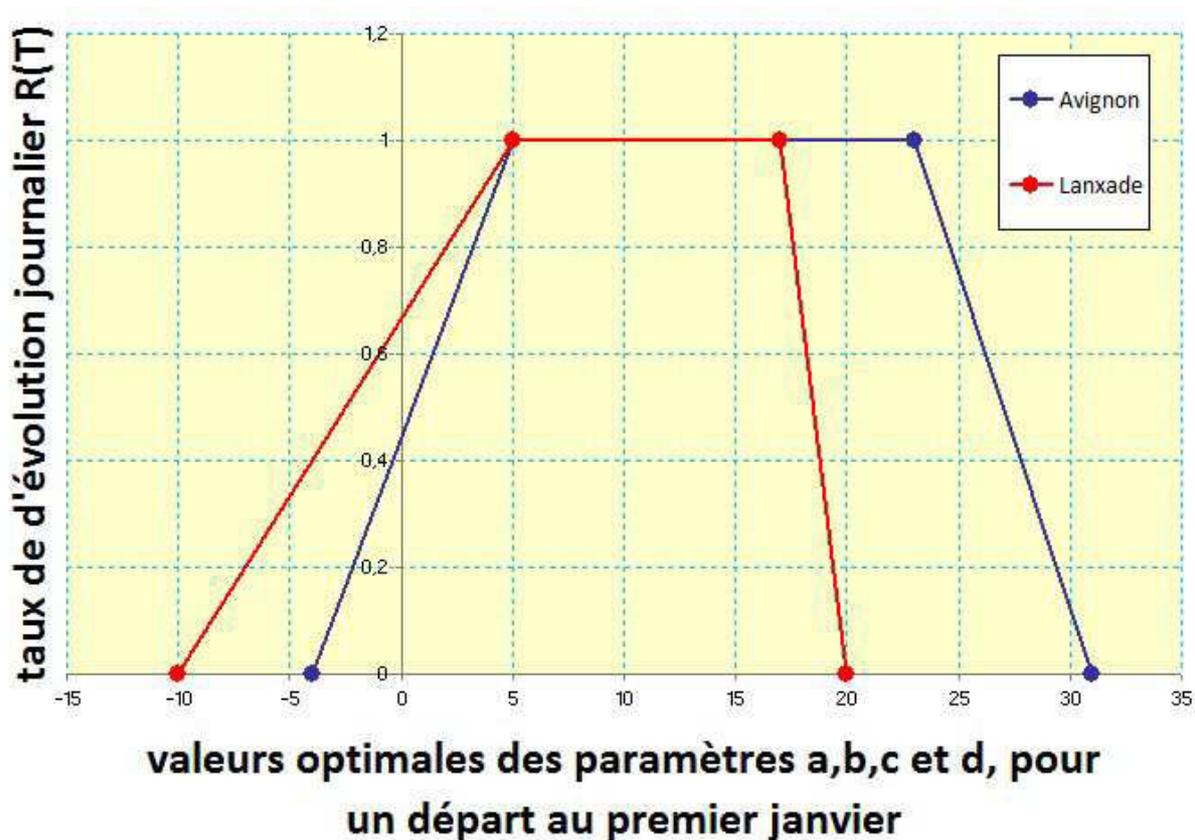


Figure 23 : Fonctions comparées du taux d'évolution journalier de l'inoculum primaire de la tavelure du pommier, établies à compter du premier janvier par optimisation numérique pour deux localités, Avignon et Lanxade

III-3.3 Discussion

Les résultats obtenus ici montrent clairement que le modèle NH est tout aussi inapproprié en Aquitaine qu'il l'était en région PACA pour décrire la dynamique de projection des ascospores de *V. inaequalis*. Ils montrent aussi qu'un taux de développement journalier $R(T)$ de type [ABCD] y est également performant pour réaliser un modèle. Les lois $R(T)$ de type [ABCD], qu'elles soient optimisées pour Avignon ou pour Lanxade, sont très proches l'une de l'autre et très différentes des degrés jours. La bonne performance en Aquitaine des lois $R(T)$ de type [ABCD] suggère un intérêt global possible du modèle [ABCD] initialement évalué en région PACA. Elle suggère également l'absence de différences marquées entre ces deux régions pour ce qui est des exigences climatiques des populations de *V. inaequalis*. Des différences biologiques à plus grande échelle resteraient à examiner.

Chapitre III-4 : Discussion générale et perspectives

Un modèle plus performant

Le travail réalisé sur le taux de développement journalier de l'inoculum primaire de *V. inaequalis*, agent de la tavelure du pommier, a mis en évidence deux améliorations pour la prédiction au verger de la projection d'ascospores. L'une concerne le taux de développement journalier, l'autre le biofix. L'intérêt de combiner un biofix calendaire et un taux de maturation journalier des pseudothèces lié de façon non linéaire à la température a ainsi été démontré par la réalisation de modèles prédictifs construits sur la base de 11 années de suivi des projections d'ascospores en Provence, et validés sur 4 années de données indépendantes supplémentaires de 2009 à 2013. Le modèle réalisé, sur la base de l'optimisation numérique d'une fonction de taux de développement journalier protéiforme ([ABCD]) a produit des prévisions de projections d'ascospores globalement meilleures que le modèle NH-France de référence, sur les 11 années de construction. Il a aussi produit des prévisions significativement plus proches des observations sur les 4 années de données utilisées pour la validation, incluant deux années très atypiques en termes climatiques (2012 et 2013).

Discussion sur le taux de développement journalier R(T)

Etablies sur la base de 11 années de suivis de projection de spores de *V. inaequalis*, les fonctions non linéaires testées ici ont produit des échelles de temps présentant un lien plus fort entre les projections de spores observées et calculées, qu'avec l'utilisation de l'échelle en degrés jours du modèle de référence NH-France. Nous avons constaté que l'indice de corrélation de rang de Spearman présente une valeur élevée et du même ordre de grandeur, pour toutes les fonctions non linéaires (Roubal & Nicot, 2016), qu'il s'agisse des fonctions que j'ai optimisées sur des données acquises au champ ([ABCD], lois de Gauss et fonction Analytis) ou qu'il s'agisse de fonctions établies en conditions contrôlées par James & Sutton (1982b). Dans la mesure où toutes ces fonctions apparaissent également efficaces pour améliorer la valeur prédictive des modèles de projection d'ascospores, l'utilisation de fonctions continuellement dérivables présenterait l'avantage d'une distribution régulière et plus proche des lois généralement observées pour la description des phénomènes biologiques. Pour autant, l'utilisation d'une fonction générique comme la loi [ABCD] constitue une approche scientifique plus prudente à titre exploratoire, dans la mesure où elle a l'avantage de ne pas faire d'hypothèse sur la « vraie » fonction du taux de développement journalier des

ascospores. Pour un usage pratique, il est clair qu'une loi [ABCD] est biologiquement moins plausible qu'une fonction continue. Il est évident qu'à terme il faudra choisir une loi de ce type. Les lois continuellement dérivables présentent aussi l'avantage pratique de ne pas produire de résultats aberrants pour deux stations météorologiques aux données très proches mais présentant des données différentes à proximité de « points clefs » comme A, B, C ou D. C'est aussi pour cela que les lois de Gauss et d'Analytis (Roubal & Nicot, 2016) ont été préférées aux lois de Brière.

Les études passées sur *V. inaequalis* ont reposé sur des travaux de laboratoire pour établir les taux de développement journalier à des températures constantes en conditions contrôlées. Un résultat significatif de notre étude est la démonstration qu'il est possible de se servir directement de données acquises au champ pour décrire la relation entre le taux de développement journalier et la température. Il est intéressant de constater que les fonctions $R(T)$ obtenues dans la présente étude peuvent prendre des valeurs positives pour des températures légèrement en dessous de 0°C. Plusieurs interprétations sont envisageables. Par exemple, il est possible que quelques heures de température positive par jour soient suffisantes pour assurer un développement de l'inoculum. Cette hypothèse est cohérente avec la stratégie de modélisation de Rossi *et al.* (2000), qui exploitent des données horaires. Il est aussi envisageable que les données météorologiques utilisées dans le présent travail de modélisation (issues d'une station météorologique) diffèrent légèrement du microclimat régnant dans la litière de feuilles mortes où les projections d'ascospores sont observées. Enfin, on ne peut pas écarter la possibilité que des phénomènes physicochimiques permettent à l'inoculum d'évoluer à des températures inférieures à 0°C. Cependant, cette dernière hypothèse semble peu crédible car dans un tel cas nous aurions dû observer des influences plus marquées des températures sur la période qui va du 1^{er} septembre au 20 décembre, ce qui n'a pas été le cas. Ces considérations mettent en exergue la difficulté qu'il y a à transférer un modèle réalisé sur la base de données acquises en conditions contrôlées au laboratoire pour construire des modèles de prévisions au champ (au verger dans notre cas).

Discussion sur le biofix

Un autre résultat clef de la présente étude est la démonstration qu'il est possible d'utiliser un biofix calendaire, en lieu et place d'observations biologiques, sans perte de qualité prévisionnelle du modèle. Cette simplification présente plusieurs avantages pour la mise en place d'un OAD visant à prévoir les périodes de projection d'ascospores. Premièrement, elle dispense de réaliser la collecte et l'installation de feuilles mortes sur un site de suivi, ce qui

épargne également le travail de prélèvement et d'observation des pseudothèques deux fois par semaine sur 3 ou 4 semaines en janvier-février. Deuxièmement, l'utilisation d'un biofix calendaire affranchit l'utilisateur du modèle d'incertitudes sur la représentativité de l'échantillonnage biologique et sur des erreurs possibles d'observation du stade de maturité des pseudothèques. Cela permet ainsi d'éviter les contestations fréquentes constatées sur le terrain dès lors que des décisions opérationnelles doivent être prises lors du conseil phytosanitaire. Troisièmement, un biofix au 1^{er} janvier anticipe largement l'observation des premières ascospores mûres, de l'ordre de un mois à deux mois et demi dans le sud de la France. Le bénéfice d'un biofix précoce, par rapport aux biofix classiques établis sur la base d'observations biologiques, est qu'il permet de prendre en compte les conditions météorologiques sur des périodes incluant des phases précoces de développement des pseudothèques qui ont été décrits dans la bibliographie (James & Sutton, 1982a, 1982b). Ce constat est en accord avec les résultats de travaux récents réalisés dans des régions à hiver doux, qui montrent que les projections d'ascospores peuvent commencer bien avant le stade phénologique d'éclatement des bourgeons, un stade parfois utilisé comme biofix (Alves & Beresford, 2013). Dans ce contexte, ces auteurs recommandent aussi un biofix calendaire, afin de ne pas sous-estimer le début des projections ; dans ce cas, un suivi d'inoculum serait également valide, bien que plus coûteux. D'autres travaux montrent bien l'absence de coïncidence entre les stades phénologiques du pommier et le développement de *V. inaequalis*. En effet, la température de référence retenue pour le seuil de développement de *V. inaequalis* est de 0°C (Gadoury *et al.*, 1982b), tandis que le seuil de température retenu pour modéliser l'émergence des feuilles du pommier est de 5°C (Carisse *et al.*, 2007).

Il faut par contre mettre un bémol à l'intérêt de l'utilisation d'un biofix calendaire. En effet, il est probable qu'une optimisation soit nécessaire pour chaque zone de production en fonction du climat local. Il est intéressant de constater que la période identifiée comme ayant peu d'incidence pour la maturation de l'inoculum en Provence (jusqu'aux environ du 20 décembre), caractérisée par des coefficients de corrélation de rang de Spearman plus bas, correspond bien à la fin de la période de dormance décrite par plusieurs auteurs pour *V. inaequalis* (James & Sutton, 1982a, 1982b) ou d'autres agents de tavelures comme *V. pyrina* (Rossi *et al.*, 2009).

Divergences avec d'autres modèles, et problème de non universalité des modèles

Dans la présente étude, la prise en compte des périodes sèches pendant la période de projection des ascospores a dégradé les performances des modèles pour notre jeu de données

d'observation, en désaccord avec la littérature (Rossi *et al.*, 2000; Stensvand *et al.*, 2006a). Dans notre cas l'application des « halting rules » aurait amené à annoncer des périodes de faible risque erronées, avec les conséquences économiques néfastes que cela peut comporter en cas d'échec de la protection phytosanitaire. L'année 2000 peut être prise en exemple pour illustrer ce point. Il y a eu une période sans pluie de 40 jours après l'observation des premières ascospores mûres, et pourtant la première pluie a permis la projection de 41% du total de spores libérées. Il faut remarquer que l'année 2000 est celle pour laquelle le plus petit nombre de spores a été dénombré pour les 15 ans de suivi, soit 610 spores, contre par exemple 48 443 en 2004.

Des « halting rules » ont également été proposées dans le cadre de modèles prédictifs pour la tavelure du poirier, causée par *V. pyrina*. L'intérêt de telles « halting rules » a été mis en évidence par Eikemo *et al.* (2010) en Norvège, Australie, Belgique et aux états Unis. Du fait du manque d'intérêt des « halting rules » constaté pour la tavelure du pommier en Provence, j'ai alors voulu vérifier la situation était similaire pour la tavelure du poirier. Cependant, ce n'était pas le cas (Annexe N°3). D'une façon évidente l'utilisation de « halting rules » améliorerait notablement les simulations sur les données provençales (Figure 24 et Figure 25), ainsi que sur 6 autres séries émanant de 4 autres régions françaises (données non présentées ici). Si les modèles NH d'une part, et les « halting rules » d'autre part, avaient eu les mêmes comportements pour *V. inaequalis* sur pommier en PACA, que le modèle NH pour *V. pyrina*, selon toute vraisemblance la présente thèse n'aurait même pas été envisagée.

Concernant la tavelure du pommier, nous ne pouvons pas expliquer avec certitude la divergence de nos résultats avec la littérature (Rossi *et al.*, 2000 ; Stensvand *et al.*, 2006) sur le ralentissement de la maturation de l'inoculum primaire de la tavelure durant les périodes sèches. Une hypothèse pourrait être que les souches de *V. inaequalis* prédominantes sur pommier en Provence se sont bien adaptées à un climat souvent sec et très venté. Les pseudothèces seraient donc capables de poursuivre leur maturation même en l'absence prolongée de pluies, en utilisant éventuellement la rosée et les fortes hygrométries matinales. A l'échelle mondiale, des gros efforts ont été réalisés pour adapter les modèles tavelure aux conditions de climat local, dans l'objectif d'établir le modèle le plus générique possible. Notre travail jette le doute sur l'existence d'un tel modèle et soulève de nouvelles questions:

(i) Les différences observées de par le monde sont-elles dues à la non-prise en compte d'un facteur (encore à découvrir) dont l'identification permettrait enfin la réalisation d'un modèle unique adapté à tous les continents?

(ii) Ou bien au contraire, les différences dans les courbes de projections établies par différents auteurs sont-elles le fruit de quelques décennies de pression de sélection sur l'agent pathogène ?

De fait, *V. inaequalis* est un champignon bien connu pour sa capacité d'adaptation à différentes pressions de sélection (Lê Van, 2011), et notamment en ce qui concerne le développement de résistances aux fongicides (Mac Donald & Linde, 2002 ; de Vlas *et al.*, 2012 ; Lê Van *et al.*, 2013). D'après Stensvand *et al.*, (2006) il pourrait y avoir une différence entre les populations de *V. inaequalis* présentes dans les régions du Nord-Ouest de l'Europe et dans les régions plus sèches au sud des Alpes³³.

Des éléments de réponse sont également apportés par les résultats présentés dans le chapitre III-3. Nous avons vu que le taux de développement journalier [ABCD] optimisé sur des séries chronologiques de projections d'ascospores acquises dans une région (Aquitaine) au climat océanique, très différent de celui de la Provence, présente une forte similarité avec le taux de développement journalier [ABCD] réalisé en Provence (Roubal et Nicot, 2016). Le modèle [ABCD] pourrait donc présenter un caractère général, et il faudra envisager une validation à une échelle plus grande au niveau national et au-delà.

Même si des différences peuvent apparaître au final dans les équations de projection des spores pour différentes régions, le taux de développement journalier R(T) pourrait bien être considéré comme une « constante biologique » de l'espèce, si celui-ci s'avère remarquablement stable quand on change de région.

Perspectives scientifiques

Nos travaux (en cours) mettent en évidence que l'allongement de la période de projection des ascospores causé par l'occurrence de pluies (Roubal & Nicot, 2016). Des améliorations du modèle pourraient être attendues par la prise en compte quantitative de cette influence. Une fois un tel modèle établi, des améliorations supplémentaires pourraient être envisagées pour mieux approcher le cumul projetable à une date donnée, mais aussi fournir une estimation plus fine du pourcentage de spores projetées lors de chaque contamination. Actuellement, si de nombreux modèles publiés produisent cette information, elle est malheureusement assez mal liée aux faits observés à posteriori. Pour cela il faudrait en particulier passer à un modèle

³³ [there are anecdotal reports throughout Europe regarding what seems to be a difference in the duration of ascospore release between predominantly wet regions of north-western Europe and the drier regions south of the Alps. These reports further indicates that delayed maturation and release in dry regions is not always associated with dryness after bud break, but is sometime associated with dry conditions before bud break].

horaire, et tenir compte notamment de l'heure à laquelle les pluies ont lieu. Par exemple, il a été montré que des pluies nocturnes occasionnent des projections faibles d'ascospores, un facteur pris en compte dans certains modèles publiés (Rossi *et al.*, 2006). L'intégration de toutes ces améliorations pourrait contribuer à améliorer un modèle exploitant les nouvelles échelles de temps proposées ici.

Enfin, nous sommes dans un contexte de réchauffement climatique, avec des hivers de plus en plus doux, et cela pourrait avoir de graves conséquences sur la validité de tous les modèles prédictifs de la dynamique de projection des ascospores de *V. inaequalis*. Des travaux réalisés au Brésil et en Afrique du Sud (Alves & Beresford, 2013, Schwabe *et al.*, 1989) montrent qu'en l'absence de périodes de gel hivernal, l'étalement des projections se trouve radicalement augmenté, sans que cet étalement soit à ce jour quantifiable. Par ailleurs la survie de *V. inaequalis* sous forme conidienne dans des chancres se trouve favorisée sous ces climats. Les observations des années 2014 et 2015 en Provence, qui n'ont pas pu être intégrées dans cette étude, laissent présager que ce phénomène est peut-être déjà en cours en France. Pour ces deux années, les projections d'ascospores se sont poursuivies très tardivement, dépassant les prévisions de tous les modèles, y compris ceux développés dans cette étude.

Perspectives de développement

La finalité ultime de mes travaux est un transfert d'algorithmes de calcul à un partenaire du développement dans les meilleurs délais. Soumis à une convention, ce transfert dépend aussi d'autres facteurs. Le transfert du modèle historique tavelure de la DGAL (NH-France) est déjà conventionné avec le CTIFL, et accessible en ligne. Il n'y a donc pas de difficulté administrative à faire évoluer le modèle pour le sud-est, d'autant plus qu'une publication en lève la confidentialité (Roubal & Nicot, 2016). Le modèle r[ABCD] a été réécrit fin 2015, et intégré sur la plateforme INOKI par le CTIFL. Une formation des utilisateurs a été réalisée les 14 et 15 mars 2015 au siège du CTIFL, réunissant 21 participants de nombreuses régions.

Partie IV : Modélisation des conditions climatiques indispensables à la contamination et à l'incubation de la maladie de l'œil de paon

Cette partie est articulée en deux chapitres. Le premier chapitre présente, sous forme d'un article en anglais publié dans Plant Pathology, la construction d'un modèle d'évaluation des risques de développement de la maladie de l'œil de paon qui produise des résultats plus fiables que les systèmes existants. Ce travail répond aux deux objectifs décrits précédemment (Partie II) de (i) s'affranchir du recours à des données d'humectation du feuillage et (ii) d'affiner l'évaluation des risques en prenant en compte la durée nécessaire à l'expression des symptômes à partir d'un épisode de contamination. Le deuxième chapitre présente une discussion et la mise en application du modèle dans un système d'aide à la décision développé pour les oléiculteurs.

L'Annexe N°4 présente (sous forme d'article) le développement d'OAD réalisés dans le prolongement du présent travail sur la maladie de l'œil de paon et son agent.

Chapitre IV-1 : *Fusicladium oleagineum*, établissement des conditions de contamination et réalisation d'un modèle sur la base des températures, pluviométries et hygrométries horaires, ainsi que d'un modèle d'incubation basé sur les températures moyennes journalières

Les résultats présentés dans ce chapitre font l'objet d'une publication dans *Plant Pathology* : **C. Roubal, S. Regis and P. C. Nicot (2013)**. Field models for the prediction of leaf infection and latent period of *Fusicladium oleagineum* on olive based on rain, temperature and relative humidity, **62(3)** : 657-666.

Abstract

Although much is known about the effect of climatic conditions on the development of peacock leaf spot of olive, field-operational models predicting disease outbreaks are lacking. With the aim of developing such models, a 10-year survey was conducted to relate leaf infection to climate parameters that can be easily monitored in the field. As outbreaks of disease are known to be linked to rain, models were evaluated for their ability to predict whether infection would occur following a rain event, depending on air temperature and duration of relative humidity above 85%. A total of 134 rain events followed by confirmed leaf infection and 191 rain events not followed by detectable infection were examined. The field data were adequately fitted (both specificity and sensitivity >0.97) with either a multilayer neural network or with two of six tested regression models describing high boundary values of high humidity duration, above which no infection occurred over the temperature range, and low boundary values below which no infection occurred. The data also allowed the selection of a model successfully relating the duration of latent period (time between infection and the first detection of leaf spots) as a function of air temperature after the beginning of rain ($R^2 > 0.98$). The predictive abilities of these models were confirmed during 2 years of testing in commercial olive orchards in southern France. They should thus provide useful forecasting tools for the rational application of treatments and foster a reduction in fungicide use against this major disease of olive.

Introduction

Peacock leaf spot, sometimes also referred to as olive scab, olive leaf spot or cycloconium leaf spot, is one of the most common diseases of olive (*Olea europaea*) trees worldwide (Obanor et al., 2008b). Its causal agent, formerly *Spilocaea oleaginea*, syn. *Cycloconium oleagineum*, was recently assigned to *Fusicladium oleagineum* on the basis of morphological and genotypic traits (Schubert et al., 2003; Crous et al., 2007; Sergeeva et al., 2009). Leaf symptoms consist of brown, circular and often zonate spots eventually surrounded by a yellow halo (Zarco et al., 2007). Over time, the leaves become chlorotic and defoliation may occur, which can significantly weaken the plant and reduce fruit yield on heavily infected trees (Graniti, 1993). It can also affect the quality of the fruits and reduce oil yield (Graniti, 1993). Most of the cultivars used for production are susceptible, even if a large range of disease prevalence can be observed among cultivars (MacDonald et al., 2000). On susceptible cultivars in conditions favourable for disease development, protection relies heavily on chemical control. In such situations in New Zealand, up to six sprays may be applied per year, corresponding to a total application of over 6 kg copper ha⁻¹ (Obanor et al., 2008b). Such levels of copper use have also been observed in France in some orchards planted with the most susceptible cultivars in areas where climatic conditions are particularly favourable to disease development (S. Regis, unpublished data).

Infections result from the germination of conidia on the surface of leaves. The fungus rapidly penetrates the thick cuticle of the olive leaf and develops a colony, restricted to the subcuticular area of the epidermis, leading to the formation of a stroma (Graniti, 1993). The lesions remain undetectable to the naked eye until conidiophores are produced on the stroma, breaking the cuticular layer, and sporulation occurs (Graniti, 1993). The conidia are disseminated by wind (Lops et al., 1993) and rain (Tenerini, 1964) and can, in turn, produce new lesions. As olive is an evergreen tree, numerous cycles can take place year-round whenever conditions are favourable to disease development in the orchard. Contrary to the situation for apple scab, caused by a related species, *Venturia inaequalis* (Gadoury & MacHardy, 1982), no evidence has been reported for any epidemiological role of a hypothetical sexual stage in *F. oleagineum*. Furthermore, recent studies on the genotypic diversity of this fungus support the predominance of asexual reproduction (Obanor et al., 2010a).

Outbreaks of disease are strongly linked to rain events (Loussert & Brousse, 1978) and studies have been conducted on the effect of temperature and relative humidity (RH) on the infection process and on the latent period before symptom expression. Leaf infections were reported to occur at RH conditions as low as 80–85% (Chen & Zhang, 1983), but in most cases, wetness appeared to be necessary (Pappo & Pelec, 1958; Loussert & Brousse, 1978; Graniti, 1993). The minimum duration of leaf wetness was estimated to vary between 1 and 2 days depending on temperature, within a range of 5–25°C (Graniti, 1993). The widest reported range of temperature conducive to conidial germination was from 2 to 34°C (Graniti, 1993), with an estimated optimum between 12 and 15°C (Loussert & Brousse, 1978) or between 16 and 22°C (Chen & Zhang, 1983; Graniti, 1993). The time needed for symptom expression following leaf infection (referred to as ‘latent period’ in this work) was also reported to be highly dependent upon temperature, ranging from 12 days at 16–20°C to 16–19 days at 21–25°C (Chen & Zhang, 1983). In very hot or very cold conditions, the latent period was estimated to last for several weeks or even several months (Miller, 1949; Graniti, 1993) and this resulted in autumn infections which caused leaf spots that did not develop until the next spring or summer (Graniti, 1993).

Such knowledge of conditions favourable to disease development can be very useful to limit the application of fungicides according to the risk of infection. In the last 10 years, comprehensive multifactorial studies conducted in precisely controlled conditions have provided a useful basis for the construction of multiple regression models which characterize the relationships between disease severity or key steps of the disease cycle and environmental factors. A third-order polynomial equation was used to describe disease severity as a function of air temperature and the duration of leaf wetness (Viruega & Trapero, 2002), and second-order polynomial equations were used to describe spore germination or appressorium formation as affected by temperature and leaf wetness duration and for modelling the kinetics of germ tube growth for 180 h at each of five temperature levels (between 5 and 25°C) under continuous wetness (Obanor et al., 2008a). More recently, Obanor et al. (2010b) proposed a second-order polynomial model relating disease severity (estimated by the number of spots on batches of leaves examined on potted plants) to wetness duration, temperature and leaf age. They also showed that in conditions of continuously high RH (98% or higher) the quantitative relationship between disease severity and inoculum concentration was adequately represented by logistic equations for five different temperature levels between 5 and 25°C. The effect of wetness interruption and the effect of wetness duration prior to a 12-h dry period were also

modelled with second-order polynomial equations for experiments conducted at either 10 or 20°C.

Such data constitute tremendous progress in the understanding of the epidemiology of the disease and provide key information for the development of risk prediction models in the field. In the present attempts to develop such a model, however, there were difficulties in measuring leaf wetness duration accurately and in a way that would be representative for most of the canopy in an orchard. To date, no wetness sensors have been endorsed by the World Meteorological Organization (Anonymous, 2008) and studies in orchards have shown that wetness assessment is highly influenced by the position of the sensors on the trees (Sentelhas et al., 2005). Furthermore, reported correlations between visual observations and information provided by wetness sensors can be low, with R² coefficients below 0.6 (Magarey et al., 2006).

As a consequence, a different approach was initiated to develop predictive models for infection events and for the duration of the latent period, based on field-measured RH, rain duration and temperature. As infections are strongly related to rain in the field, the aim of this work was to identify the associated risk factors that could be easily integrated into an operational decision support system. The specific objectives of the present study were: (i) to identify climatic conditions that are needed, in addition to the presence of rain, to produce leaf infection in the field; and (ii) to estimate the duration of the latent period as a function of air temperature and RH.

Materials and methods

Experimental orchard

The study was conducted from 1999 to 2009 in the Baux-de-Provence production area in southern France in a 2-ha commercial olive orchard located at an altitude of 50 m a.s.l. The orchard was planted in 1960 with cv. Grossane, which is one of the most susceptible cultivars to *F. oleagineum* grown in France. The trees were pruned in a traditional vase shape. They were not irrigated and were cultivated according to local organic farming practices. Within this orchard, a 70-tree experimental plot which had received no pesticide treatment since 1990 was used. On 30 March 1999, at the beginning of the experiment, disease symptoms were present on 8% of the leaves in the experimental plot. In the surrounding orchard, disease was only detected in a few areas, where a maximum of 2% of the leaves were infected.

Monitoring of climatic data

Data were collected from a weather station (CIMEL 140, CIMEL Electronique) managed by a local administration (Comité Economique Agricole de l'Olivier at Aix en Provence). Located among olive trees 50 m south-east of the experimental plot, this weather station was equipped with sensors which allowed continuous recording of air temperature, RH and rain intensity (mm h⁻¹ for rain events >0.2 mm).

Disease assessment

Ten trees were selected in the centre of the experimental plot and marked for future observations. They were examined one to three times a week between January 1999 and December 2009. From each tree, 10 fully expanded leaves (3–12 months old) were collected at random and examined for symptoms. As a result, 100 leaves were examined for every observation date. This sample size was chosen as an empirical compromise between the need for feasibility of frequent field surveys and the aim of minimizing the risk of missing small increases in disease incidence (the probability of observing no diseased leaves when sampling n leaves from a population with an actual 3% disease incidence is $P \approx 0.97^n$; accepting a 5% risk of missing a 3% disease incidence leads to a calculated sample size of 98.35). Each time, the number of leaves with visible spots was recorded and leaves without visible spots were processed to reveal latent infections. A method somewhat similar to that developed by Zarco et al. (2007) was used. The leaves were incubated for 30 min in 15% KOH at 18–22°C. Following this treatment, a leaf was considered as infected if at least one translucent spot was revealed (Fig. 1).

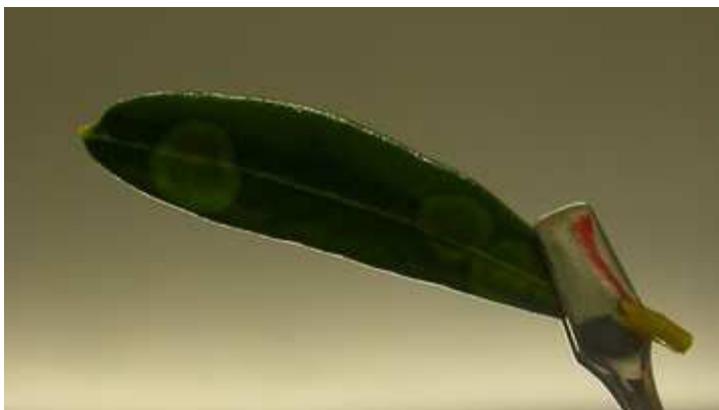


Figure 1. Latent infection of *Fusicladium oleagineum* (translucent spot) revealed by treatment of symptomless olive leaf with potassium hydroxide.

Linking rain events and leaf infection events

Rain is indispensable for leaf infection to occur, but certain rain events may not result in infection if available inoculum is insufficient or if microclimatic conditions are not favourable. The basis of this study was to examine 376 rain events (recorded between 1999 and 2009) and determine which of them resulted in subsequent infection. Two iterative steps were used to achieve this purpose. The first step used threshold values of temperature and wetness duration provided by previous studies to identify situations conducive to infection and situations for which infection was not possible. A rain event was considered to be 'non-infectious' in two situations: (i) if it occurred when air temperature was below 6°C (based on data of Chen & Zhang, 1983); or (ii) if it was followed by a high humidity period (RH > 85%) shorter than 6 h. A rain event was considered 'infectious' (presuming that inoculum was present) if it occurred when air temperature was between 10 and 20°C (based on data of Obanor et al., 2010b) and when it was followed by a high humidity period (RH > 85%) longer than 12 h. This first step resulted in the identification of unambiguous situations (either clearly infectious or clearly non-infectious rain events). For the remaining ambiguous rain events, a second iterative step was carried out to remove the ambiguity. The second iterative step involved a detailed comparative examination of the weather data and the disease incidence data over the days following each of these ambiguous rain events. The dates of emergence of new leaf spots were compared with the estimated duration of the latent period following each of these rain events. The method used to estimate the duration of the latent period as a function of temperature and air humidity will be described below. When the estimated latent period elapsed without any emergence of leaf spots, the rain event was regarded as 'non-infectious'. Conversely, a rain event was regarded as clearly 'infectious' if an outbreak of lesions occurred during the estimated latent period that followed and if no other rain events occurred during that period. It was thus possible to identify additional infectious or non-infectious events, leading to a substantially larger total data set. However, it was sometimes impossible to define whether a rain event was responsible for a subsequent outbreak of disease, for example when several rain events occurred within a short time span before the observation of new symptoms. Such unresolved ambiguous cases were excluded from the rest of the study.

Relating the duration of the latent period with air temperature after an infection event

An estimate for the duration of the latent period was a necessary tool to reduce the number of ambiguous cases described in the second iterative step above. The basis for establishing this estimate was the set of ‘infectious’ rain events clearly identified in the first iterative step above. For each of these rain events, the duration of the latent period was compared to the average air temperature during the time between the beginning of the rain and the field observation of the associated peacock spots. Regression analysis was used to fit second- to sixth-order polynomial models to the data. The goodness-of-fit of the models was compared on the basis of the correlation coefficients and the standard errors of the estimates computed as

$$SEE_R = \sqrt{\frac{\sum (Y_{obs} - Y_{est})^2}{n - k}}$$

where Y_{obs} and Y_{est} were the observed and model-estimated values respectively, n was the total number of data points and k the degrees of freedom of the model. The distributions of residuals were also examined as routinely carried out in regression analysis. The best model was then used in the second iterative step described above, leading to an enlarged set of infectious rain events. This final set of data was then used to conduct a second round of regression analysis, using the same types of models, in order to further refine the latent period model.

Relating the occurrence of infection with air temperature during rain and duration of high RH following rain events

Two methods were used for the analysis of data associated with the set of infectious and non-infectious rain events. One method consisted of regression analysis and the second method consisted of fitting neural network models.

Regression analysis

In a first step, an exploratory analysis of the data was realized by constructing a graph (Fig. 2) plotting rain events according to the average temperature recorded during the rain (TR, x-axis) and the duration of high RH after the rain (DHRH, y-axis), quantified as the number of hours with RH > 85%. Infectious rain events were distinguished from non-infectious ones, revealing

conditions favourable to infection, conditions clearly not conducive to infection and 'ambivalent conditions' for which both infectious and non-infectious rains were present.

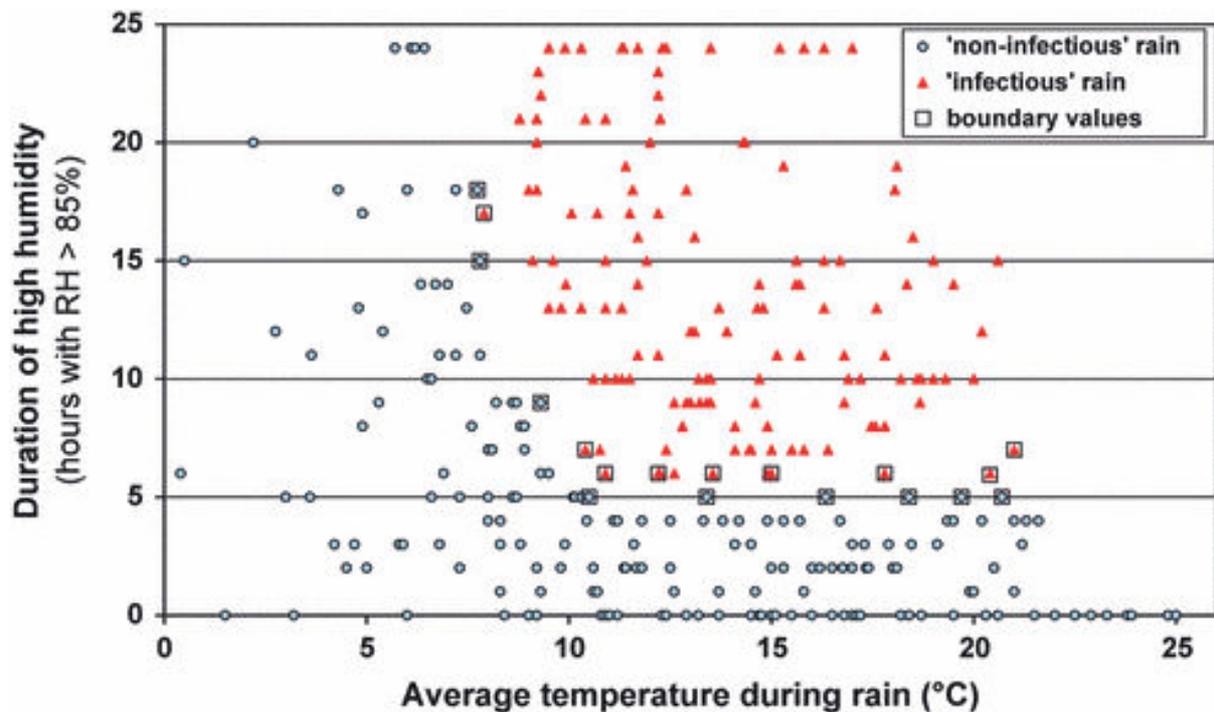


Figure 2. Characterization of rain events according to temperature and duration of high relative humidity after rain onset. Each rain event was assigned an 'infectious' status if it was followed by an increase in the incidence of olive peacock leaf spot (*Fusicladium oleagineum*) within the time frame and conditions described in the Materials and methods. Two sets of rain events were distinguished as boundary values. One set represented the rain events with the shortest durations of high humidity associated with infection and the second set represented the longest durations of high humidity associated with non-infectious rains.

In the second step, two sets of boundary values were determined across the range of recorded temperatures. One set of boundary values represented the shortest durations of high humidity associated with infectious rains and the second set represented the longest durations of high humidity associated with non-infectious rains (Fig. 2).

The third step consisted of fitting regression models to the boundary values identified in step two, in order to characterize the critical condition curve above which a rain was always infectious and the curve below which a rain was never infectious. Regression analysis was realized with the help of CurveExpert v. 1.3 software. Among the types of models available for evaluation with this software, six were selected for comparison (Table 1) because they provided curves with a high negative slope at low x values and a general L- or U-shape (Seber

& Wild, 1989; Dourado et al., 2007) as shown by the data points (Fig. 2). The goodness-of-fit of the models was compared on the basis of the correlation coefficients, the standard errors of the estimates and the distribution of residuals, as indicated above. In addition, the Akaike Information Criterion (AIC; Akaike, 1969) was computed as

$$AIC = n \log(SSE/n) + 2(p + 1),$$

where SSE was the sum of squared errors:

$$SSE = \sum (Y_{\text{obs}} - Y_{\text{est}})^2$$

and p was the number of estimated parameters of a model.

Table 1. Regression models fitted to the boundary values representing the shortest durations of high humidity associated with 'infectious' rains and the longest durations of high humidity associated with 'non-infectious' rains (Fig. 2) for olive peacock leaf spot caused by *Fusicladium oleagineum* (Fig. 2) for olive peacock leaf spot caused by *Fusicladium oleagineum*

Model	Equation ^a	High boundary for 'non-infectious' rains ^b			Low boundary for 'infectious' rains ^b				
		Parameters	Standard error	Correlation coefficient	AIC ^c	Parameters	Standard error	Correlation coefficient	AIC ^c
Logistic	$y = a/(1 + \exp(b-c*x))$	a = 4.8563, b = -18.5796, c = 42.0620	0.938	0.986	6.517	a = 6.1582, b = -1069.8436, c = 0.9398	0.418	0.996	0.939
Vapour pressure	$y = \exp(a + b/x + c*\ln(x))$	a = -16.4927, b = 72.8655, c = 4.8386	0.960	0.986	6.699	a = -15.7267, b = 69.6551, c = 4.7098	0.589	0.989	3.322
Reciprocal quadratic	$y = 1/(a + b*x + c*x^2)$	a = -0.4106, b = 0.0798, c = -0.0024	1.014	0.984	7.126	a = -0.3951, b = 0.0767, c = -0.0024	1.209	0.966	8.319
Weibull	$y = a-b*\exp(-c*x^d)$	a = 40.4053, b = 35.6332, c = 1305233.5924, d = -7.3156	1.026	0.986	8.616	a = 31.5441, b = 26.4244, c = 6106.7530, d = 0.5592	1.645	0.933	11.826

Model	Equation ^a	High boundary for ‘non-infectious’ rains ^b			Low boundary for ‘infectious’ rains ^b				
		Parameters	Standard error	Correlation coefficient	AIC ^c	Parameters	Standard error	Correlation coefficient	AIC ^c
Hoerl	$y = a \cdot (b^x) \cdot (x^c)$	a = 1994069.7871, b = 1.6352, c = -7.5738	1.126	0.981	7.945		ND ^d	ND	
Morgan– Mercer– Flodin (MMF)	$y = (a \cdot b + c \cdot x^d) / (b + x^d)$	a = 2.1225, b = -84.0842, c = 4.5523, d = 2.2513	1.052	0.986	8.811		ND	ND	

^ay= duration of period with air relative humidity >85% from the start of a rain event (h) and x = average air temperature during the rain (°C).

^bA rain event was considered as ‘infectious’ if it was followed by an increase in the incidence of peacock leaf spot within the time frame and conditions described in the Materials and methods.

^cAkaike Information Criterion.

^dND: not defined; the software was unable to fit this model to the data.

Artificial neural network models

The data were also analysed using a multilayer feed-forward neural network (Peacock et al., 2007) to provide an appraisal of the occurrence of infection following a rain event. tanagra software (<http://eric.univ-lyon2.fr/~ricco/tanagra/en/tanagra.html>) was used with the same two variables as in the regression analysis above (TR and DHRH). The neural network was run with the standardized values of these variables ($[\text{raw value} - \text{average}] / \text{standard deviation}$), two neurons in the hidden layer and the learning parameters and stopping rules shown in Table 2. Its performance was evaluated by computing the overall prediction success, sensitivity and specificity as described by Peacock et al. (2007).

Table 2. Parameters and rules used for the construction of a multilayer neural network describing the advent of olive leaf infection by *Fusicladium oleagineum* following rain events

Learning parameters	
Validation set proportion	0.20
Learning rate	0.15
Stopping rules	
Maximum number of iterations	100
Error rate threshold	0.01
Verify error stagnation	No

Results

Progress of infection over time

The observed incidence of leaves with typical peacock spots (visible infections) in the orchard varied widely over the 10-year study (from 0 to nearly 70%; Fig. 3). When taking into account the latent infections revealed by the laboratory test (referred to as total infections), the maximum incidence reached 90%. Reductions in the number of diseased leaves in the orchard were associated with defoliation, resulting from natural senescence of the leaves or disease-related abscission. This phenomenon was occasionally amplified by episodes of strong winds (wind speed $>70 \text{ km h}^{-1}$; Fig. 3).

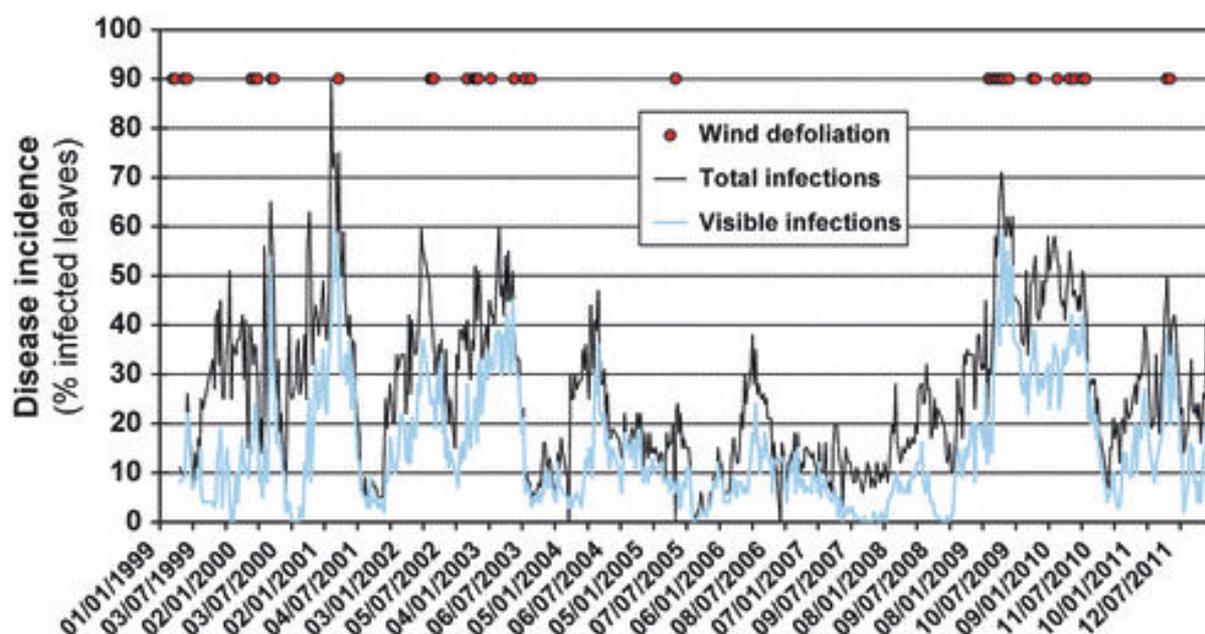


Figure 3. Progression over time of *Fusicladium oleagineum* incidence (percentage of infected olive leaves). The lower curve (grey) represents leaves with typical peacock spots (visible infections). The upper curve (black) represents the total number of infected leaves, including those with latent infections revealed by laboratory tests. Individual dots in the upper part of the frame represent events of substantial leaf fall related to episodes of strong winds (>70 km h⁻¹).

Linking rain events and leaf infection events

The first iterative step resulted in the unambiguous identification of 63 infectious and 165 non-infectious rain events among the 376 rain events examined.

The second iterative step allowed the identification of 71 additional infectious events and 26 non-infectious events, leading to a total data set of 134 infectious and 191 non-infectious rain events. The remaining unresolved ambiguous cases (excluded from the rest of the study) amounted to 51 out of a total of 376.

Relating the duration of the latent period to air temperature after an infection event

The final polynomial regression analysis was carried out on the total data set of 134 infectious rain events. Fitness improvement beyond the fourth-degree polynomial was marginal (Fig. 4).

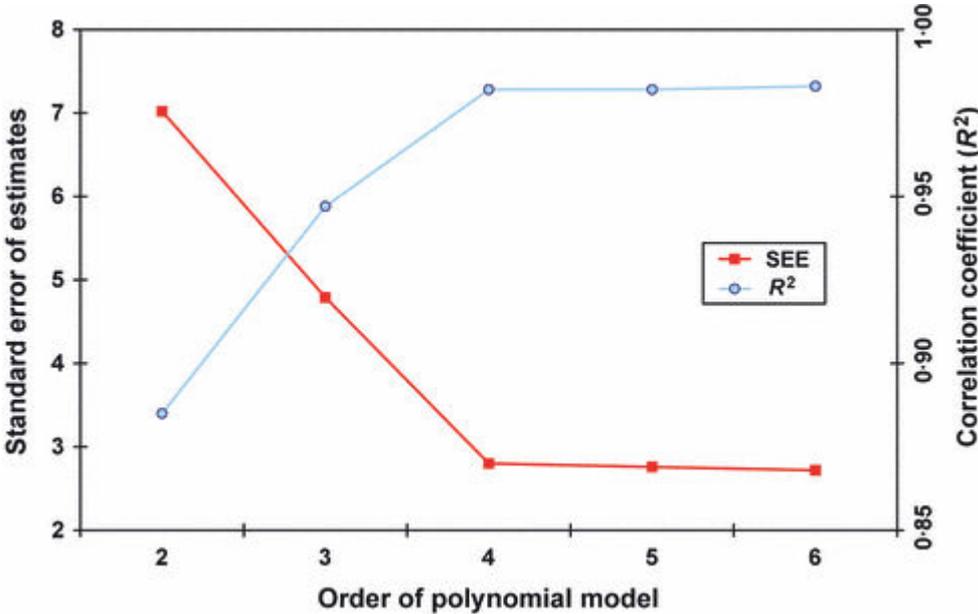


Figure 4. Relationship between goodness-of-fit indicators and the order of polynomial models relating the duration of olive peacock leaf spot (*Fusicladium oleagineum*) latent period as a function of air temperature.

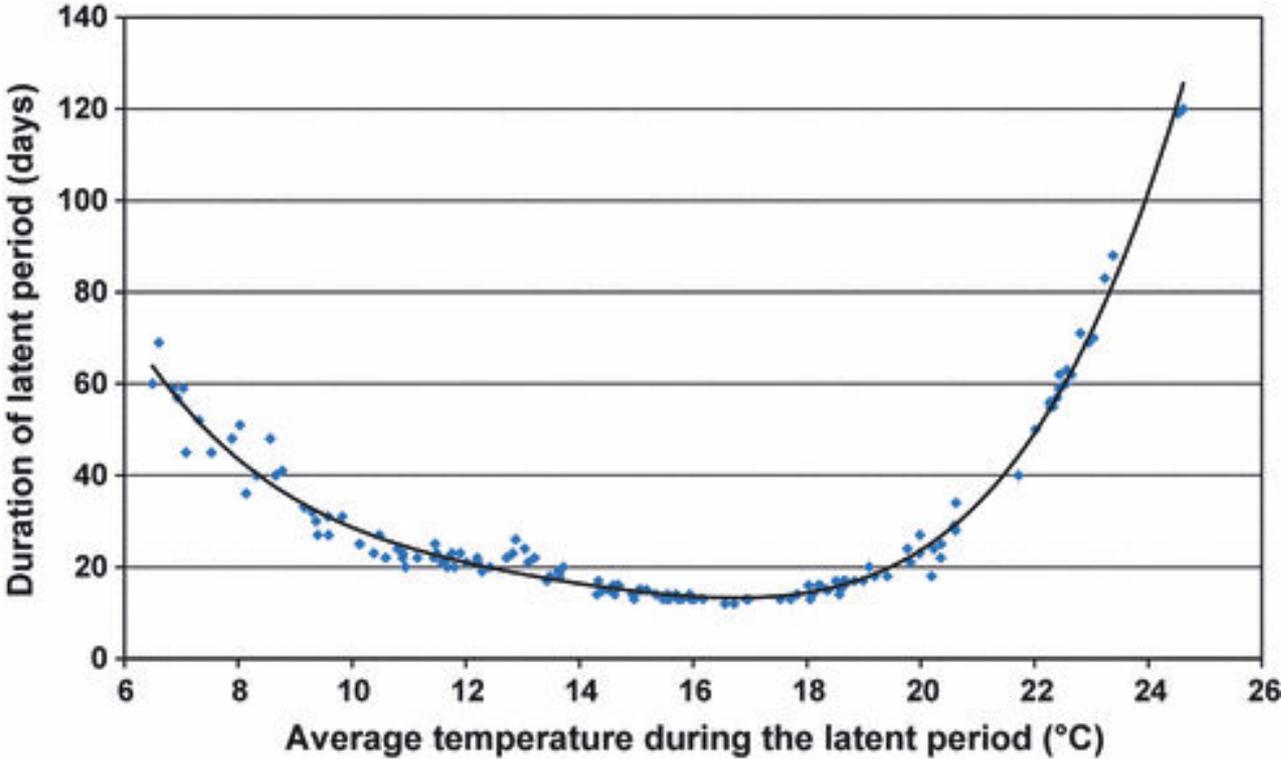


Figure 5. Relationship between the duration of the olive peacock leaf spot (*Fusicladium oleagineum*) latent period and air temperature. Each data point represents an infectious rain event. The curve shows a fourth-order polynomial model fitted to the data.

The equation for this model, represented in Figure 5, was:

$$D_i = 364.76 - 89.57 * T_i + 9.12 * T_i^2 - 0.43 * T_i^3 + 0.0078 * T_i^4$$

where D_i and T_i represented the duration of the latent period and the average temperature during the period from leaf infection until symptom expression, respectively.

Relating the occurrence of infection to air temperature during rain and duration of high RH following rain events

Regression models

Among the six models tested, four adequately described both sets of boundary values defined in Figure 2 (critical conditions above which a rain event was always infectious and those below which a rain event was never infectious). The best fitness indicators were observed for the logistic model (Table 1) and for the vapour pressure model (Fig. 6).

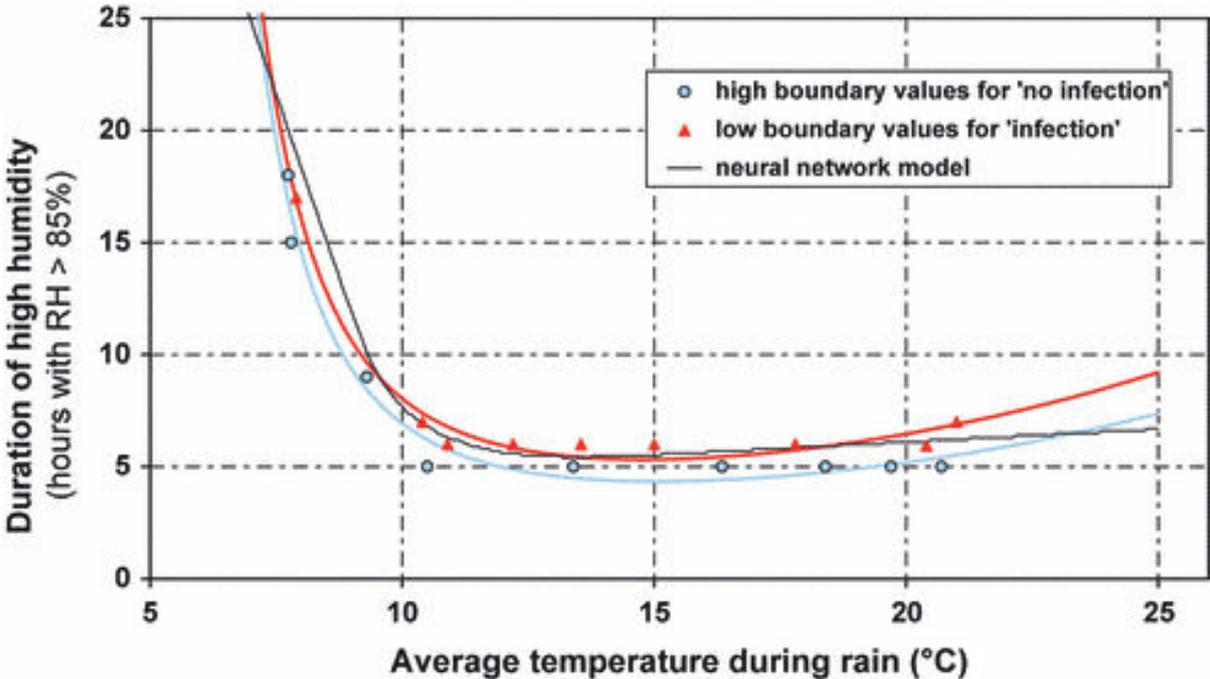


Figure 6. Predictive models for the infection of olive leaves by *Fusicladium oleagineum* according to temperature and duration of high relative humidity after rain onset. In addition to a multilayer neural network model, regression models were fitted to the boundary values representing the lowest durations of high humidity associated with 'infectious' rains and the highest durations of high humidity associated with 'non-infectious' rains.

Neural network model

The feed-forward multilayer neural network was successfully used to define a model assigning a correct infection status to all but two of the 325 rain events examined in the study, resulting in a sensitivity value of 0.985. All rain events not followed by infection were correctly identified, resulting in a specificity value of 1. The parameters of this model are described in Table 3. Based on the model, a curve was constructed to delineate the critical high-humidity duration above which infection could occur over the temperature range (Fig. 6).

Table 3. Parameters of the fitted neural network model describing the advent of olive leaf infection by *Fusicladium oleagineum* following rain events

Variable	Average	Standard deviation
Parameters for input variable standardization		
TR ^a	12.3566	4.4680
DHRH ^b	9.6559	6.6573
Weights from input layer to hidden layer		
	Neuron 1	Neuron 2
TR	-5.0460	0.4371
DHRH	-1.1489	-5.6071
Bias	-3.2367	-3.8346
Weights from hidden layer to output layer		
	No infection	Infection
Neuron 1	4.87441612	-4.87440901
Neuron 2	5.30379161	-5.30378556
Bias	-2.694614	2.69461031

^a Average temperature recorded during the rain event.

^b Duration of high relative humidity (RH > 85%) after the rain event.

Discussion

The analysis of the large data set collected in the 10-year study, using the results from previous work in controlled conditions (Viruega & Trapero, 2002; Obanor et al., 2008a, 2010b), allowed the successful fitting of models relating field-measured climate data to the occurrence of olive leaf infection by *F. oleagineum* and to the duration of the latent period following infection. This is apparently the first successful exploitation of field data on olive peacock spot to develop predictive models.

Two very different approaches were used for modelling leaf infection. The regression approach required the selection and separate analysis of two sets of boundary values (representing, respectively, the shortest durations of high humidity associated with infectious rains and the longest durations of high humidity associated with non-infectious rains). In contrast, the neural approach used the global data set, without any need for preliminary

interpretation of the data, and provided a single boundary separating infectious and non-infectious rain events. Despite this advantage and its wide use for pattern or voice recognition, this type of model is still seldom used for plant protection studies (Peacock et al., 2007). Interestingly, the predictive curves provided by the two approaches were quite similar in shape (Fig. 6) and the sensitivity and specificity of the models were similarly high (Table 4). This supported a posteriori the choices made in the present study to distinguish the critical high and low boundary values (Fig. 2). For practical field application, however, the models provided by the regression approach were preferred for further work. The reason for this choice was that the difference in specificity and sensitivity of the two complementary curves (Table 4) allows the operator to select a model depending on an appreciation of the field situation and the level of acceptable risk. Using the curve showing low boundary values for infection (Fig. 6) as a decision threshold can lead to possible underestimation of the infection risk. In contrast, using the curve showing high boundary values for non-infection can lead to possible overestimation of the infection risk.

Table 4. Specificity and sensitivity of the models selected to describe the advent of olive leaf infection by *Fusicladium oleagineum* following rain events

Model ^a	Specificity ^b	Sensitivity ^c
Low threshold regression model (vapour pressure model)	1	0.977
High threshold regression model (vapour pressure model)	0.974	1
Neural network model	1	0.985

^a See Figure 3 for a description of the models.

^b Rate of correctly predicted absence of infection.

^c Rate of correctly predicted infections.

Among the six models used in the regression analysis of the high and low boundary values, two clearly provided the best fits: the logistic model and the vapour pressure model. Although the fitness indicators were slightly higher for the logistic model (Table 1), the vapour pressure model was selected for the development of a predictive tool. The reason which guided this choice was that the curves fitted to the data with the logistic model intersected at low temperatures (x-axis), casting doubt on their biological legitimacy because they delineated a zone where a rain event should be both infectious and non-infectious at the same time. The

vapour pressure model did not present this drawback. Interestingly, the curves fitted with this model (Fig. 6), although they only pertain to infection versus non-infection, present a strong analogy in shape with those of the model recently used by Viruega et al. (2011) to describe disease severity according to wetness duration and temperature in a controlled-environment study. Several future improvements in the predictive tool could be envisioned. Beyond knowing if weather conditions are conducive for infection to occur, the growers may wish to modulate the timing of their fungicide applications depending on the severity of the ensuing disease in the field. The recently established relationship between disease severity and climatic parameters (Viruega et al., 2011) constitutes a remarkable step toward such a goal. Several additional factors would need to be considered in the field, including the susceptibility of the olive cultivar (MacDonald et al., 2000) and inoculum pressure. The quantitative role of inoculum pressure has clearly been shown in controlled-environment studies, both in terms of disease incidence and disease severity (Obanor et al., 2010b; Viruega et al., 2011). For intensively studied diseases such as botrytis leaf blight of onion, direct field assessment of airborne inoculum has been used in conjunction with weather-based disease-prediction models (Van der Heyden et al., 2012). Alternatively, indirect estimates of inoculum pressure might also be simpler to implement in a field situation in the case of olive peacock disease. For example, quantifying the frequency of leaf infection on the trees might provide sufficient information for modelling purposes as fallen leaves in the orchard are not expected to liberate substantial amounts of inoculum (Prota, 1958; Laviola, 1966). However, implementing such improvements might not be sufficient as other complex factors may also be implicated in disease severity. For example, classes of leaf age would need to be distinguished, as most damaging infections were reported to occur in the spring (Shabi et al., 1994), possibly because the susceptibility of a leaf varies significantly with its age (Viruega et al., 2011). This in turn would also require the establishment of models to describe the production of new leaves by the trees, as well as their life span and the factors which influence their final abscission, providing an additional level of complexity. Although desirable, such improvements of the risk-prediction tools may be difficult to achieve soon in practice. Even for better-known diseases such as apple scab, to which much modelling effort has been devoted, quantification of risk has long been limited to predicting the release of primary inoculum according to climatic factors (Gadoury & MacHardy, 1982; Giosuè et al., 2000), suggesting that difficulties were encountered in the development of predictive tools taking disease severity into account. More recent advances include models attempting to predict scab severity based on host susceptibility and phenological stage as well as climatic

factors (Rossi et al., 2007). However, modelling the severity of apple scab is complicated by at least two factors. One is the implication of both a sexual and an asexual form of inoculum. The second one is the difficulty in predicting the survival of pseudothecia and the amount of viable ascospores that they carry (Gadoury & MacHardy, 1986; Holb, 2006). This remains to be demonstrated, but faster progress could be anticipated for peacock leaf spot of olive as its epidemiology is somewhat simpler (because of the absence of sexual reproduction) and there is hope that the amount of conidial inoculum could be inferred from the number of diseased leaves present on the trees of an orchard.

In conclusion, despite (or possibly thanks to) their simplicity, the models obtained in the present study appear to constitute a promising tool for practical field application. During a 2-year period of field validation (2009–2011) by the French Phytosanitary Advisory Service over a sample of 40 sites in the French olive-growing region, each encompassing a 1-km radius around a weather station, only one infection failed to be predicted (S. Regis, unpublished data). That particular infection event could not be linked to any detected rain. It was thus probably the result of a very short rain event (< 0.5 mm) that failed to be detected by the sensor. With this single exception, the robustness of the predictive tool appears promising, although it cannot be excluded that growers may have failed to detect minor infection events, associated with very low increases in disease incidence. It is not possible to evaluate the frequency of falsely predicted infections, as growers sprayed in response to a predicted infection if they considered that current fungicide coverage was insufficient. The models are also currently used, together with archive meteorological data from 140 weather stations, to map the risk of olive peacock disease in southern France according to the average yearly number of infectious rains.

Acknowledgements

We thank the Centre d'Information Régional Agrométéorologique (CIRAME), the French Economic Committee of Olive (CEO), the French Interprofessional Olive Association (AFIDOL) and the Mas-de-la-Dame for facilitating data acquisition for the present study.

References

Akaike H, 1969. Fitting autoregressive models for prediction. *Annals of the Institute of Statistical Mathematics* 21, 243–7.

- Anonymous, 2008. Measurement of dew and leaf wetness. World Meteorological Organization Guide to Meteorological Instruments and Methods of Observation. Geneva, Switzerland: WMO, WMO-No. 8, section I.6.6.1.
- Chen S, Zhang J, 1983. Studies on olive peacock's eye disease, infection cycle and epidemiology. *Acta Phytopathologica Sinica*13, 31–40.
- Crous PW, Schubert K, Braun U et al. , 2007. Opportunistic, human-pathogenic species in the Herpotrichiellaceae are phenotypically similar to saprobic or phytopathogenic species in the Venturiaceae. *Studies in Mycology*58, 185–217.
- Dourado A, Ferreira E, Barbeiro P, 2007. VISRED – numerical data mining with linear and nonlinear techniques. In: Perner P, ed. *Advances in Data Mining. Theoretical Aspects and Applications. Proceedings of the 7th Industrial Conference on Data Mining, July 14–18, 2007. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 7.*
- Gadoury DM, MacHardy WE, 1982. A model to estimate maturity of ascospores of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology*72, 901–4.
- Gadoury DM, MacHardy WE, 1986. Forecasting ascospore dose of *Venturia inaequalis* in commercial apple orchards. *Phytopathology*76, 112–8.
- Giosuè S, Rossi V, Ponti I, Bugiani R, 2000. Estimating the dynamics of airborne ascospores of *Venturia inaequalis*. *EPPO Bulletin*30, 137–42.
- Graniti A, 1993. Olive scab: a review. *EPPO Bulletin*23, 377–84.
- Holb I, 2006. Effect of six sanitation treatments on leaf litter density, ascospore production of *Venturia inaequalis* and scab incidence in integrated and organic apple orchards. *European Journal of Plant Pathology*115, 293–307.
- Laviola C, 1966. Contribution to the knowledge of the biology of *Spilocaea oleagina* (Cast.) Hugh. in Apulia. In: *Proceedings of the First Congress of the Mediterranean Phytopathological Union, Bari, Italy. Firenze, Italy: Mediterranean Phytopathological Union, 327–39.*
- Lops F, Frisullo S, Rossi V, 1993. Studies on spread of the olive scab pathogen, *Spilocaea oleagina*. *EPPO Bulletin*23, 385–7.
- Loussert R, Brousse G, 1978. *L'Olivier*. Paris, France: G.P. Maisonneuve et Larose.
- MacDonald AJ, Walter M, Trought M, Frampton CM, Burnip G, 2000. Survey of olive leaf spot in New Zealand. *New Zealand Plant Protection*53, 126–32.
- Magarey RD, Seem RC, Russo JM, 2006. Grape canopy surface wetness: simulation versus visualisation and measurement. *Agricultural and Forest Meteorology*139, 361–72.

- Miller HN, 1949. Development of the leaf spot fungus in the olive leaf. *Phytopathology* 39, 403–10.
- Obanor FO, Walter M, Jones EE, Jaspers MV, 2008a. Effect of temperature, relative humidity, leaf wetness and leaf age on *Spilocaea oleagina* conidium germination on olive leaves. *European Journal of Plant Pathology* 120, 211–22.
- Obanor FO, Walter M, Jones EE, Jaspers MV, 2008b. Greenhouse and field evaluation of fungicides for control of olive leaf spot in New Zealand. *Crop Protection* 27, 1335–42.
- Obanor FO, Walter M, Jones EE, Candy J, Jaspers MV, 2010a. Genetic variation in *Spilocaea oleagina* population from New Zealand olive groves. *Australasian Plant Pathology* 39, 508–16.
- Obanor FO, Walter M, Jones EE, Jaspers MV, 2010b. Effects of temperature, inoculum concentration, leaf age, and continuous and interrupted wetness on infection of olive plants by *Spilocaea oleagina*. *Plant Pathology* 60, 190–9.
- Pappo S, Pelec J, 1958. La maladie “cycloconium” sur l’olivier et la lutte contre cette maladie. In: Fédération Internationale d’Oléiculture. Proceedings of the 1st Conférence Internationale des Techniciens Oléicoles, Tanger, Algérie. Madrid, Spain: Sucesores de Rivadeneyra, 473–88.
- Peacock L, Worner S, Pitt J, 2007. The application of artificial neural networks in plant protection. *EPPO Bulletin* 37, 277–82.
- Prota U, 1958. Contribution to the pathology of the cultivated olive in Sardinia. I. Observations and investigations on the ‘peacock’s eye’ induced by *Cycloconium oleagineum*: infection period, appearance and evolution of leaf spots; phylloptosis; conidiogenesis. *Annali della facoltà di Agraria, Università di Sassari* 6, 256–88.
- Rossi V, Giosuè S, Bugiani R, 2007. A-scab: apple-scab, a simulation model for estimating risk of *Venturia inaequalis* primary infections. *EPPO Bulletin* 32, 300–8.
- Schubert K, Ritschel A, Braun U, 2003. A monograph of *Fusicladium* s.lat. (Hyphomycetes). *Schlechtendalia* 9, 71–132.
- Seber GAF, Wild CJ, 1989. Growth models. In: Seber GAF, Wild CJ, eds. *Nonlinear Regression*. New York, NY, USA: John Wiley & Sons, 325–66. Services SFX pour l’INRA
- Sentelhas PC, Gillespie TJ, Batzer JC et al. , 2005. Spatial variability of leaf wetness duration in different crop canopies. *International Journal of Biometeorology* 49, 363–70.

- Sergeeva V, Braun U, Spooner-Hart R, Nair NG, 2009. Observations on spot caused by *Fusicladium oleagineum* on olives (*Olea europaea*) in New South Wales, Australia. *Australasian Plant Disease Notes*4, 26–8.
- Shabi E, Birger R, Lavee S, 1994. Leaf spot (*Spilocaea oleagina*) of olive in Israel and its control. *Acta Horticulturae*356, 390–4.
- Tenerini I, 1964. Ricerche sulla biologia de epidemiologia della *Spilocaea oleagina* (Cast.) Hug., agente dell'occhio di pavone dell'olivo. *Phytopathologia Mediterranea*3, 63–70.
- Van der Heyden H, Carisse O, Brodeur L, 2012. Comparison of monitoring based indicators for initiating fungicide spray programs to control botrytis leaf blight of onion. *Crop Protection*33, 21–8.
- Viruega JR, Trapero A, 2002. Effect of temperature, wetness duration and leaf age on infection and development of leaf spot. *Acta Horticulturae*586, 797–800.
- Viruega JR, Roca LF, Moral J, Trapero A, 2011. Factors affecting infection and disease development on olive leaves inoculated with *Fusicladium oleagineum*. *Plant Disease*95, 1139–46.
- Zarco A, Viruega JR, Roca LR, Trapero A, 2007. Detección de las infecciones latentes de *Spilocaea oleagina* en hojas de olivo. *Boletín de Sanidad Vegetal: Plagas*33, 235–48.

Chapitre IV-2 : Conclusions et perspectives pour la gestion de la tavelure de l'olivier

Une approche très pragmatique a été mise en oeuvre ici, pour réaliser un modèle exploitant uniquement les données de pluie, de température et d'hygrométrie relative. Cette approche aurait pu paraître comme une gageure, par rapport aux travaux antérieurs focalisés sur des données de température et d'humectation du feuillage puisque c'est bien l'humectation du feuillage qui permet la contamination par *F. oleagineum*. Il a cependant été montré ici qu'il est possible, sur la base de l'hygrométrie en lieu et place de l'humectation, de réaliser un modèle robuste d'évaluation des conditions de contamination. Ce résultat est important quand on prend en considération que les capteurs d'humectation produisent régulièrement des résultats discordants entre eux, dérivent assez rapidement dans le temps, et peuvent apporter des valeurs non conformes à la réalité mesurée visuellement. Sur la base des observations des mêmes épisodes ayant donné lieu à des contaminations, un modèle d'incubation a également été réalisé en prenant en compte le délai d'observation des symptômes. La combinaison de ces deux modèles a permis de décrire la dynamique épidémiologique du champignon parasite de façon efficace pour une application pratique.

Dans le prolongement du travail de modélisation décrit ici, un travail d'ingénierie a été réalisé pour produire deux outils d'aide à la décision (OAD) pour aider les oléiculteurs à gérer la tavelure de l'olivier. Ces outils sont présentés de manière détaillée dans l'Annexe 4 et ont fait l'objet d'une publication (Roubal *et al.*, 2014). Ils comprennent deux logiciels permettant à l'utilisateur :

- de visualiser sous forme graphique les résultats de la modélisation correspondant à ses propres données météorologiques, pour mieux appréhender l'évolution de la dynamique du champignon en cours de campagne
- de consulter un système expert (Optipaon) établissant une estimation du risque sur la base de 6 critères : la fréquence de la maladie (% de feuilles avec lésions), le type d'irrigation, la variété, l'historique de protection, l'environnement de la parcelle, la zone climatique.

Des documents d'accompagnement ont également été produits et diffusés, afin d'encourager à l'utilisation de ces OAD.

Des développements sont en cours pour améliorer ces outils. L'un concerne la définition de la zone climatique qui caractérise un niveau de risque moyen pour la maladie de l'oeil de paon. L'appartenance d'une parcelle donnée à une zone est encore réalisé à dire d'expert et l'agriculteur ne peut pas renseigner cette rubrique sans l'aide d'un technicien spécialisé. Il est prévu, en collaboration avec le CIRAME, d'automatiser cette caractérisation par le développement d'une cartographie à maille fine du risque moyen. Ce travail en cours consiste à mettre en œuvre le modèle de contamination développé au cours de la thèse pour des données météorologique virtuelles créées à une maille de 40 mètres par le logiciel LISDQS³⁴ sur la base des historiques de données météorologiques des stations du CIRAME. Un autre développement en cours consiste à évaluer et prendre en compte la sensibilité spécifique à *F. oleagineum* des variétés françaises d'olivier.

³⁴ LISDQS est un logiciel d'interpolation statistique de données quantitatives et spatiales, réalisé sous la direction de Daniel Joly (CNRS, Besançon)

Conclusion générale

Le présent travail avait pour objectif de réaliser des modèles d'évaluation des risques épidémiologiques offrant une meilleure fiabilité pour les décisions d'interventions phytosanitaires. La motivation initiale pour ce travail provenait du manque de fiabilité des modèles existants pour deux ascomycètes taxonomiquement proches qui sont des parasites majeurs des arbres fruitiers. Les faiblesses de ces modèles sont abondamment illustrées dans la littérature scientifique et constatées sur le terrain en Provence. Les travaux abordés au cours la thèse ont été sous-tendus par l'identification de défauts conceptuels majeurs de ces modèles et l'hypothèse que des améliorations notables de fiabilité pouvaient être espérées par une approche différente. Des améliorations supplémentaires pouvaient également être attendues, notamment pour la mise en œuvre des modèles sur le terrain, en les construisant sur la base de données acquises sur le terrain plutôt qu'à partir de connaissances sur la biologie des agents pathogènes établies en conditions contrôlées constantes. Cette double approche a conduit à explorer des stratégies originales, reposant sur des méthodes d'optimisation numérique jusqu'à présent peu ou pas exploitées en phytopathologie.

Cette approche a permis d'atteindre l'ensemble des objectifs, qu'il s'agisse d'établir une dynamique de maturation de l'inoculum primaire de l'agent de la tavelure du pommier ou des conditions de contamination pour la maladie de l'œil de paon de l'olivier. Pour ces deux maladies, les travaux ont donné lieu à deux publications scientifiques (Roubal *et al.* 2013; Roubal et Nicot, 2016) et des développements pratiques pour les agriculteurs.

Concernant la tavelure du pommier, il a été possible de modéliser la dynamique de développement de l'inoculum de *V. inaequalis* sans à priori sur l'équation de la courbe de projections des ascospores, en combinant l'utilisation d'un indice de corrélation de rang et un choix raisonné d'une méthode d'optimisation numérique. Cette approche a conduit à la réalisation et la validation de modèles plus fiables que les modèles classiques pour évaluer les risques. Les principales améliorations ont porté sur (i) l'estimation du taux de développement journalier de l'inoculum primaire de *V. inaequalis* par une loi plus réaliste que l'ancienne échelle en degrés jours, (ii) l'établissement d'un biofix simple pour la nouvelle échelle de temps, remplaçant avec efficacité le biofix classique qui reposait sur des observations biologiques contraignantes et donnant souvent lieu à contestation. Ces améliorations ont été validées à l'aide d'observations réalisées en Provence, mais aussi en Aquitaine. Le travail de thèse a également permis d'approfondir l'influence de la pluie sur la dynamique des projections en Provence, menant à trois constats importants pour améliorer encore la fiabilité des modèles :

- Les pluies à la fin de l'hiver accélèrent la maturation de l'inoculum, occasionnant des projections de spores précoces.
- Les pluies se produisant au cours de la période de projection des spores prolongent cette période.
- Un épisode sec n'interrompt pas la maturation de l'inoculum, ce qui est en contradiction avec de nombreuses publications.

L'objectif ultime du travail était de fournir aux arboriculteurs et aux conseillers agricoles un OAD plus performant que ses prédécesseurs. Cela a aussi été mené à bien, avec la production d'un logiciel mis en ligne sur la plate-forme de modélisation du site Internet du Ctifl (INOKI) et la réalisation en mars 2017 d'une formation pour l'ensemble des animateurs régionaux du réseau national de surveillance biologique du territoire.

Concernant la maladie de l'œil de paon de l'olivier, tous les objectifs du travail de thèse ont également été atteints. Deux points clefs de l'épidémiologie de la maladie ont été modélisés, permettant de mieux évaluer les risques de contamination et prévoir les dates d'apparition des symptômes sur feuilles : (i) le caractère contaminant d'un épisode pluvieux peut être évalué de manière fiable sur la seule base des données horaires de pluie, température et hygrométrie, et (ii) la durée d'incubation peut être évaluée de façon remarquablement précise à l'aide des seules températures moyennes journalières à compter du début de la contamination. Les deux modèles épidémiologiques ont servi de base pour la production d'un logiciel mis en ligne sur le site Internet du CIRAME et mis à disposition de l'animateur national du réseau national de surveillance biologique du territoire. La démarche de développement a été poursuivie avec la réalisation d'un OAD permettant à l'oléiculteur d'affiner sa décision d'intervention phytosanitaire en fonction des caractéristiques propres à sa parcelle. Ce travail a donné lieu à une troisième publication (Roubal *et al.*, 2014) présentée en Annexe 4.

Le travail de thèse a également conduit à de nombreuses perspectives scientifiques sur la biologie des agents pathogènes étudiés, sur l'amélioration des méthodes d'optimisation, mais aussi pour l'application des méthodes développées ici à d'autres bioagresseurs.

Perspectives liées à la biologie des bioagresseurs:

A l'issue de ce travail, il a été montré que le taux de développement journalier de l'inoculum primaire des populations de *V. inaequalis* en Provence présente des caractéristiques très proches de celui des populations en Aquitaine. Une première question de recherche s'impose :

cette caractéristique peut-elle être généralisée à d'autres bassins de production en France, dans le monde ? Si les travaux le confirmaient, il s'ajouterait une deuxième question : pour une échelle de temps identique, la forme de la courbe de projection des ascospores sera-t-elle identique ? Par ailleurs, le présent travail a infirmé l'hypothèse d'un blocage de la maturation de l'inoculum en période sèche pour les populations provençales de *V. inaequalis* examinées de 1996 à 2013, et a montré le caractère inapproprié d'introduire des « Halting rules » dans le modèle NH2. Il serait important de confronter ces constats à l'épreuve d'une échelle géographique plus vaste pour laquelle des différences biologiques entre populations de *V. inaequalis* pourraient exister.

Perspectives liées à l'amélioration des méthodes d'optimisation :

Les conditions plus ou moins favorables au développement de l'inoculum primaire de la tavelure ont été estimées de manière relativement grossière à l'aide d'une expression du taux de développement journalier en cinq segments de droites. Cette estimation a représenté une amélioration très significative par rapport aux deux segments proposés par la loi en degrés jours, mais cela reste une approximation forte. La logique voudrait que l'on se rapproche de l'identification d'une loi continue pour $R(T)$ en améliorant nos connaissances de la biologie de la tavelure. Cette ambition augmenterait considérablement les temps de calcul nécessaires à l'optimisation de la fonction $R(T)$. Dans un tel contexte, l'optimisation systématique sur grille ne serait probablement plus envisageable. Du fait des risques d'erreur soulevés dans la présente étude, les méthodes d'optimisation les plus rapides telles que les descentes de gradient ne seraient pas appropriées. Cependant, il existe d'autres pistes, en cours d'étude, permettant une convergence non élitiste d'un groupe de solutions qui ont un niveau identique d'optimisation à chaque itération. En particulier, deux méthodes paraissent intéressantes. Il s'agit de « l'optimisation par essaim de particule » et de « l'optimisation génétique ». Cette dernière, en cours d'adaptation à la problématique d'optimisation d'une fonction $R(T)$ à N points (7 et plus) donne actuellement des résultats préliminaires très intéressants et sera exploitée à l'avenir en alternative à l'utilisation de grilles « exhaustives ». En effet, cette méthode réduit considérablement les temps de calculs, tout en permettant d'avoir un aperçu de la topologie de la fonction critère dans l'espace des solutions à chaque étape d'optimisation.

Perspectives liées à l'extension des méthodes d'optimisation à d'autres bioagresseurs :

Les méthodes développées dans le cadre du présent mémoire n'ont pas un domaine restreint d'application. Dans notre contexte, la protection des cultures, elles peuvent tout aussi bien s'adapter à l'optimisation des paramètres biologiques d'autres parasites fongiques, et plus largement d'autres bioagresseurs. Actuellement je réalise plusieurs études qui mettent en oeuvre pour d'autres bioagresseurs l'algorithme d'optimisation numérique développé ici pour la tavelure du pommier. Il s'agit notamment de l'établissement d'un taux de développement journalier pour la sortie de diapause du vecteur de la flavescence dorée de la vigne (la cicadelle *Scaphoideus titanus*) et pour la mouche du brou du noyer (*Ragoletis completa*). Concernant les ascomycètes en arboriculture fruitière, une demande de collaboration avec l'université de Plovdiv (Bulgarie) a été reçue, pour contribuer à la réalisation d'un nouveau modèle sur l'antracnose du noyer causée par le champignon *Gnomonia leptostyla*. Là encore il s'agit d'étudier le taux d'évolution journalier et l'échelle de temps concernant l'évolution de l'inoculum primaire d'un champignon parasite.

Des considérations plus générales peuvent également être abordées concernant le domaine d'application des modèles épidémiologiques dédiés à la simulation des bioagresseurs. Ceux-ci sont parfois perçus comme des outils qui permettent uniquement de positionner des traitements phytosanitaires de synthèse ou l'application de produits autorisés en agriculture biologique. Leur utilité dépasse (et dépassera, il faut l'espérer) largement ce cadre car ils pourraient également permettre d'optimiser des positionnements d'interventions de biocontrôle, mais aussi de définir des cartographies de zonage du risque, des analyses de situation à posteriori, ou encore des projections à long terme concernant l'évolution du climat (travail initié sur la flavescence dorée). Leur application dans le domaine de l'expérimentation des stratégies de lutte est particulièrement pertinente aussi. Elle permet une optimisation « *in silico* » des expérimentations, avant de choisir un plan d'expérimentation au champ, coûteux à la mise en oeuvre, et qui ne pourra parfois pas être répété.

Enfin, la tendance actuelle est à la réalisation de méta-modèles ainsi qu'au très fort développement des méthodes bayésiennes en modélisation. Ces méta-modèles se « nourrissent » de sous unités, souvent des modèles déterministes. Ces sous modèles peuvent simuler la phénologie du végétal hôte, intégrer des caractéristiques culturales favorisant le développement de bioagresseurs, des aspects technico-économiques, mais tous ces sous-

modèles doivent être optimisés, pour que l'outil complet puisse produire des imulations pertinentes. Il est donc important de poursuivre le développement de méthodes d'optimisation et de les mettre en œuvre sur les bases de données qui sommeillent dans de nombreuses stations de recherche et développement. Ces données ont été acquises à une époque où la capacité de calcul était limitée, mais leur valeur intrinsèque est très importante et elles peuvent à moindre coût (car les observations sont déjà acquises) permettre de réaliser des modèles pertinents. C'est le cas par exemple pour le travail entrepris sur la flavescence dorée.

Comme il est montré ici, les perspectives sont très nombreuses. A terme mon projet, dans mon contexte professionnel, est d'une part d'appuyer le CIRAME pour le développement d'un outil de cartographie à maille fine du risque de la maladie de l'œil de paon, et d'autre part de concentrer mes travaux personnels sur l'extension des connaissances relatives à la dynamique de la sporée primaire de la tavelure du pommier à l'ensemble des gros bassins français de production de pommes.

Références bibliographiques

Rappel : sont représentées en noir les références publiées sous couvert d'un comité de lecture et les actes de colloques. Les autres publications sont indiquées en brun. Les archives, rapports et documents, sous format papier ou accès via des sources Internet, en bleu.

Agrios, GN, *Plant Pathology*, Elsevier (San Diego, 2005), pp. 506

AirPACA, *Observatoire Des Résidus de Pesticides En PACA - Année 2012, 2013*,
http://www.atmopaca.org/files/et/131031_AIRPACA_ORPPACA_pesticides_2012_AA.pdf

Ait-Ssi, L, 'Modélisation Stochastique Du Transfert Des Pesticides Dans Les Sols et Les Eaux Souterraines. Application À La Vulnérabilité Des Puits' (Thèse, Université du Québec. Institut National de la Recherche Scientifique - INRS-Eau, 1993)

Alves, SAM, and RM Beresford, 'Evaluation of Three Models for Predicting *Venturia inaequalis* Ascospore Release in Southern Brazil', *New Zealand Plant Protection*, 2013, **66**, pp. 303–7

Analytis, S, 'Über Die Relation Zwischen Biologischer Entwicklung Und Temperatur Bei Phytopathogenen Pilzen', *Phytopathologische Zeitschrift*, 1977, **90**, pp. 64–76

Anonyme, 'Résistance aux fongicides, céréales à paille, note commune 2017 INRA, ANSES, ARVALIS', 2017

[https://www.arvalis-
infos.fr/file/galleryelement/pj/62/b2/92/91/note_commune_vf23janvier2017finale2239273787
115362692.pdf](https://www.arvalis-infos.fr/file/galleryelement/pj/62/b2/92/91/note_commune_vf23janvier2017finale2239273787115362692.pdf)

- Anonyme, *Atlas Des Eaux Souterraines : Données 2001-2009* (FREDON/DRAAF PACA, 2013), <http://draaf.paca.agriculture.gouv.fr/Donnees-eaux-et-pesticides-en-PACA>
- , *Atlas Des Eaux Superficielles : Données 2001-2007* (FREDON/DRAAF PACA, 2011), <http://draaf.paca.agriculture.gouv.fr/Donnees-eaux-et-pesticides-en-PACA>
- Aylor, DE, ‘The Aerobiology of Apple Scab’, *Plant Disease*, 1998, **82**, n°8, pp. 838–49
- Baggiolini, M, ‘Les Stades Repères Dans Le Développement Annuel de La Vigne et Leur Utilisation Pratique’, *Revue Romande d’Agriculture et d’Arboriculture*, 1952, **8**, pp. 4–6
- Bailly, R, and G Dubois, *Index Phytosanitaire 1978*, 14ème édition (149 rue de Bercy, 75 579 Paris Cedex 12 : Association de Coordination Technique Agricole, 1977)
- Baker, R, C Bragard, D Caffier, Candresse T, Gilioli G, Grégoire JC, and others, *EFSA Journal*, 2015, **13(1)** : 3989
- Battilani, P, M Camardo Leggieri, V Rossi, and P Giorni, ‘AFLA-Maize, a Mechanistic Model for *Aspergillus Flavus* Infection and Aflatoxin B1 Contamination in Maize’, *Computers and Electronics in Agriculture*, 2013, **94**, pp. 38–46
- Beresford, RM, ‘Validation of an Ascospore Release Prediction Model for Apple Black Spot (*Venturia Inaequalis*)’, in *Proceedings of the 52nd New Zealand Plant Protection Conference*, 1999, pp. 148–52
- Beresford, RM, and DJ Royle, ‘Relationships between Leaf Emergence and Latent Period for Leaf Rust (*Puccinia Hordei*) on Barley Spring Barley, and Their Significance for Disease Monitoring’, *Zeitschrift Für Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz*, 1988, **95**, pp. 361–71
- Berger, RD, ‘Comparison of the Gompertz and Logistic Equations to Describe Plant Disease Progress’, *Phytopathology*, 1981, **71(7)**, pp. 716–19
- Boivin, T, and B Sauphanor, ‘Phénologie et Optimisation de La Protection Contre Le Carpcapse Des Pommes’, *Innovations et Agronomie*, 2007, **1**, pp. 1–31
- Bouzy, B, ‘Descente de Gradient’, 2005, Université Paris V, <http://www.math-info.univ-paris5.fr/~bouzy/Doc/AA1/DescenteGradient.pdf>

- Brent, KJ, and DW Homollon, 'Fungicide resistance : the assesment of risk', Fungicide Action Resistance Commitee, Monograph 2 (revised), 2007
- Brisson, N, B Mary, D Ropoche, MA Jeuffroy, F Ruget, B Nicoullaud, and others, 'STICS: A Generic Model for the Simulation of Crops and Their Water and Nitrogen Balances. I. Theory and Parameterization Applied to Wheat and Corn.', *Agronomy*, 1998, **18(5/6)**, pp. 311–46
- Brook, PJ, 'Effects of Light, Temperature, and Moisture on Release of Ascospores by *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint.', *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 1969, **12(1)**, pp. 214–27
- Brun, L, F Didelot, A Lemarquand, F Combe, G Orain, C Payen, and others, 'Prévoir Les Attaques de Tavelure Du Pommier. Est-Il Possible de Prévoir Les Périodes de Forte Projection D'ascospores En Verger', *Phytoma-La Défense Des Végétaux*, 2011, **640**, pp. 35–38
- Brun, L, F Didelot, F Combe, G Orain, C Payen, A Lemarquand, and others, 'Is It Possible to Predict the Aerial Concentrations of *Venturia inaequalis* Ascospores in Apple Orchards?', in *Integrated Fruit Protection in Fruit Crops*, 2010, **54**, 321–25
- Brun, L, S Gros, JF Toubon, F Combe, S Simon, L Parisi, and others, 'Analyse Des Pratiques de Protection et Du Développement Des Maladies En Verger de Pommier Biologique Dans Le Sud-Est de La France', Journée technique Fruits et Légumes biologiques, 2009, pp. 55–58
- Brun, L, F Combe, and L Parisi, 'Stratégies de Protection Innovantes Contre La Tavelure Du Pommier : Conception, Évaluation et Intégration En Verger', *Innovations Agronomiques*, 2007, **1**, pp. 33–45
- Brun, M, 'Aide à la décision pour la conservation des populations de saumons atlantiques (*Salmo salar* L.)', Doctorat de physiologie et biologie des organismes-populations-interactions, Pau, 2011
- Bus, V, EE Rikkerink, HS Aldwinckle, V Caffier, CE Durel, S Gardiner, and others, 'A Proposal for the Nomenclature of *Venturia inaequalis* Races', *Acta Horticultura*, 2009, **814**, pp. 739–46
- Le Cam, B, L Parisi, and L Arene, 'Evidence of Two Formae Speciales in *Venturia inaequalis*, Responsible for Apple and Pyracantha Scab', *Phytopathology*, 2002, **92**, pp. 314–20

- Carisse, O, T Jobin, and G Bourgeois, 'Predicting Apple Leaf Emergence from Degree-Day Accumulation during the Primary Scab Period', 2007, *Canadian Journal of Plant Science edition*, **88**, pp. 229–38
- Carisse, O, and M Dewdney, 'A Review of Non-Fungicidal Approaches for the Control of Apple Scab', *Phytoprotection*, 2002, **83**, pp. 1–29
- Cetisli, B, and E Büyükçingir, 'Time Series Prediction of Apple Scab Using Meteorological Measurements', *African Journal of Biotechnology*, 2013, **12(35)**, pp. 5444–51
- Christen, D, S Besse, LM Guelat, C Coutant, J Ducruet, J Rossier, and others, 'Outils D'aide À La Décision Pour La Récolte Des Abricots Luizet À Distiller', *Revue Suisse Viticulture, Arboriculture, Horticulture*, 2011, **44 (2)**, pp. 114–19
- Collectif, 'Agreste Pays de Loire - Mémento de La Statistique Agricole', (Ministère de l'Agriculture de l'Agroalimentaire et de la Forêt, 2016)
- , 'Agreste Provence Alpes Côte d'Azur - Mémento de La Statistique Agricole' (Ministère de l'Agriculture de l'Agroalimentaire et de la Forêt, 2015)
- , 'Enquête Sur Les Pratiques Phytosanitaires – Utilisation Des Matières Actives – Échantillon Départemental 2008' (Groupe Projet Ecophyto Pomme 82, 2009a)
- , *Ecophyto R&D ; Vers Des Systèmes de Culture Économiques En Produits Phytosanitaires*, 2009b, pp. 28–45
- Cornuéjols, A, and L Miclet, *Apprentissage Artificiel, Concepts et Algorithmes* (Eyrolles, 2002)
- Creemers, P, and S van Laer, 'Key Strategies for Reduction of the Dependence on Fungicides in Integrated Fruit Production', *Phytopathologica Polonica*, 2006, **39**, pp. 19–29
- Damos, P, and M Savopoulou-Soultani, 'Temperature-Driven Models for Insect Development and Vital Thermal Requirements', *Psyche*, 2012
- Duval, R, and JM Machet, 'Field N Recommendation : Validation of New Soft - Ware, AZOFERT ®', in *Proceeding of 71 St IIRB Congress* (présenté au 71ème IIRB Congrès, Bruxelles, 2008), 14p

- Eikemo, H, DM Gadoury, RA Spotts, O Villalta, P Creemers, and A Stensvand, 'Evaluation of Ascospore Maturity Models to Estimate Seasonal Ascospore Discharge of Pear Scab (*Venturia Pirina*)', in *IOBC/WPRS*, 2010, pp. 41–44
- Filleron, E, and others, 'Guide 2016 de Protection Fruitière Intégrée. Objectifs infoArbo' (Graphicair, 2016), pp. 40-41
- Gadoury, DM, 'Preparation and Interpretation of Squash Mounts of Pseudothecia of *Venturia inaequalis*', *Phytopathology*, 1982a, **72**, pp. 92–95
- Gadoury, DM, and WE MacHardy, 'A Model to Estimate the Maturity of Ascospores of *Venturia inaequalis*.' , *Phytopathology*, 1982b, **72**, pp. 901–4
- Girard, MC, and CM Girard, *Traitement Des Données de Télédétection* (Paris : Dunod, 1999)
- Giraud, M, 'La Tavelure Du Pommier Comment Mesurer Les Projections D'ascospores?', *Infos-Ctifl*, 2009, **253**, pp. 34–39
- Gladieux, P, Z Xiu-Guo, and I Roldan-Ruiz, 'Evolution of the Population Structure of *Venturia inaequalis*, the Apple Scab Fungus, Associated with the Domestication of Its Host', *Molecular Ecology*, 2010, **19**, pp. 658–74
- Gladieux, P, V Caffier, F Laurens, B le Cam, Z Xiu-Guo, M Sbaghi, and others, 'Gérer La Diversité Des Résistances Variétales Du Pommier Par L'analyse Génétique de La Diversité Des Population de Tavelure', in *Gérer La Biodiversité Végétale Au Jardin* (presented at the 10e colloque scientifique de la SNHF, Versailles : SNSHF, 2008)
- Guechi, A, A Walid, 'Some biological characteristics of *Spilocaea oleaginea*, the causal agent of olive leaf spot', *Arab Journal of Plant Protection*, 1994, **12**(2), pp. 92-8
- Hart, RS, 'Physical Interactions of Filamentous Fungal Spores and Unicellular Fungi' (unpublished Master of Science (Microbiology) degree, University of Stellenbosch, 2006)
- Hocdé A, and Laréo P, 'La pomme Ariane', *Analyse socio-économique des impact de la recherche publique agricole*, INRA, 2014
- Holb, IJ, 'Timing of First and Final Sprays against Apple Scab Combined with Leaf Removal and Pruning in Organic Apple Production', *Crop Protection*, 2008, **27**, pp. 814–22

- , ‘Scab Control Management Strategies in Environmentally-Benign Apple Production Systems’, *Phytopathologica Polonica*, 2006, **39**, pp. 31–39
- Holb, IJ, B Heijne, MJ Jeger, ‘Overwintering of conidia of *Venturia inaequalis* and the contribution to early epidemics of apple scab’, *Plant disease*, **88** (7), pp. 751-7
- Jalali, MA, L Tirri, A Arbab, and P De Clercq, ‘Temperature- Dependent Development of the Two-Spotted Ladybeetle, *Adalia Bipunctata*, on the Green Peach Aphid, *Myzus Persicae*, and a Factitious Food under Constant Temperatures’, *Journal of Insect Science* (Madison, 2010), **10**, p. 124
- Jamar, L, S Oste, L Tournant, and M Lateur, ‘Protection Contre La Tavelure Du Pommier Ciblée Sur Les Infections Primaires En Production Biologique’, *Journée technique Fet L biologiques*, 2009, pp. 49–54
- James, JR, and TB Sutton, ‘Environmental Factors Influencing Pseudothecial Development and Ascospore Maturation of *Venturia inaequalis*’, *Phytopathology*, 1982a, **72**, pp. 1073–80
- , ‘A Model for Predicting Ascospore Maturation of *Venturia inaequalis*’, *Phytopathology*, 1982b, **72**, pp. 1081–85
- Koller, W, DM Parker, WW Turechek, and C Avila-Adame, ‘A Two-Phase Resistance Response on *Venturia inaequalis* Populations to the Qol Fungicides Kresoxim-Methyl and Trifloxystrobin’, *Plant Disease*, 2004, **88**, pp. 537–44
- Kontodimas, DC, PA Eliopoulos, GJ Stathas, and LP Economou, ‘Comparative Temperature-Dependent Development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera: Coccinellidae) Preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae): Evaluation of a Linear and Various Nonlinear Models Using Specific Criteria.’, *Environmental Entomology*, 2004, **33**, pp. 1–11
- Lagarde, MP, ‘Studies on Maturation of *Venturia inaequalis* (Cke. Wint.) Ascospores Modelling’, in *Proceedings of the Second International Conference on Plant Diseases* (présenté à la la seconde conférence internationale sur les maladies des plantes, Bordeaux : ANPP, 1988), pp. 1093–98

Laguette, S, A Vidal, and P Vossen, 'Télédétection et Estimation Des Rendements En Blé En Europe', *Ingénierie - EAT*, 1997, pp. 19–33

Legler, SE, T Caffi, and V Rossi, 'A Nonlinear Model for Temperature- Dependent Development of *Erysiphe necator* Chasmothecia on Grapevine Leaves', *Plant Pathology*, 2012, **61**, pp. 96–105

Loussert, R, and G Brousse, *L'olivier* (Paris, France : GP Maisonneuve et Larose, 1978)

Lovell, DJ, SJ Powers, SJ Welham, and SR Parker, 'A Perspective on the Measurement of Time in Plant Disease Epidemiology', *Plant Pathology*, 2004, **53**, pp. 705–12

Mac Donald, BA, and C Linde, 'Pathogen Population Genetics, Evolutionary Potential and Durable Resistance', *Annual Review of Phytopathology*, 2002, **40**, pp. 349–79

Mac Hardy, WE, DM Gadoury, and C Gessler, 'Parasitic and Biological Fitness of *Venturia inaequalis*: Relationship to Disease Management Strategies', *Plant Disease*, 2001, **85(10)**, pp. 1036–51

Mac Hardy, WE, *Apple Scab: Biology, Epidemiology, and Management* (Saint Paul, MN: American Phytopathological society, 1996)

Mac Hardy, WE, DM Gadoury, and DA Rosenberger, 'Delaying the Onset of Fungicide Programs for Control of Apple Scab in Orchards with Low Potential Ascospore Dose of *Venturia inaequalis*', *Plant Disease*, 1993, pp. 372–75

Mac Hardy, WE, and DM Gadoury, 'A Revision of Mills's Criteria for Predicting Apple Scab Infection Periods', *Phytopathology*, 1989, **79**, pp. 304–10

Magarey, RD, RC Seem and JM Russo, 'Grape canopy surface wetness: simulation versus visualisation and measurement', *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, **139**, pp. 361–72

Maheshwari, R, *Fungi: Experimental Methods In Biology*, seconde édition (CRC Press, 2012)

Marquardt, DW, 'An Algorithm for Least-Squares Estimation of Nonlinear Parameters', *Journal of the Society for Industrial and Applied Mathematics*, 1963, **11**, pp. 431–41

- Meier, U, H Bleiholder, L Buhr, and P Zwerger, 'The BBCH System to Coding the Phenological Growth Stages of Plants-History and Publications', *Journal Für Kulturpflanzen*, 2009, **61(2)**, pp. 41–52
- Meloche, C, 'Hétérogénéité et Dispersion Spatiale de La Tavelure Du Pommier et Développement D'un Plan D'échantillonnage Séquentiel', 2006, (maîtrise en biologie végétale, Université Laval, Quebec)
- Mills, WD, and AA Laplante, 'Diseases and Insects in the Orchard', *Cornell University External Bulletin*, 1951, **711**, pp. 1–5
- Mills, WD, 'Efficient Use of Sulfur Dusts and Sprays during Rain to Control Apple Scab', 1944, Cornell External Bulletin edition, **630**, pp. 1–4
- Mollier, P, and C Foucaud-Scheunemann, 'Modelisation et Agrosystèmes', 2013, <http://www.inra.fr/Chercheurs-etudiants/Systemes-agricoles/Tous-les-dossiers/Modelisation-et-agrosystemes:>)
- Morstatt, H, 'Zur Ausbildung für den Pflanzenschutzdienst', *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*, 1921, **31**, pp.89-94
- Msimango, ZC, 'Screening of Olive Cultivars for Tolerance to Fusicladium Oleagineum in South Africa', *Professional Agricultural Workers Journal*, 2015, **3**, pp. 1-12
- Obanor, FO, M Walter, EE Jones, J Candy, MV Jaspers, 'Genetic variation in *Spilocaea oleaginea* population from New Zealand olive groves', *Australasian Plant Pathology*, 2010, **39**, pp. 508-16
- Obanor, FO, M Walter, EE Jones and MV Jaspers, 'Effect of temperature, relative humidity, leaf wetness and leaf age on *Spilocaea oleagina* conidium germination on olive leaves', *European Journal of Plant Pathology*, 2008a, **120**, pp. 211–22
- Obanor, FO, M Walter, EE Jones, MV Jaspers, 'Green house and field evaluation of fungicides for control of olive leaf spot in New Zealand', *Crop Protection*, 2008b, **27**, pp. 1335-42

- Onstad, DW, WH Reissig, and CA Shoemaker, 'Phenology and Management of the Obliquebanded Leafroller (Lepidoptera: Tortricidae) in Apple Orchards', *Journal of Economic Entomology*, 1985, pp. 1455–62
- Paquet, M, 'L'interdiction d'un pesticide inquiète les oléiculteurs du Roussillon', *France Bleu Roussillon*, 2016, 20 avril, pp. 10-16
- Parisi, L, and Y Lespinasse, 'A New Race of *Venturia inaequalis* Virulent to Apples', *Plant Disease*, 1996, **octobre**, pp. 1179–83
- Parisi, L, Y Lespinasse, J Guillaumes, and J krüger, 'A New Race of *Venturia inaequalis* Virulent to Apples with Resistance due to the Vf Gene', *Phytopathology*, 1993, **83**, pp. 533–37
- Peacock, L, S Worner, and J Pitt, 'The Application of Artificial Neural Networks in Plant Protection', *EPPO Bulletin* (EPPO Conference on Computer Aids for Plant Protection, wageningens, Netherlands, 2007), **37**, pp. 277–82
- Quello, KL, KS Chapman, and JL Beckerman, 'In Situ Detection of Benzimidazole Resistance in Field Isolates of *Venturia inaequalis* in Indiana', *Plant Disease*, 2010, **94**, pp. 744–50
- Raabe, RD, and MW Gardner, 'Scab of *Pyracantha*, Loquat, Toyon, and *Kageneckia*', *Phytopathology*, 1972, **62**, pp. 914–16
- Regis, S, 'L'oeil de Paon de L'olivier : Six Ans de Suivi Pour Bâtir Un Modèle', *Phytoma-La Défense Des Végétaux*, 2007, **606(31)**, pp. 12–17
- Rondepierre, A, and S Tordeux, 'Introduction À L'optimisation Numérique', INSA Toulouse, département STPI, 2009, <http://www.math.univ-toulouse.fr/~rondep/CoursTD/polyMIC3.pdf>
- Rosenblatt, F, 'The Perceptron: A Probabilistic Model for Information Storage and Organization in the Brain', *Psychological Review*, 1958, **65**, pp. 386–92
- Rossi, V, F Salinari, E Patori, S Giosue, and R Bugiani, 'Predicting the Dynamics of Ascospore Maturation of *Venturia Pirina* Based on Environmental Factors', *Phytopathology*, 2009, **99**, pp. 453–61

- Rossi, V, S Giosue, and R Bugiani, 'Equation for the Distribution of *Venturia inaequalis* Ascospores versus Time during Infection Periods', *IOBC/wprs Bulletin*, 2006, **29**(1), pp. 231–42
- , 'A Model Simulating Deposition of *Venturia inaequalis* Ascospores on Apple Trees', *OEP/EPPO Bulletin*, 2003, **33**, 407–14
- Rossi, V, I Ponti, S Giosue, and R Bugiani, 'A New Model Estimating the Seasonal Pattern of Air-Borne Ascospores of *Venturia inaequalis* (Cooke) Wint. in Relation to Weather Conditions', *Journal of Plant Pathology*, 2000, **82**, pp. 111–18
- Rossi, V, I Ponti, M Marinelle, S Giosue, and R Bugiani, 'Field Evaluation of Some Models Estimating the Seasonal Pattern of Airborne Ascospores of *Venturia inaequalis*', *Journal of Phytopathology*, 1999, **147**, pp. 567–75
- Roubal, C, and PC Nicot, 'Apple Scab: Numerical Optimization of a New Thermal Time Scale and Application for Modelling Ascospore Release in Southern France', *Plant Pathology*, 2016, **65**, pp. 79–91
- Roubal, C, S Regis, and PC Nicot, 'OptiPaon, a Decision Support System to Predict the Risk of Peacock Eye of Olive in Southern France', 2014,
<http://prodinra.inra.fr/?locale=fr#!ConsultNotice:278381>
- , 'Field Models for the Prediction of Leaf Infection and Latent Period of *Fusicladium Oleagineum* on Olive Based on Rain, Temperature and Relative Humidity', *Plant Pathology*, 2013, **62**(3), pp. 657–66
- Rouzet, J, 'Utilisation Des Modèles Par Les SRPV Dans Le Cadre Du Conseil Phytosanitaire, Bilan et Perspectives' Colloque INRA ICTA SRPV – club Modelia, Paris, 2006
- Sauphanor, B, C Dirwimmer, S Boutin, Dupont N, Lambert N, Parisi L, and others, *Etude ECOPHYTO R&D , Volet 1, Vers Des Systèmes de Culture Économiques En Produits Phytosanitaires. Tome IV : Analyse Comparative de Différents Systèmes En Arboriculture Fruitière*, INRA Editeur (France), 2009.

- Schmidt-Lainé, C, and A Pavé, 'Environnement : Modélisation et Modèles Pour Comprendre, Agir Ou Décider Dans Un Contexte Interdisciplinaire', *Natures Sciences Sociétés*, 2002, **10** suppl.1, pp. 5–25
- Schubert, K, A Ritschel, and U Braun, 'A monograph of *Fusicladium* s.lat. (Hyphomycetes)', *Schlechtendalia*, 2003, **9**, pp. 71-132
- Schumacher, CFA, U Steiner, HW Dehne, and EC Oerk, 'Localized Adhesion of Nongerminated *Venturia inaequalis* Conidia to Leaves and Artificial Surfaces', *Phytopathology*, 2008, **98(7)**, pp. 760–68
- Schwabe, WFS, AL Jones, and E van Blerk, 'Relation of Degree-Day Accumulations to Maturation of Ascospores of *Venturia inaequalis* in South Africa', *Phytophylactica*, 1989, **21**, pp. 13–16
- Sheskin, DJ, *Handbook of Parametric and Nonparametric Statistical Procedures*, 4th edn. (Boca Raton, USA : Chapman & Hall/ CRC., 2007), pp. 1219–1416
- Sierotzki, H, M Eggenschwiler, O Boillat, JM Mac Dermott, and C Gessler, 'Detection of Variation in Virulence towards Susceptible Apple Cultivars in Natural Populations of *Venturia inaequalis*', *Phytopathology*, 1994, **84**, pp. 1005–9
- Sivanesan, A, *The Taxonomy and Pathology of Venturia Species* (J. Cramer edition, Vaduz, Liechtenstein, 1977)
- Smereka, KJ, WE MacHardy, and AP Kausch, 'Cellular Differentiation in *Venturia inaequalis* Ascospores during Germination and Penetration of Apple Leaves', *Canadian Journal of Botani*, 1987, **65**, pp. 2549–61
- Snedecor, GW Cochran, WG, *Méthodes statistiques*, 6ème édition (traduction Boelle, H, Camhaji, E, PARIS, ACTA, 1971)
- Spearman, C, "General Intelligence," Objectively Determined and Measured', *American Journal of Psychology*, 1904, **15(2)**, pp. 201–93
- Sprent, P, *Pratique Des Statistiques Non Paramétriques*, Traduction Française par Ley JP (INRA, 1992)

- Stensvand, A, DM Gadoury, T Amundsen, and RC Seem, 'An Adaptation of the New Hampshire Degree-Day Model to Predict Ascospore Release of *Venturia inaequalis* in Norway', *Bulletin OILB/SROP*, 2006, **29**, 75–81
- Stensvand, A, H Eikemo, DM Gadoury, and RC Seem, 'Use of a Rainfall Frequency Threshold to Adjust a Degree-Day Model of Ascospore Maturity of *Venturia inaequalis*', *Plant Disease*, 2005, **89**, pp. 198–202
- Stensvand, A, DM Gadoury, T Amundsen, L Semb, and RC Seem, 'Ascospore Release and Infection of Apple Leaves by Conidia and Ascospores of *Venturia inaequalis* at Low Temperatures', *Phytopathology*, 1997, **87**, pp. 1046–53
- Strizyk, S, *Modèle D'état Potentiel D'infection Application Au Botrytis Cinerea de La Vigne* (Association de coordination technique agricole (ACTA), Paris, France, 1983)
- , *Modèle D'état Potentiel D'infection Application Au Botrytis Cinerea de La Vigne* (Association de coordination technique agricole (ACTA), Paris, France, 1981)
- Suffert, F, I Sache, and C Lannou, 'Assessment of quantitative traits of aggressiveness in *Mycosphaerella graminicola* on adult wheat plant', *Plant Pathology*, 2013, **62**(6), pp. 1330-41
- Suffert, F, I Sache, and L Huber, 'Effets de divers types de pluie sur la dispersion des spores de rouille jaune (*Puccinia striiformis*) et de rouille brune (*Puccinia recondita* f.sp.*tritici*) sur blé', 6ème conférence internationale sur les maladies des plantes, Tours : ANPP, 2000
- Teviodtale, BL, GS Sibbett, and DH Harper, 'Control of olive leaf spot by copper fungicide', *Applied Agricultural Research*, 1989, **4**, pp. 185-9
- Tomassone, R, E Lesquoy, and C Millier, *La Regression : Nouveaux Regards Sur Une Ancienne Méthode Statistique* (Paris : INRA-Masson, 1983)
- Tomerlin, JR, and AL Jones, 'Development of Apple Scab on Fruit in the Orchard and during Cold Storage', *Plant Disease*, 1983, **67**, pp. 147–50
- Treuil, JP, A Drogul, and JD zucker, *Modelisation et simulation à base d'agents : exemples commentés, outils informatiques et questions théoriques* (Dunod, 2008)

- Turner, ML, WE MacHardy, and DM Gadoury, 'Germination and Appressorium Formation by *Venturia inaequalis* during Infection of Apple Seedling Leaves', *Plant Disease*, 1986, **70**(7), pp. 658–61
- Lê Van, A, V Caffier, P Lasserre-Zuber, and al, 'Differential Selection Pressures Exerted by Host Resistance Quantitative Trait Loci on a Pathogen Population: A Case Study in an Apple *Venturia inaequalis* Pathosystem', *New Phytologist*, 2013, **197**, pp. 899–908
- Lê Van, A, 'Potentiel Évolutif Du Pouvoir Pathogène de *Venturia inaequalis* En Lien Avec La Domestication Du Pommier et L'utilisation de Résistances Quantitatives En Amélioration Variétale' (Doctorat Sciences Agronomiques, Angers, 2011)
- Vaudor, L, 'Estimation de la moyenne et de la variance de l'abondance de populations en écologie à partir d'échantillons de petite taille', Doctorat Sciences Agricoles, 2011, Université Claude Bernard - Lyon I
- Viruega, JR, LF Roca, J Moral, A Trapero, 'Factors affecting infection and disease development on olive leaves inoculated with *Fusicladium oleagineum*', *Plant Disease*, 2011, **95**, pp. 1139–46
- Viruega, JR, and A Trapero, 'Effect of temperature, wetness duration and leaf age on infection and development of leaf spot' *Acta Horticulturae*, 2002, **586**, pp. 797–800
- De Vlas, M, PF de Jong, and B Heijne, 'Strategies for Using Plant Protection Products against Apple Scab (*Venturia inaequalis*) to Avoid Resistance Development', in *Bulletin OILB/SROP*, 2012, **84**, pp. 127–31
- Xu, XM, 'On Estimating Non-Linear Response of Fungal Development under fluctuating Temperatures', *Plant Pathology*, 1996, **45**, pp. 163–71
- Xu, XM, DJ Butt, and G Van Santen, 'A Dynamic Model Simulating Infection of Apple Leaves by *Venturia inaequalis*', *Plant Pathology*, 1995, **44**, pp. 865–76
- Yue, S, Pilon, P and G Cavadias, 'Corrigendum to "Power of the Mann-Kendall and Spearman's Rho Tests for Detecting Monotonic Trends in Hydrological Series', *Journal of Hydrology* (Amsterdam, 2002a), **259**, pp. 254–71

———, ‘Power of the Mann-Kendall and Spearman’s Rho Tests for Detecting Monotonic Trends in Hydrological Series’, *Journal of Hydrology* (Amsterdam, 2002b), **264**, pp. 262–63

Zou, KH, K Tuncali, and SG Silverman, ‘Correlation and Simple Linear Regression’, *Radiology*, 2003, **227**, pp. 617–22

Annexes

Annexe N°1 : détails taxonomiques concernant *Venturia inaequalis* et *Fusicladium oleagineum* (source : EPPO Global Database)

Venturia inaequalis

Taxonomy	
› Kingdom	Fungi (1FUNGK)
› Phylum	Ascomycota (1ASCOP)
› Subphylum	Pezizomycotina (1PEZIQ)
› Class	Dothideomycetes (1DOTHC)
› Subclass	Pleosporomycetidae (1PLEOL)
› Order	Pleosporales (1PLEOO)
› Family	Venturiaceae (1VENTF)
› Genus	Venturia (1VENTG)
› Species	Venturia inaequalis (VENTIN)

Fusicladium oleagineum

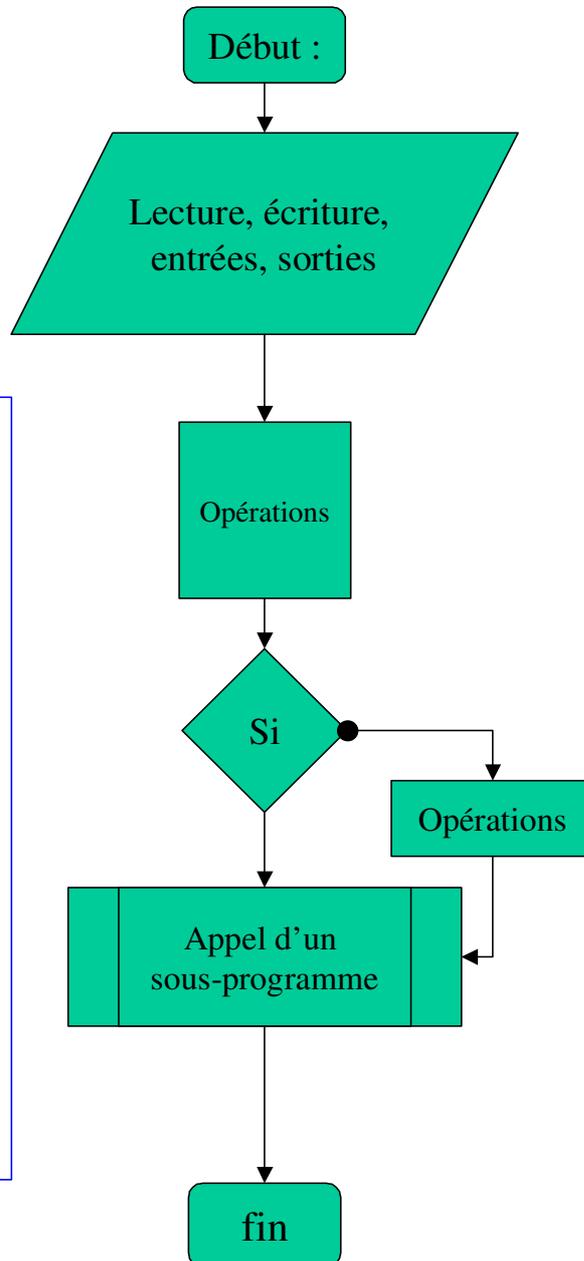
Taxonomy	
› Kingdom	Fungi (1FUNGK)
› Phylum	Ascomycota (1ASCOP)
› Subphylum	Pezizomycotina (1PEZIQ)
› Class	Dothideomycetes (1DOTHC)
› Subclass	Pleosporomycetidae (1PLEOL)
› Order	Pleosporales (1PLEOO)
› Family	Venturiaceae (1VENTF)
› Genus	Acantharia (1AKANG)
› Genus	
› Fusicladium (anamorphic genus) (1FUSLG)	
Species	Fusicladium oleagineum (CYCLOL)

Annexe N°2 : Base de présentation des logigrammes selon la norme ISO 5807

Logigrammes : Norme ISO 5807

Un logigramme commence par « début », finit par « fin » et peut comporter des actions représentées de façon standardisée comme indiqué ci-contre.

Pour les portes logiques « Si » la pointe vers le bas est l'action réalisée lorsque le résultat du test est vrai. La flèche latérale, qui commence par un rond, est l'action réalisée lorsque le test est faux.



Annexe N°3 : Tavelure du poirier et suspension de la maturation de l'inoculum lors des épisodes secs



Figure 24 : Chancres à *Venturia pyrina* sur rameau de poirier,
Photo Bernard Rouillé, SRAL PACA

Il a été montré plus haut (Roubal et Nicot, 2016) que les lois de suspension de la maturité de l'inoculum primaire de la tavelure du pommier (Stensvand *et al.*, 2005) n'étaient pas valides en Provence.

Concernant la protection phytosanitaire de la tavelure du poirier, un modèle analogue au modèle NH (Eikemo *et al.*, 2010) est employé pour un ascomycète très proche : *V. pyrina*. Il était donc primordial d'évaluer si la prise en compte des contraintes liées aux épisodes sans pluie intégrées dans ce modèle de projection d'ascospores étaient valides ou pas pour la région Provence Alpes Côte d'Azur. D'un point de vue biologique, la forme de survie hivernale sous forme de chancres capables de produire des conidies est plus fréquente que dans le cas de *V. inaequalis*, la base de la protection reste cependant axée sur la lutte contre les contaminations primaires, cela dans la majorité des parcelles en PACA.

Le modèle (Eikemo *et al.*, 2010) étant publié en détail, il était accessible pour être programmé et testé sur des données de sporée locales.



Figure 25 : Tavelure sur poire william, photo Bernard Rouillé, SRAL PACA

Matériel : suivis biologiques et station météorologique correspondante

La station météorologique est une station Cimel 140 située à Avignon, la même que celle utilisée pour le suivi des projections d'ascospores de *V. inaequalis* (Roubal et Nicot, 2016), pour la série 2009, une station du même modèle pour le suivi réalisé en 2014 (site de Carpentras, suivi et données météorologiques gracieusement fournies par le CIRAME).

Les projections d'ascospores sur lames ont été réalisées en suivant le même protocole que pour *V. inaequalis* (Roubal et Nicot, 2016).

Les deux séries chronologiques sont représentées Figures 26 et 27.

Le modèle testé :

Il s'agit du modèle NH2 pour le poirier (Eikemo *et al.*, 2010). Ont été testées les « halting rules » avec successivement pour critères de suspension des sommations thermiques 3, 4, 5 et 7 jours sans pluie.

Résultats :

Les graphiques présentés ci-après ont été établis pour le modèle NH2 poirier paramétré comme suit :

- « halting rule » de 7 jours,
- seuil de pluie de zéro mm

Un seuil de pluie de zéro millimètres correspond en fait à une pluie inférieure à 0,2 mm, la capacité de basculement de l'auget.

Les courbes de maturité obtenues par modélisation (en rouge Figures 26 et 27) représentent remarquablement les cumuls de maturité observés (en bleu Figures 26 et 27).

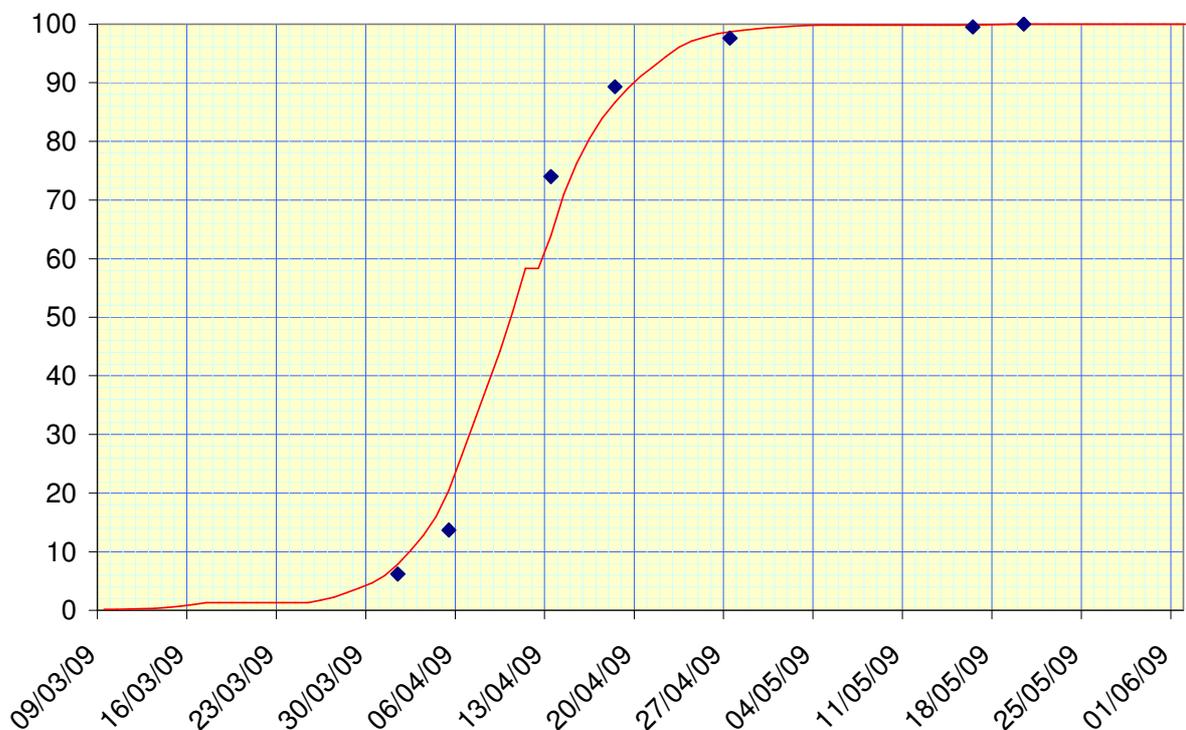


Figure 26 : Projections d'ascospores de *V. pyrina* en 2009 à Avignon, données cumulées en pourcentage. La courbe de maturité est modélisée pour une maturité des pseudothèces au 09 mars 2009 (en rouge le modèle NH2 poire-« halting rules » = 7 jours). Les données observées sont représentées par des losanges (en bleu) Source CIRAME.

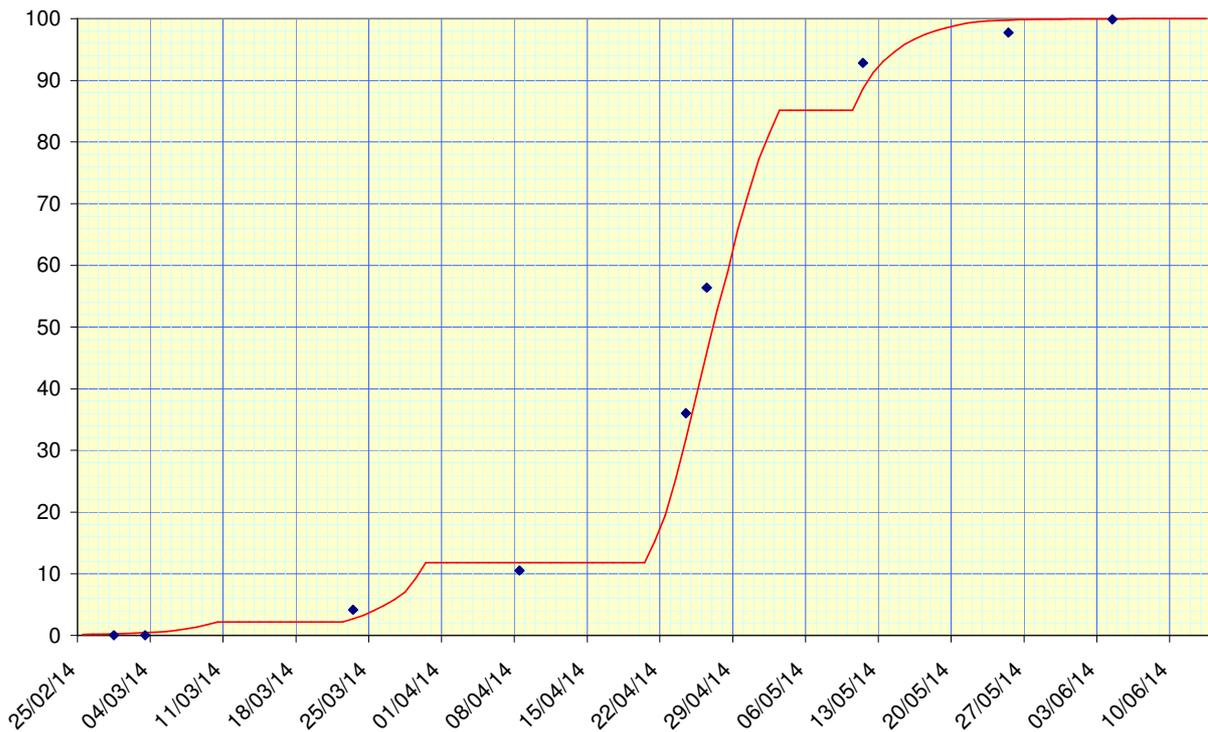


Figure 27 : Projections d'ascospores de *V. pyrina* en 2014 à Avignon, données cumulées en pourcentage. La courbe de maturité est modélisée pour une maturité des pseudothèces au 25 février 2014 (en rouge le modèle NH2 poire-« halting rules » = 7 jours). Les données observées sont représentées par des losanges (en bleu) Source CIRAME.

Discussion :

Les règles de suspension du développement journalier (halting rules) semblent parfaitement adaptées au poirier, ainsi le modèle NH2 poirier (Eikemo *et al.*, 2010) semble intéressant en PACA, même avec des taux de développement journalier en degrés jours. Les paliers de maturation d'inoculum associés à certaines périodes sèches sont parfaitement conjoints aux variations du modèle corrigé par les « halting rules » à 7 jours. Le modèle se comporte bien pour deux années très différentes, l'une avec trois périodes longues sans pluie (2014), l'autre avec une très courte période sèche (2009).

Les écarts entre les valeurs simulées et les valeurs observées sont très faibles, même dans ce cas inférieurs aux alea usuels de notation.

Pourtant ce modèle n'est pas utilisé en France. Peut-être les difficultés rencontrées lors de l'utilisation du modèle NH sur pommier ont découragé à son exploitation dans le cas de la tavelure sur poirier. Nous voyons qu'il présente cependant un grand intérêt. Le modèle NH2 poirier paraît exploitable en l'état. D'une part il ne justifie pas en pratique d'une optimisation de l'échelle de temps comme celle réalisée pour le pommier (de type ABCD), d'autre part il

est intéressant de constater que ces champignons très proches ont une réponse aux atmosphères sèches très différentes.

Annexe N°4 : Optipaon, un outil d'aide à la décision permettant d'optimiser le nombre d'intervention cuprique contre la maladie de l'oeil de paon

Les résultats présentés dans cette Annexe font l'objet d'une publication dans *Proceedings of the 7th Congress on plant protection*, Plant protection society of Serbia, **Zlatibor** :

C. Roubal, S. Régis and P. C. Nicot (2014). OPTIPAON, a decision support system to predict the risk of peacock eye of olive in southern France, 123-27.

OPTIPAON, a decision support system to predict the risk of peacock eye of olive in southern France

Abstract

Peacock eye, caused by *Fusicladium oleagineum*, is a major disease in most olive production regions, including southern France. Its control relies on up to 6 treatments per season. A more accurate evaluation of disease risk would allow to reduce the frequency of treatments.

Work was conducted to develop a field-operational model for disease prediction based on climatic conditions, using data from a 10-year survey. As disease outbreaks are known to be linked to rain, models were evaluated for their ability to predict if infection would occur following a rain event, depending on air temperature and duration of relative humidity above 85%. We examined a total of 134 rain events followed by confirmed leaf infection and 191 rain events not followed by detectable infection. The field data were adequately fitted with two regression models describing high boundary values of high humidity duration, above which no infection occurred over the temperature range, and low boundary values below which no infection occurred. One problem associated with risk prediction of peacock eye is the long latent period (time between infection and the first detection of leaf spots) of this disease. We thus developed a second model to relate the duration of the latent period as a function of air temperature after the beginning of rain. Used together, these two models allowed to predict the numbers of ongoing latent infections. They were included in a decision support system (DSS), referred to as "OPTIPAON", to help farmers optimize the number and timing of their treatments. In addition to estimating the ongoing latent infections, this DSS takes into account six other risk factors related to the location of the orchard and its recent history. This system is currently being evaluated by a group of farmers in Provence.

Additional keywords: Expert system, *Spilocaea oleagina*, IPM, infection, incubation

Introduction

Olive production covered over 10 million ha worldwide in 2013 (FAOSTAT – freely accessible at <http://faostat.fao.org/>). Peacock eye, caused by *Fusicladium oleagineum*, is a major disease in most olive production regions, including France, where production is located in the South and covers 40,000 ha. In this region, the fungus essentially causes leaf spots and may result in substantial defoliation in severely attacked orchards. The fungus does not produce sexual spores but numerous cycles of conidial production can occur year round. Disease results from leaf infection by airborne conidia and is dependent on the concomitant occurrence of rain and mild temperatures (Miller, 1949). The risk periods in southern France are thus mostly restricted to spring and autumn. Disease control relies mostly on fungicides, requiring up to 6 sprays per season. One possibility to reduce the use of fungicides (usually copper) would be to limit treatments according to the actual risk of disease development. Relationships between climate parameters (temperature and duration of leaf wetness) and leaf infection or symptom development have been reported in previous studies (Obanor et al. 2008; Viruega et al., 2002, 2011). However, these data may be difficult to use directly for field prediction purposes, as they have been produced in stable, controlled conditions. Field conditions can fluctuate widely and are usually heterogeneous within an orchard. Furthermore the reliability of wetness sensors for field use is often considered as questionable (Magarey et al, 2006; Sentelhas et al., 2005).

The purpose of the present study were thus to develop field-based disease prediction models, based on easily measured climatic conditions, and to integrate them into an expert system.

Materials and Methods

Over a 10-year period, climatic parameters and the incidence of peacock eye were monitored weekly in an untreated orchard of southern France (Mas-de-la-Dame, in the Baux-de-Provence Valley). Air temperature, relative humidity (RH) and rain intensity (mm per hour) were recorded continuously with the help of climate sensors linked to a weather station. Disease incidence was assessed one to three times a week on samples of 100 leaves randomly collected in the orchard. The number of leaves with visible spots was recorded and leaves without symptoms were processed as described before to reveal latent infections (Roubal et al. 2013). These data were used to develop two types of models.

An initial step prior to model construction was dedicated to linking rain events and leaf infection events. Rain is known to be necessary for leaf infection, but infection will occur

only if conditions during and after the rain are favourable. Each rain event between 1999 and 2009 was thus examined to determine if it resulted in an increase in the percentage of infected leaves in the orchard. This assessment was carried out according to two iterative steps described elsewhere (Roubal *et al.* 2013). These steps were based on known effects of temperature on (i) leaf infection by *F. oleagineum* and (ii) the duration of symptom development. This allowed to identify "high boundary values", representing data points with the longest duration of high humidity (RH>85%) below which infection never occurred after a rain. Similarly, "low boundary values" were identified, defining the shortest duration of high humidity above which infection always occurred after a rain (Figure 1).

The first modelling step consisted in performing regression analysis on the boundary values to establish the relationship between the occurrence of infection and two key climate parameters: (i) the average temperature during the rain and (ii) the duration of high humidity after the beginning of the rain. Six non-linear models were assessed and compared based on the standard error of their estimates and the correlation coefficients.

The second modelling step consisted in estimating the duration of the incubation period (the time needed for symptoms to appear after infection has occurred) as a function of air temperature after the beginning of an "infectious" rain. To this end, polynomial regression analysis was performed.

The two predictive models were then combined to build a software allowing the characterization of the successive cycles of disease and the prediction of symptom outbreaks based on observed and forecasted weather. However, actual risk could vary widely depending on other factors related to the specific location of the orchard and its recent history. For example, the microclimate at orchard level could be somewhat different from that at the reference weather station. To take these additional factors into account, a decision support system (DSS) was developed. The additional risk factors include the susceptibility of the cultivar, the mode of irrigation, the number of previously applied copper treatments, a global climatic risk linked to average rainfall in the production region, the type relief of the orchard and an estimation of disease incidence. This latter information must be provided online by the grower at every use of the DSS. Three risk levels are considered for each criterion (Table 1).

Table 1: Criteria used in the OPTIPAON decision support system to modulate risk assessment based on the specific conditions of an olive orchard.

Input criteria	Choice 1	Choice 2	Choice 3
Current disease incidence (% infected leaves)	< 10 %	>10 % & <20 %	> 20 %
Cultivar susceptibility	Low (Picholine)	Medium (Aglandau, Verdale)	High (Grossane, Tanche, Lucque, Bouteillan)
Water management	no irrigation	occasional irrigation	regular irrigation, humid soil
Climatic risk zone	Low risk (few disease cycles per year)	Medium risk	High risk (many disease cycles per year)
Environmental situation of the orchard	Open space, well ventilated	Flat land, few wind breaks	Confined, lowland, river, many windbreaks
Last year's treatments	None	1	2 or more

Results

Among 376 rain events that occurred in the orchard between 1999 and 2009, 134 were identified as leading to confirmed leaf infection and 191 were clearly not followed by detectable infection by *F. oleagineum* (Figure 1). In addition, 51 rain events could not be clearly assigned and were not used for model construction.

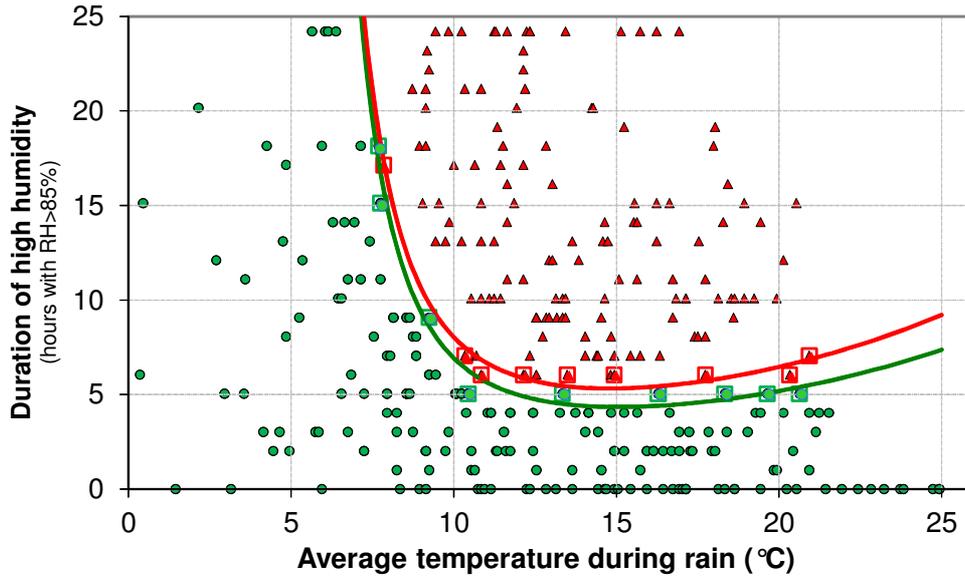


Figure 1: Characterization of rain events according to temperature and duration of high relative humidity after rain onset. Green circles indicate rains that did not lead to infection while red triangles indicate those that did not lead to leaf infection. Green and red squares represent the "high" and "low boundary values" described in the Materials and Methods. The curves represent the regression lines.

The best models describing the low and high boundary values were the Logistic and the Vapor Pressure models, respectively. The equations and parameters of these models are presented in Table 2.

The best regression line for the prediction of the incubation period was obtained with a four-degree function. Its equation was:

$$D = 364.76 - 89.57 * T + 9.12 * T^2 - 0.43 * T^3 + 0.0078 * T^4$$

where D and T represent the duration of incubation and the average daily temperature during incubation, respectively.

Table 2: Regression models fitted to the boundary values described in Figure 1

Model	Equation	Parameters	Standard error	Correlation coefficient
Vapor Pressure	$y = \exp(a+b/x+c*\ln(x))$	$a = -16.4927$ $b = 72.8655$ $c = 4.8386$	0.960	0.986
Logistic	$y = a / (1 + \exp(b - c*x))$	$a = 611582$ $b = -1069.84$ $c = 0.9398$	0.418	0.996

The software combining the two predictive models allows the user to assess the risk of disease development following a rain event. An example of output from this software for the whole 2013 growing season is shown on Fig. 2. Based on the temperature and RH during the day after rain onset, the first model provides an answer to the question "Is this rain going to lead to leaf infection"? If the model estimates that infection will occur, a red circle is shown on the graph, and a yellow horizontal bar indicates the incubation period, when symptoms remain invisible. Based on the average daily temperature after rain onset, the second model provides an answer to the question: "When will the symptoms become visible?" The estimated date is shown on the graph as a red triangle, which indicates the end of the incubation period. Overall, the user can easily visualize the different ongoing incubation periods and forecast periods when substantial outbreak of leaf spots will occur. Examples of such dangerous periods are shown as wide red bars on Fig. 2. Based on this knowledge, an Alert Bulletin is sent to growers and posted online to indicate the occurrence of a general risk.

Farmers can adapt the risk assessment to the specific situations of their own orchards by logging on OPTIPAON and entering the information needed for each of the 6 additional risk factors. The output of the DSS provides an orchard-specific risk index on a scale from 0 to 5. This information can then be used by the farmer to make a rational decision on the pertinence of spraying the orchard.

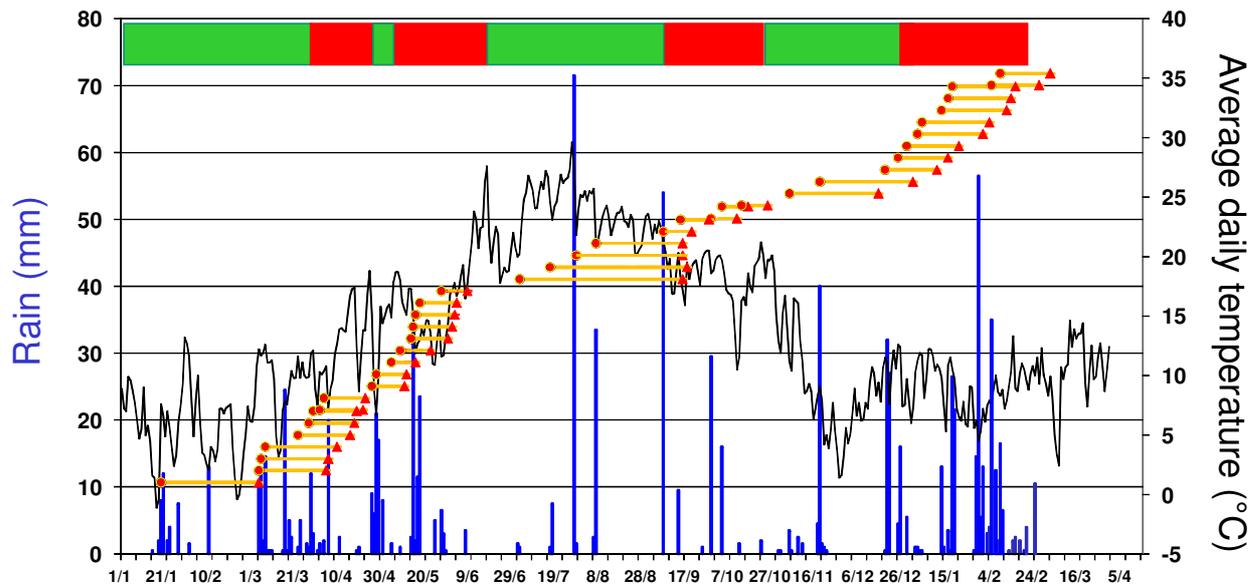


Figure 2: Example of output from the software developed to characterize the successive cycles of disease based on weather data for 2013. Red circles show the estimated dates of leaf infection. Yellow bars show the duration of the incubation period and red triangles the estimated dates of symptom appearance. Blue bars indicate daily rain amounts and the black line shows the average daily temperature. The wide bar above the graphs show the periods of estimated low (green) or high (red) risk based on the occurrence of ongoing disease cycles.

Discussion

The analysis of weather and disease incidence data over a 10-year period has allowed the development of two complementary field-based biological models describing the relationship between easy-to-measure climate parameters and the infection of olive leaves by *F. oleagineum* and the appearance of symptoms in the orchard. These two predictive models have been validated with additional observations since 2010. They also have been used as a basis to evaluate the risk of disease outbreak, using data provided by more than 20 weather stations distributed throughout the olive production region, and to produce Alert Bulletins widely disseminated to French olive growers.

The development of the OPTIPAON DSS has provided each farmer the ability to adapt the risk assessment to the specific condition of their own orchards. Several elements constitute a favourable context for the wide adoption of OPTIPAON by farmers to devise rational strategies for the protection of their olive orchard and thus reduce the use of fungicides. The epidemic development of the disease is overall slow in southern France and practical damage

thresholds are relatively high, with no significant leaf drop if the incidence of diseased leaves remains below 20% and an absence of yield loss if it remains below 10%. As a consequence, a possible occasional underestimation of disease risk by OPTIPAON could efficiently be corrected by the farmer at the occasion of the next Alert Bulletin.

This system is hosted on the website of CIRAME (Centre d'Information Régional Agrométéorologique) and is currently being tested by a group of farmers. Further improvements in the parameterization of the system are envisioned, using the data collected by the testers. In addition, the susceptibility level of a larger number of olive cultivars may be taken into account in the future, on the basis of an ongoing survey.

Acknowledgements

Thanks are due to the Centre d'Information Régional Agrométéorologique (CIRAME), the French Economic Committee of Olive (CEO), the French Interprofessional Olive Association (AFIDOL) and the Mas-de-la-Dame.

References

- Magarey, R.D., Seem, R.C. & Russo, J.M. (2006). Grape canopy surface wetness: simulation versus visualisation and measurement. *Agricultural and Forest Meteorology* 139, 361–72.
- Miller, H.N. (1949). Development of the leaf spot fungus in the olive leaf. *Phytopathology* 39, 403–10.
- Obanor, F.O., Walter, M., Jones, E.E. & Jaspers, M.V. (2008). Effect of temperature, relative humidity, leaf wetness and leaf age on *Spilocaea oleagina* conidium germination on olive leaves. *European Journal of Plant Pathology* 120, 211–22.
- Roubal, C., Regis, S., Nicot & P.C. (2012). Field models for the prediction of leaf infection and latent period of *Fusicladium oleagineum* on olive based on rain, temperature and relative humidity. *Plant Pathology* 62:657-666.

- Sentelhas, P.C., Gillespie, T.J., Batzer, J.C. *et al.* (2005). Spatial variability of leaf wetness duration in different crop canopies. *International Journal of Biometeorology* 49, 363–70.

- Viruega, J.R. & Trapero, A. (2002). Effect of temperature, wetness duration and leaf age on infection and development of olive leaf spot. *Acta Horticulturae* 586, 797–800.

- Viruega, J.R., Roca, L.F., Moral, J. & Trapero, A. (2011). Factors affecting infection and disease development on olive leaves inoculated with *Fusicladium oleagineum*. *Plant Disease* 95, 1139–46.