



Effets du microclimat sur le développement de l'épidémie de rouille orangée du caféier Arabica (*Hemileia vastatrix* - *Coffea arabica*) dans une gamme de situations de production

Isabelle Merle

► To cite this version:

Isabelle Merle. Effets du microclimat sur le développement de l'épidémie de rouille orangée du caféier Arabica (*Hemileia vastatrix* - *Coffea arabica*) dans une gamme de situations de production. Sciences agricoles. Université Montpellier, 2019. Français. NNT : 2019MONTG086 . tel-02861898

HAL Id: tel-02861898

<https://theses.hal.science/tel-02861898>

Submitted on 9 Jun 2020

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.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Biologie des Interactions

École doctorale GAIA

Unité de recherche du CIRAD Bioagresseurs : analyse et maîtrise du risque

Effets du microclimat sur le développement de l'épidémie de rouille orangée du caféier Arabica (*Hemileia vastatrix* – *Coffea arabica*) dans une gamme de situations de production

Présentée par Isabelle MERLE

Le 12 décembre 2019

Sous la direction de Christian CILAS

Et Jacques AVELINO

Devant le jury composé de

Gilles BENA, Directeur de Recherche, IRD Montpellier

Jean Noël AUBERTOT, Directeur de Recherche, INRA Castanet Tolosan

Benoît MARCAIS, Directeur de Recherche, INRA Champenoux

Lydia BOUSSET-VASLIN, Chargée de Recherche, INRA Le Rheu

Tiphaine VIDAL, Chargée de Recherche, INRA Thiverval-Grignon

Christian CILAS, Directeur de Recherche, CIRAD Montpellier

Président du jury

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Examineur



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

Résumé

Depuis 2012, la rouille orangée du caféier, une maladie foliaire causée par le champignon *Hemileia vastatrix*, provoque de fortes épidémies sur la culture du café Arabica dans l'ensemble des pays d'Amérique Centrale. Cette année-là, c'est environ 20% de la production qui a été perdue et la mort de rameaux, voire des plants de café ont entraîné d'importantes pertes secondaires de production les années suivantes. La caféiculture offrant de nombreux emplois en Amérique Centrale, ces épidémies ont entraîné une crise sociale importante. Pour éviter les futures épidémies, le programme PROCAGICA (Programa Centroamericano para la Gestión de la Roya del Café), initié en 2016, grâce à un financement de l'Union Européenne, vise à mettre en place des mesures telles que la création d'un réseau régional d'avertissement, basé sur des systèmes nationaux renforcés, incluant une composante de pronostic basé sur les variables météorologiques. Dans la plupart des modèles de prédiction déjà disponibles sur cette maladie, les variables météorologiques sont considérées sur de longues périodes pour expliquer des indicateurs tels que l'incidence reflétant la progression de la maladie mais aussi la croissance de l'hôte.

Au cours de cette thèse, nous avons émis l'hypothèse qu'il est possible de prédire la croissance des épidémies à l'aide de la modélisation de différents stades de développement du champignon, chacun déterminé par des combinaisons complexes de variables microclimatiques agissant à des périodes (moments et durées) différentes. Pour mieux comprendre le fonctionnement du pathosystème et ainsi définir les variables à prédire, nous avons d'abord décrit les relations causales qui existent entre la phénologie du caféier Arabica, le développement de la rouille orangée et leur environnement en système agroforestier. Grâce à l'analyse en modèles d'équations structurelles, l'effet global controversé de l'ombrage sur la maladie a été expliqué comme étant la résultante d'effets antagonistes sur les stades de colonisation et de sporulation, en fonction du type d'ombrage. Cette analyse a aussi permis de souligner la forte interaction entre les croissances de la rouille et du caféier. Nous avons donc décidé de ne pas travailler sur des indicateurs tel que l'incidence mais plutôt de construire trois modèles d'apparition des symptômes de la maladie : émergence des lésions sans urédospores, début de la sporulation et croissance de l'aire infectieuse des lésions. Grâce à un essai réalisé de mai 2017 à juillet 2018 au Costa Rica, nous avons collecté des données permettant l'identification, sans *a priori*, des combinaisons de moments et durées d'action des variables microclimatiques sur l'apparition des symptômes. Pour favoriser l'utilisation des trois modèles obtenus, en Amérique Centrale où la pratique de l'agroforesterie est commune, nous avons proposé des modèles simples d'estimation du microclimat utilisant des données de stations météorologiques placées en plein soleil et des caractéristiques, telles que la hauteur des arbres et l'ouverture de la canopée, simples à mesurer dans les systèmes agroforestiers. Les trois modèles obtenus pour prédire le risque d'apparition des symptômes se présentent sous la forme d'équations simples à utiliser séparément pour pronostiquer des risques qui impliquent des recommandations différentes de contrôle de la maladie. Ces modèles et les modèles d'estimation du microclimat peuvent aussi être couplés au sein d'un simulateur.

Mots-clés : épidémiologie, modélisation, *Coffea arabica*, *Hemileia vastatrix*, microclimat, agroforesterie

Abstract

Since 2012, coffee leaf rust, a disease caused by the fungus *Hemileia vastatrix*, has been responsible for major epidemics of arabica coffee cultivation in all Central American countries. That year, about 20% of the production in this region was lost and the death of branches or even coffee plants caused significant secondary production losses in the following years. As coffee production provides many employments in Central America, these epidemics have led to a major social crisis. To prevent future epidemics, the PROCAGICA programme (Programa Centroamericano para la Gestión de la Roya del Café), initiated in 2016, with funding from the European Union, aims to implement measures such as the creation of a regional warning network, based on improved national systems, including a prognostic component based on weather variables. In most prediction models already available for this disease, meteorological variables are considered over long periods of time to explain indicators such as incidence reflecting disease progression but also host growth.

In this thesis we hypothesized that it is possible to forecast epidemic growth by modeling different stages of the fungal development, each determined by complex combinations of microclimatic variables acting at different periods (times and durations). To better understand the functioning of the pathosystem and thus define the variables to be predicted, we first described the causal relationships existing between the phenology of arabica coffee, the development of coffee leaf rust and their environment in agroforestry systems. Through the use of structural equation modeling, the controversial overall effect of shading on the disease was explained as the result of antagonistic effects on colonization and sporulation stages, depending on the type of shading. This analysis also highlighted the strong interaction between rust and coffee growth. We therefore decided to avoid working on indicators such as incidence but rather to construct three models of symptoms and signs onset of the disease: emergence of lesions without uredospores, onset of sporulation and growth of the lesion's infectious area. As a result of a trial conducted from May 2017 to July 2018 in Costa Rica, we collected data enabling the identification, without *a priori*, of combinations of moments and durations of action of microclimatic variables on the onset of symptoms and signs. To promote the use of the three models obtained, in Central America where agroforestry is a common practice, we developed simple microclimate estimation models using data from weather stations located in full sun exposure and characteristics, such as shade tree height and canopy openness, that can be easily assessed in agroforestry systems. The three predictive models developed to predict risk of symptoms and signs onset are simple equations that can be used separately to predict risks that involve different disease control recommendations. These models and microclimate estimation models can also be coupled within a simulator.

Keywords: epidemiology, modeling, *Coffea arabica*, *Hemileia vastatrix*, microclimate, agroforestry

Remerciements

Un grand merci tout d'abord à mon encadrant de thèse, Jacques Avelino et à mon directeur de thèse, Christian Cilas, pour m'avoir embarquée dans ce prenant challenge qu'est la thèse et pour m'avoir soutenue jusqu'au bout en montrant toujours un intérêt très motivant pour ce projet.

Je tiens aussi à remercier le CIRAD, la fondation Ernesto Illy et l'Union Européenne à travers le projet PROCAGICA pour avoir financé ces travaux,

- Le CATIE pour m'avoir accueillie dans leur centre pendant les deux ans et demi passés à Turrialba, au Costa Rica,
- L'ICAFE pour nous avoir donné accès à une de leurs parcelles de caféiers en agroforesterie et des données de climat,
- Tous les agriculteurs qui ont collaboré avec nous à San Marcos de Tarrazú, Aserri, Cachí, Guayabo, El Palomo et Pavones, pour leur enthousiasme à participer à nos essais et leur aide précieuse en nous donnant accès à leurs parcelles.

Je souhaite remercier tout particulièrement Jacques, mon encadrant, pour sa gentillesse, sa disponibilité et son côté exigeant qui m'a motivée à donner le meilleur de moi-même. J'avais apprécié de travailler avec lui sur la dispersion de la rouille en 2013 à Turrialba et j'ai adoré revenir pour plancher longuement sur « l'élucidation » du comportement de la rouille, autour de cafés produits parfois en édition limitée par lui-même.

Muchas gracias a Alejandra, Steven, Hugo y Rogelio por ayudarme en preparar y llevar a cabo los dos ensayos instalados en Costa Rica y pasar muchas horas en el campo o analizando más de 10000 fotos de hojas de café y fotos hemisféricas. Fue un placer trabajar con gente siempre de buen humor y muy autónoma. Es una evidencia que el éxito de este estudio no hubiera sido posible sin ustedes.

Merci aussi à l'équipe des « rouillés », Jacques, Natacha, Grégoire et Pierre pour les drôles et passionnantes réunions à se casser la tête ensemble sur la vie quotidienne de la rouille, souvent ramenés dans le droit chemin par la « bible » Kushalappa et le « petit livre bleu ».

Merci de tout cœur à ma famille et à mon Cédric qui en fait déjà partie, car malgré l'éloignement nous avons toujours gardé cette très forte complicité qui fait qu'à chacune de nos retrouvailles on croirait s'être vu la veille.

Merci à au moins trois générations d'étudiants de l'Andino pour les bons moments partagés. En particulier, merci à Astrid (la vieja del Andino famosa por sus bromas), Natalya (une pinche colombiana muy chistosa acostumbrada al Andino como yo), merci à Sacha pour son humour « taquin » et son aide pour boire le café préparé dans mon bureau, et enfin merci à Jennifer (la mejor vecina que podía esperar para que mis años en CATIE sean inolvidables). Merci aussi à « Altitude », un petit coin de paradis pour les adeptes de l'escalade dont je fais partie.

A Montpellier, je souhaite remercier l'équipe des bioagresseurs pour m'avoir toujours accueillie à bras ouvert. Je remercie aussi grandement Philippe Tixier qui m'a donné le goût à la programmation sous R lors de mon stage de césure en 2013 et que j'ai eu la chance de retrouver tout au long de ma thèse, toujours super enthousiaste et prêt à m'aider.

Un grand merci à Hugo, qui à chacun de mes retours en France m'a toujours accueillie en coloc où qu'il se trouve autour de Montpellier et avec qui j'ai partagé des après-midis d'escalade dans les alentours.

Je tiens enfin à remercier respectueusement les rapporteurs et les examinateurs pour avoir accepté avec plaisir d'évaluer mon manuscrit.

RESUME	2
ABSTRACT	3
REMERCIEMENTS	4
CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GENERALE	8
1.1. Contexte et objectifs de l'étude	8
1.2. Description du pathosystème <i>Coffea arabica</i> - <i>Hemileia vastatrix</i>	10
1.2.1. Plantes hôtes et distribution de la maladie de la rouille orangée	10
1.2.2. Taxonomie, cycle de développement et symptômes de la maladie	10
1.2.3. Influence de l'environnement et de la phénologie du caféier sur le cycle de développement de la rouille orangée	13
1.2.4. Influence de l'environnement et de la rouille orangée sur la phénologie du caféier	19
1.3. La régulation du pathosystème par les pratiques culturales	22
1.3.1. Principales méthodes de lutte contre la rouille orangée	22
1.3.2. Pratique de l'agroforesterie à base de caféiers en Amérique Centrale	26
1.3.3. L'agroforesterie, un apport de complexité	29
1.4. Modéliser pour comprendre et prédire le développement des pathologies végétales	33
1.4.1. De modèles descriptifs simples aux approches systémiques pour décrire le comportement d'un pathosystème	33
1.4.2. Des modèles prédictifs pour la construction de systèmes d'avertissement	36
1.4.3. De la compréhension à la prédiction du développement de la rouille orangée du caféier	42
1.4.4. Objectifs spécifiques de la thèse et démarche suivie	50
CHAPITRE 2 : DECRYPTER LE COMPORTEMENT DE LA ROUILLE ORANGEE DU CAFEIER EN SYSTEMES AGROFORESTIERS A BASE DE CAFEIERS ARABICA	52
2.1. Abstract	53
2.2. Introduction	54
2.3. Material and methods	56
2.4. Results	62
2.5. Discussion	66
2.6. Literature cited	74

CHAPITRE 3 : MODELES PREDICTIFS DE L'APPARITION DES SYMPTOMES DE LA ROUILLE ORANGEE DU CAFEIER BASES SUR DES COMBINAISONS MICROCLIMATIQUES IDENTIFIEES DANS LES SYSTEMES AGROFORESTIERS A BASE DE CAFE AU COSTA RICA

79

3.1.	Abstract	80
3.2.	Introduction	81
3.3.	Material and methods	86
3.4.	Results	94
3.5.	Discussion	105
3.6.	Conclusion	110
3.7.	Literature cited	111

CHAPITRE 4 : ESTIMATION DU MICROCLIMAT DANS DIFFERENTS SYSTEMES AGROFORESTIERS A BASE DE CAFE A L'AIDE DES CARACTERISTIQUES DES ARBRES D'OMBRAGE ET DE DONNEES DE STATIONS METEOROLOGIQUES PLACEES EN PLEIN SOLEIL

116

4.1.	Abstract	117
4.2.	Introduction	118
4.3.	Material and methods	120
4.4.	Results	126
4.5.	Discussion	138
4.6.	Conclusion	140
4.7.	Literature cited	141

CHAPITRE 5 : DISCUSSION GENERALE

146

5.1.	Caractériser les maladies foliaires sur plantes pérennes : le choix entre des indicateurs et le suivi des symptômes	147
5.2.	Des modèles de prédiction simples, basés sur des variables microclimatiques précises	150
5.3.	Estimation du microclimat en systèmes agroforestier	155
5.4.	Conclusion et perspectives	159

LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES

161

BIBLIOGRAPHIE

168

PARTICIPATIONS A DES CONGRES

186

Chapitre 1 : Introduction générale

1.1. Contexte et objectifs de l'étude

Depuis 2012, la caféiculture en Amérique Centrale est affectée par des épidémies particulièrement sévères de rouille orangée du caféier, une maladie foliaire causée par le champignon *Hemileia vastatrix*. Cette maladie peut provoquer de fortes défoliations et entraîner la mort de nombreux plants comme ce fût le cas au cours de l'épidémie de 2012 (Cressey 2013). Cette épidémie ayant provoqué une perte d'environ 20% de la production dans toute la région, le Honduras, le Guatemala et le Costa Rica ont déclaré l'état d'urgence face à la maladie. De plus, le café étant une culture pérenne, la mort de rameaux et même de plants ont entraîné des pertes secondaires de production les années suivantes (Cerdeira, Avelino, et al. 2017) parfois plus importantes comme dans le cas du Salvador. Bien que le café ne soit pas une culture alimentaire, l'Amérique Centrale a dû affronter une crise sociale importante étant donné que la caféiculture est en majorité réalisée par des producteurs possédant de petites plantations (Fernandez 1984 ; Bertrand et Rapidel 1999) représentant leur principale source de revenu et que la récolte du café, réalisée à la main, offre de nombreux emplois.

En réponse à cette crise, l'IICA (Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura) et le réseau PROMECAFE (Programa Cooperativo Regional para el Desarrollo Tecnológico y Modernización de la Caficultura) ont élaboré, conjointement avec les institutions travaillant dans le secteur de la caféiculture, un plan d'action pour lutter contre la rouille, avec des mesures immédiates en 2013. Après avoir estimé les impacts provoqués par la rouille dans chacun des pays, il a été décidé d'intensifier la recherche de solutions pour prévenir et lutter contre la maladie, de réhabiliter les plantations endommagées, de poursuivre l'amélioration génétique du matériel présent en Amérique Centrale et de renforcer la capacité de réponse des instituts de la région. En réponse à l'appel en février 2013 des Etats membres du SICA (Sistema de Integración Centro Americana), un second programme, le PROCAGICA (Programa Centroamericano para la Gestión de la Roya del Café) a été initié en 2016 et est coordonné par l'IICA jusqu'en 2021 grâce à un financement de l'Union Européenne. Ce programme a pour objectif le renforcement de la capacité des Etats membres du SICA à concevoir et mettre en œuvre des politiques, programmes et mesures visant à améliorer la résilience des petits et moyens producteurs de café face au changement climatique et à des menaces comme les épidémies de la rouille orangée du caféier. Afin de prévenir les futures épidémies, le programme

visé à mettre en place des mesures parmi lesquelles figure la création d'un système d'avertissement incluant une composante de pronostic des épidémies basé sur des variables météorologiques.

C'est dans ce contexte que ma thèse a débuté avec pour objectifs de :

- 1) mieux comprendre le comportement de l'agent pathogène responsable de la maladie de la rouille orangée dans des systèmes complexes d'agroforesterie à base de caféiers arabica en Amérique Centrale,
- 2) élaborer des modèles statistiques de prédiction de différentes étapes de développement de la rouille basée sur le microclimat,
- 3) étudier l'influence des systèmes agroforestiers sur le microclimat dans le but de pouvoir estimer ce microclimat à partir de données de stations installées en plein soleil, à proximité (Figure 1).

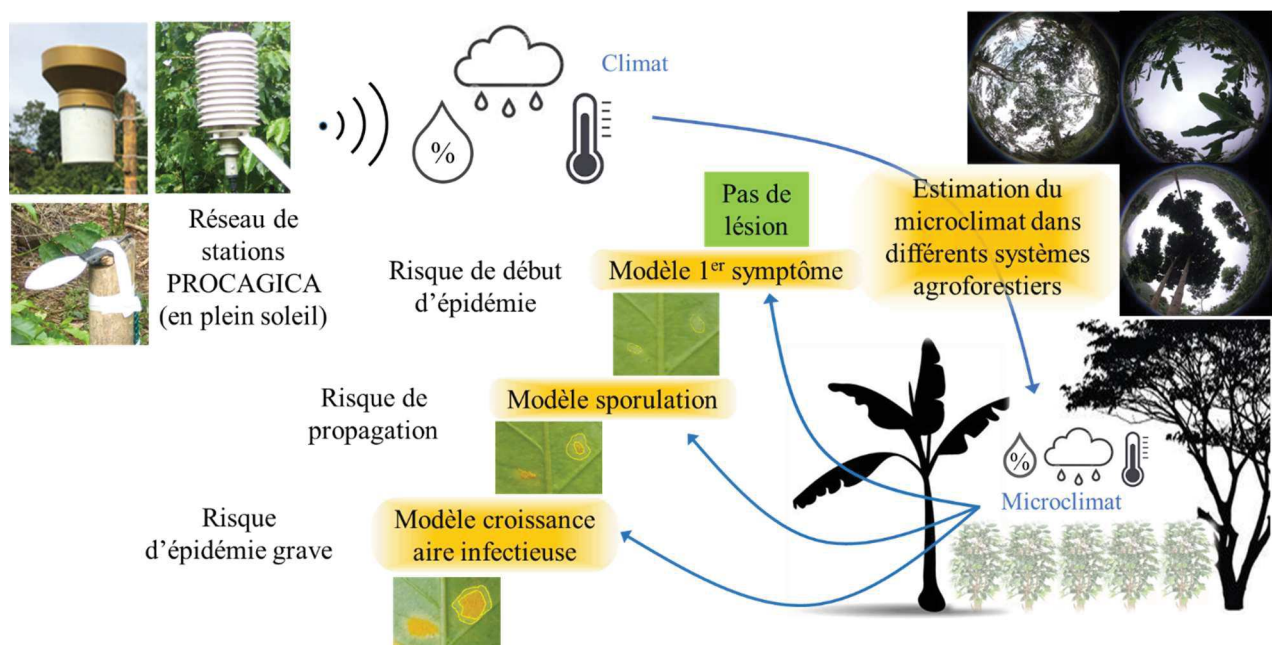


Figure 1. Schéma illustrant la complémentarité du second et du troisième objectifs de la thèse dans la démarche d'élaboration de modèles statistiques capables d'utiliser les données d'un réseau de stations en plein soleil, installé dans le cadre d'un système d'avertissement régional, pour prédire différents risques liés au développement de la rouille orangée du caféier

1.2. Description du pathosystème *Coffea arabica* - *Hemileia vastatrix*

1.2.1. Plantes hôtes et distribution de la maladie de la rouille orangée

Le caféier est une plante pérenne de la famille des *Rubiaceae* dont la production commerciale repose principalement sur deux espèces : *Coffea arabica* et *Coffea canephora* qui représentent respectivement 61% et 39% de la production mondiale en 2018 (International Coffee Organization). L'espèce *C. arabica* est la plus implantée en raison de sa qualité gustative qui offre un meilleur prix de vente, mais c'est aussi la plus sensible à la maladie de la rouille orangée qui affecte les feuilles et peut provoquer de sévères défoliations des plants (Waller 1982). Détectée pour la première fois en 1861 par un explorateur anglais dans la région du lac Victoria en Afrique de l'Est, cette maladie a réussi à s'installer dans la majorité des zones productrices de café d'Asie et d'Afrique en l'espace d'une centaine d'années. L'Amérique latine, avec à sa tête le Brésil, était devenue la première région productrice de café arabica (McCook 2006) et l'est encore à l'heure actuelle, certainement en raison de l'arrivée plus tardive de la maladie sur le continent américain. La spécialisation du continent américain dans la culture de l'espèce *C. arabica* sensible à cette maladie explique probablement qu'après la détection de la rouille sur la côte Est du Brésil en 1970, la maladie a réussi à se propager dans tous les pays américains producteurs de café en seulement une quinzaine d'années (Avelino et Rivas 2013).

1.2.2. Taxonomie, cycle de développement et symptômes de la maladie

L'agent pathogène responsable de la maladie de la rouille orangée est un champignon biotrophe identifié à partir de feuilles de caféiers malades récoltées au Sri Lanka (Ceylan) en 1869 par les mycologues anglais Berkeley et Broome, qui le nommèrent *Hemileia vastatrix* en raison de la présence de petites protubérances sur la moitié de la surface des urédospores (Figure 2). Les travaux de Ward et Marshall en 1882, de Roger en 1951 (Benac 1981) puis plus récemment de Cummins et Hiratsuka en 2003 et de Aime en 2006 (Avelino et Rivas 2013) ont permis d'obtenir la classification suivante pour ce champignon :

Embranchement : *Basidiomycètes*
Classe : *Urediniomycètes*
Ordre : *Uredinales*
Famille : *Chaconiaceae*
Genre : *Hemileia*
Espèce : *vastatrix*

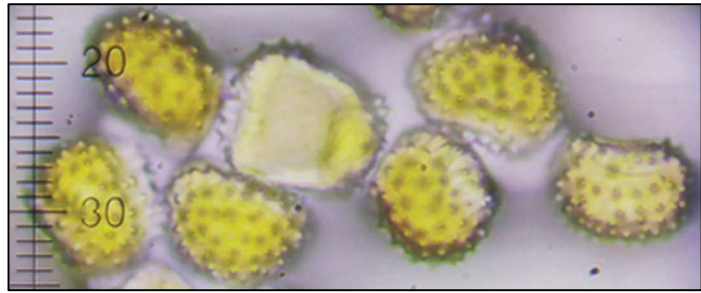


Figure 2. Urédospores de *Hemileia vastatrix* observées au microscope optique (grossissement $\times 400$)

Bien que la rouille orangée soit capable de produire des téliospores et basidiospores, assurant sa reproduction sexuée, c'est l'urédospore, sa forme asexuée, qui est sa principale forme de multiplication en raison de sa morphologie adaptée à la dispersion, la survie, l'infection, et aussi la reproduction (Fernandes et al. 2009 ; Carvalho et al. 2011). Ces urédospores, présentes en amas au centre des lésions de rouille, sont tout d'abord libérées de leur stérigmates et dispersées puis se déposent sur d'autres feuilles du même caféier, d'un autre caféier, ou encore tombent au sol. Pour pouvoir contaminer une nouvelle feuille, l'urédospore doit ensuite atteindre la face dorsale de celle-ci où se trouvent les stomates qui seront des portes d'entrée pour le champignon (Benac 1981). Les phases de libération, dispersion et dépôt définissent l'étape de dissémination du cycle de développement de la rouille orangée du caféier.

La phase d'infection qui suit nécessite l'enchaînement de plusieurs processus à savoir la formation et croissance d'un ou plusieurs tubes germinatifs par l'urédospore (Benac 1981 ; Coutinho et al. 1993) puis la formation d'un appressorium capable de forcer l'entrée du champignon par les stomates et, une fois dans la feuille, l'étape de colonisation commence. Cette étape se caractérise par la production d'un mycélium ramifié se développant dans tout l'espace intercellulaire, en particulier dans les méats du parenchyme lacuneux (Benac 1981). Pour sa nutrition, le champignon détourne les produits du métabolisme des cellules des parenchymes par l'émission de suçoirs dans celles-ci et l'altération des vacuoles et chloroplastes (Benac 1981).

Le premier symptôme des altérations se manifestent par l'apparition d'une chlorose visible à l'œil nu sur les deux faces de la feuille mais plus marquée sur la face dorsale (Ward 1882) (Figure 3). Dans les suivis épidémiologiques, le temps entre le début de la germination et l'apparition de ce premier symptôme est appelé la période d'incubation.

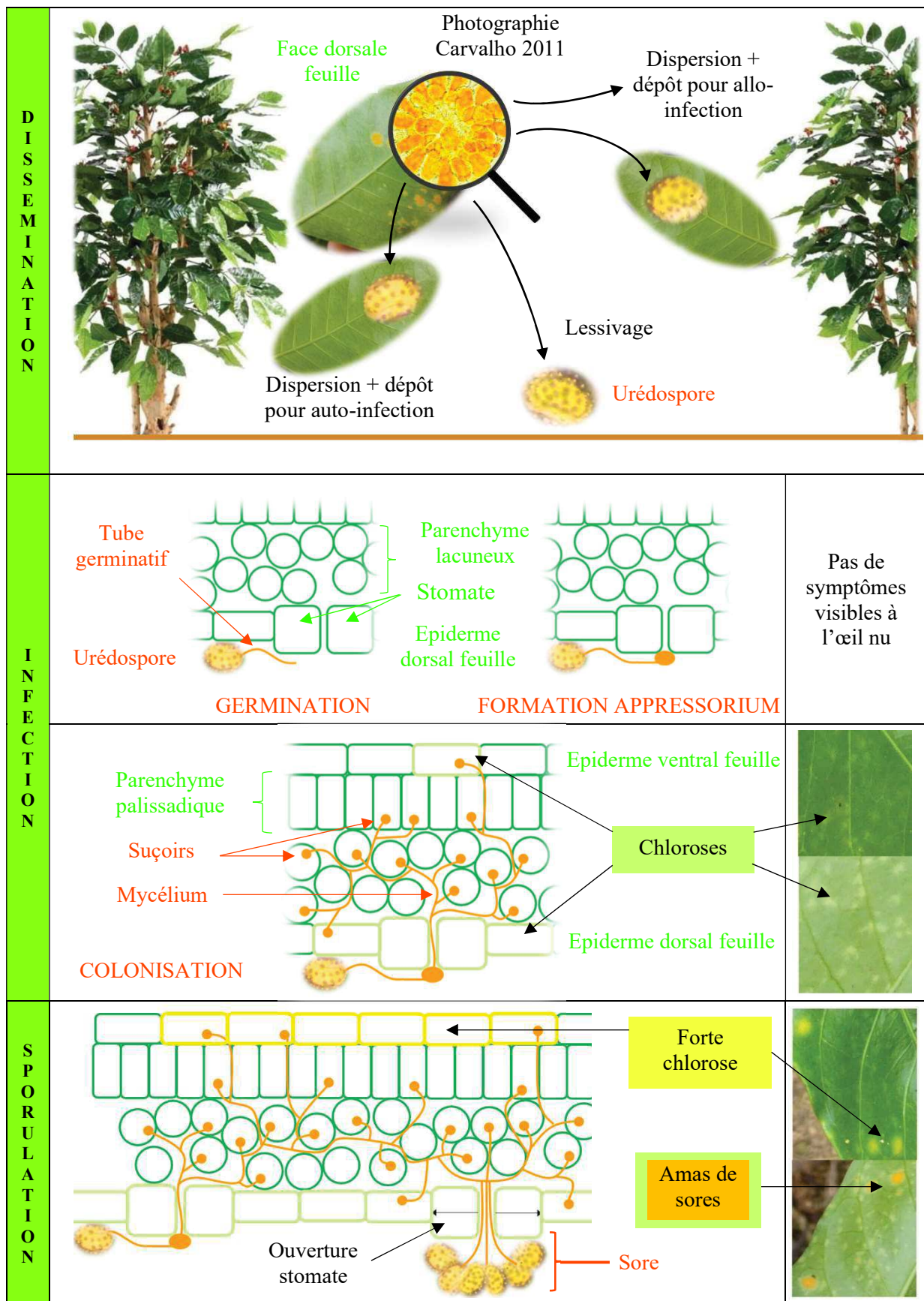


Figure 3. Représentation schématique des phases du cycle de développement de *H. vastatrix*

A un certain stade de la colonisation, des hyphes accumulés dans les chambres sous-stomatiques se différencient en structures denses, minces et allongées, capables de forcer l'ouverture du stomate en s'insérant dans l'ostiole. C'est le début de la phase de sporulation. L'ensemble de ces structures est appelé un sore et elles s'élargissent à leur extrémité pour produire une urédospore (Benac 1981). En raison de la taille de l'ostiole et de l'épaisseur des cellules sporogènes, on estime que chaque sore comporte une dizaine de cellules sporogènes (McCain et Hennen 1984). L'émission du premier sore marque le début de la phase de sporulation.

Le second symptôme apparaît alors, à partir d'un certain nombre d'urédospores produites. Elles deviennent visibles à l'œil nu sous la forme de petits grains oranges au centre de la lésion sur la face dorsale et la chlorose s'accroît sur la face ventrale (Figure 3). La période comprise entre le début de la germination et l'apparition des urédospores visibles est appelée la période de latence.

L'expansion de la lésion est ensuite due à la croissance radiale du mycélium dans les tissus foliaires, tandis que la croissance de l'aire infectieuse est liée à la libération de nouveaux sores via les stomates (McCain et Hennen 1984). En effet, contrairement à d'autres rouilles qui n'émettent qu'un seul sore produisant beaucoup de spores, la rouille orangée du caféier émet de nombreux sores peu productifs. La croissance de la lésion reflète le besoin du champignon de trouver de nouvelles cellules à infecter, c'est pourquoi au centre des lésions, une zone de nécrose finit par apparaître (Muthappa 1980 ; Eskes 1982b).

1.2.3. Influence de l'environnement et de la phénologie du caféier sur le cycle de développement de la rouille orangée

Le fonctionnement naturel (sans intervention humaine) d'un pathosystème s'appuie sur l'ensemble des relations qui existent entre un agent pathogène, son hôte et leur environnement. Pour décrire l'effet de l'environnement sur la dynamique du pathosystème *Coffea arabica*-*Hemileia vastatrix*, nous avons adopté un point de vue centré sur l'agent pathogène en présentant d'abord les effets de l'environnement et de l'hôte sur chacune des phases du cycle de développement de la rouille orangée (Figure 4).

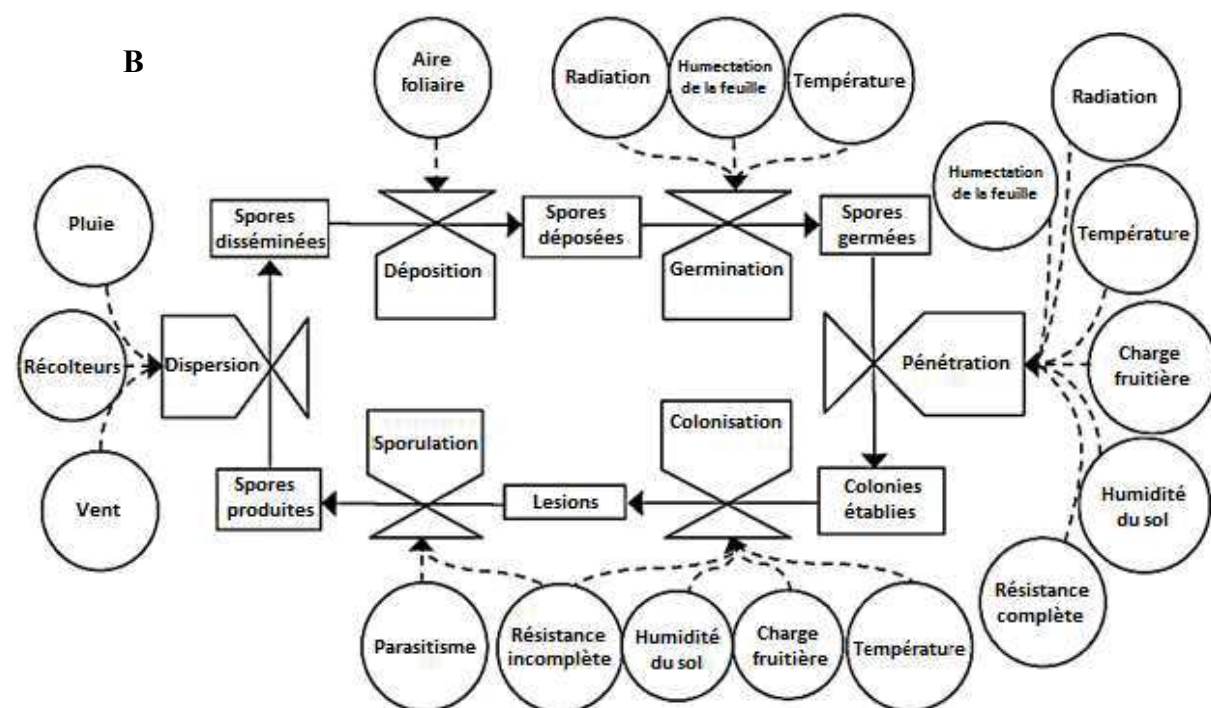
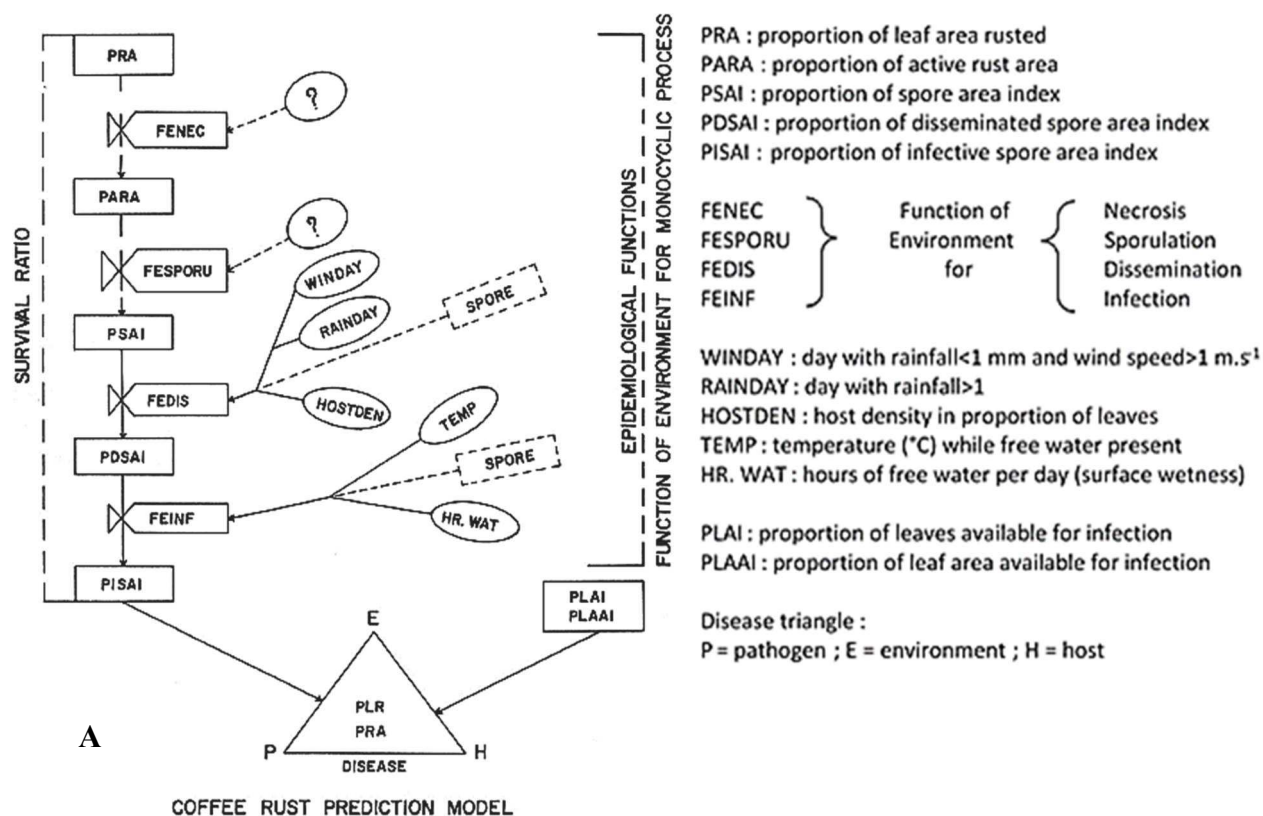


Figure 4. Diagrammes représentant le cycle de développement de *H. vastatrix* et les facteurs qui l'affectent, proposés en 1983 par Kushalappa et al. (A) puis en 2013 par Avelino et al. (B)

Effets de l'environnement et de la phénologie du caféier sur la phase de dissémination

La libération des urédospores nécessite la présence d'eau (Nutman et al. 1960) pour gélifier la cloison qui les maintient aux cellules sporogènes. Dans les premières études réalisées sur l'étape de dispersion de la rouille orangée, les éclaboussures provoquées par la pluie ressortaient comme le principal facteur de dispersion des urédospores une fois libérées avec une intensité minimale de pluie de 5 mm quand l'inoculum de la parcelle est abondant (Nutman et al. 1960 ; Rayner 1961b ; Bock 1962a). D'autres hypothèses, comme l'existence d'une dispersion mécanique vers les strates inférieures du caféier par chute des feuilles malades ont été proposées (Bock 1962a). Mais les études qui ont suivi soutenaient davantage l'hypothèse d'une dispersion majoritairement réalisée par le vent, à plus ou moins longue distance, et à moindre mesure par l'eau, les hommes ou même les insectes (Bowden et al. 1971 ; Becker 1977 ; Becker et Kranz 1977). Enfin, l'étude la plus récente réalisée sur l'effet du microclimat sur la dispersion à sec des urédospores de rouille a montré que la pluie et le vent agissent en interaction (Boudrot et al. 2016). En effet, les rafales de vents sont plus efficaces sur la dispersion à sec après plusieurs jours sans pluie. En présence de pluie, l'effet du vent devient négligeable. Etant donné que cette étude a mesuré la dispersion à sec, l'effet de la pluie observé n'était pas causé par les éclaboussures mais par une action mécanique d'impact des gouttes de pluie sur les feuilles (Rayner 1961b). Quand la dispersion se fait à partir d'une lésion comprenant beaucoup d'urédospores, beaucoup vont en réalité rester sur la même feuille et se déposer sur le trajet de la goutte d'eau (Bock 1962a). Dans les cas où les urédospores quittent la feuille, la probabilité de se déposer sur une nouvelle feuille à infecter ne dépend plus seulement de l'effet du microclimat sur la rouille mais aussi de l'hôte, par la densité de feuillage de la plante (Ward 1882 ; Bock 1962b ; Kushalappa 1981) et la densité de plantation (Avelino et al. 2004 ; Ehrenbergerová et al. 2017). Etant donné que la croissance végétative du caféier dépend en partie du microclimat (DaMatta et al. 2007), celui-ci influencera aussi indirectement la probabilité d'atteindre une nouvelle feuille via la dynamique de l'hôte (Ferrandino 2008 ; Calonnec et al. 2013). Une fois déposées sur une nouvelle feuille, les urédospores doivent encore passer sur la face dorsale de la feuille où se trouvent les stomates. Là encore, la pluie a une forte influence (Bock 1962a) mais des pluies trop intenses peuvent entraîner le lessivage des urédospores vers les strates inférieures du caféier et vers le sol (Savary et al. 2004 ; Boudrot et al. 2016).

Effets de l'environnement et de la phénologie du caféier sur la phase d'infection

La phase d'infection qui suit, commence par l'étape de germination de l'urédospore qui a été la plus étudiée du cycle en termes d'effet des variables météorologiques (Ward 1882 ; Rayner 1961a ; Nutman et al. 1963 ; Hocking 1968 ; Musumeci et al. 1974 ; de Jong et al. 1987). La première cause d'échec de la germination des urédospores est due à leur perte de viabilité puisque seulement 10 à 30% vont germer dans des conditions environnementales propices. En effet, seulement 2 jours après leur libération, 50% des urédospores ne sont plus viables. De plus, le centre des lésions, où le mycélium est plus âgé, présente davantage d'urédospores hyalines, probablement responsables de leur taux de viabilité plus faible que des urédospores produites par du mycélium plus jeune (Nutman et al. 1963). Il semblerait que la concentration en urédospores influence aussi le taux de germination puisqu'une concentration inférieure à 7 urédospores/cm² n'est pas suffisante pour observer une infection efficace mais qu'une concentration trop élevée pourrait provoquer une auto inhibition (Bock 1962a ; Nutman et al. 1963 ; Musumeci et al. 1974). L'enchaînement des processus de germination des urédospores viables, croissance du tube germinatif et formation de l'appressorium peut se dérouler en une dizaine d'heures en présence d'eau, de températures optimales et d'obscurité.

La présence d'eau est en effet nécessaire pour déclencher la germination des urédospores, et reste importante jusqu'à la pénétration dans la feuille, de 24h à 48h après. En effet, une interruption de la croissance du tube germinatif est possible si l'urédospore subit un dessèchement (Rayner 1961a ; Nutman et al. 1963).

Le rôle de la température est plus complexe en raison de l'enchaînement de différents processus. La germination est optimale à des températures comprises entre 22 et 28°C mais une exposition préliminaire au froid, autour de 17,5°C, augmente la vitesse de formation du tube germinatif (Rayner 1961a ; Nutman et al. 1963 ; de Jong et al. 1987). Cette stimulation par le froid étant plus probable la nuit, elle permet certainement à la germination de se dérouler plus rapidement quand les conditions de températures et de luminosité sont adéquates. Par la suite, ce sont des températures plus faibles, comprises entre 13 et 16°C, qui favorisent la formation de l'appressorium d'après Jong et al. (1987). Il semblerait donc que des alternances de températures soient nécessaires pour réduire le temps de déroulement de ces processus mais que des températures extrêmes, inférieures à 10°C ou supérieure à 31°C, soit fortement défavorables.

Le dernier facteur environnemental ayant une influence sur ces processus est la lumière, avec des effets contraires avant inoculation des urédospores et après. Une exposition des feuilles de caféiers à des radiations fortes avant inoculation entraîne un plus fort taux d'infection qui pourrait résulter de températures plus élevées rendant les feuilles plus sensibles (Eskes 1982a). Après inoculation, l'effet de la lumière est contraire et affecte négativement la germination mais ne semble pas l'inhiber complètement puisque les radiations reçues par les feuilles sur le terrain peuvent être plus faibles, notamment dans les strates inférieures des caféiers (Nutman et al. 1963). De plus, il a été observé que pour des urédospores ayant formé un tube germinatif d'au moins 30µm, la croissance du tube sera seulement ralentie par la lumière (Rayner 1961a). Pour ces raisons, la germination et la croissance du tube germinatif se déroulent principalement de nuit.

D'après plusieurs études, la phénologie et la nature de la plante a aussi un rôle important puisque la germination est plus fréquente sur des feuilles jeunes complètement formées (Nutman et al. 1963 ; Benac 1981 ; Eskes et Toma-Braghini 1982) et la formation de l'appressorium est rarement observé sur des plantes non-hôtes du champignon (Coutinho et al. 1993). Par ailleurs, il a aussi été montré que la germination et la formation d'un appressorium étaient moins fréquentes sur des feuilles de caféiers résistants (Coutinho et al. 1992).

Bien que l'étape de colonisation de la feuille par les hyphes du champignon fasse partie de la phase d'infection (Figure 3), ce processus se déroule après pénétration du champignon par le stomate et marque l'établissement de relations trophiques entre l'hôte et le champignon (Avelino et Rivas 2013). En raison du déroulement dans la feuille et donc de la nécessité d'un suivi destructif pour observer l'étape de colonisation et la phase de sporulation, peu d'études ont cherché les facteurs influençant séparément la colonisation et la sporulation de la rouille du caféier. La plupart du temps, leur intérêt s'est porté sur l'étude des temps d'apparition des différents symptômes, à savoir la période d'incubation et la période de latence. Les études ayant étudié la période d'incubation sont moins nombreuses que pour la période de latence mais s'accordent sur le fait que des températures très élevées de l'air, et donc plus élevées encore des feuilles, sont défavorables à la colonisation de la feuille du caféier par la rouille (Ribeiro 1978 ; Kushalappa et Martins 1980). Monaco et al. 1973 indiquent même que sa croissance peut être inhibée si des périodes de 4 heures avec une température des feuilles à 40°C sont enregistrées pendant plusieurs jours. Dans les équations obtenues par Kushalappa et Martins en 1980, la période d'incubation semble aussi dépendre de la température minimale journalière puisque des températures minimales élevées vont raccourcir cette période. Enfin, Ward (1882) a observé

que le temps moyen d'incubation était de 10 jours pour des feuilles jeunes et de 15 jours pour des feuilles âgées et a évoqué l'hypothèse d'un effet de l'épaisseur des parois cellulaires sur la progression du champignon dans les tissus.

Effets de l'environnement et de la phénologie du caféier sur la phase de sporulation

La période d'incubation étant comprise dans la période de latence, les facteurs d'influence de cette dernière peuvent affecter la colonisation, la sporulation ou bien les deux processus. Parmi les facteurs climatiques affectant la période de latence, nous retrouvons les températures minimales et maximale journalières (Rayner 1961a ; de Moraes et al. 1976 ; Kushalappa et Martins 1980 ; Santacreo et al. 1983 ; Tronconi et al. 1995 ; Toniutti et al. 2017) mais aussi l'humidité du sol et l'intensité lumineuse.

En effet, la période de latence est réduite quand l'humidité du sol est élevée (Hoogstraten et al. 1983), et ce probablement à cause du rôle de l'humidité du sol dans le fonctionnement des stomates (Maestri et Vieira 1958 ; Pinheiro et al. 2005).

L'effet de l'intensité lumineuse sur la sporulation a été peu étudié mais il a été montré qu'une forte intensité lumineuse combinée à une faible fertilisation azotée entraînait une plus forte production d'urédospores par cm² de lésion (Eskes 1982b ; Toniutti et al. 2017) sans pour autant jouer sur la période de latence (Eskes 1982a).

Certaines caractéristiques physiologiques du caféier comme la quantité de fruits au niveau de la plante ou encore des branches affectent aussi le temps de latence. Plusieurs études ont montré que des plantes à charge fructifère plus élevée sont plus sévèrement affectées par la maladie (de Carvalho et al. 1993 ; Avelino et al. 2006 ; Costa et al. 2006 ; López-Bravo et al. 2012). Cet effet est aussi observé à l'échelle de la branche puisque des périodes de latence plus courtes et davantage de lésions ont été observées sur des branches plus chargées en fruits (Eskes et de Souza 1981). Ce phénomène pourrait être lié à la migration, des feuilles vers les fruits, de composés phénoliques intervenant dans les mécanismes de défense de la plante (Chalfoun et de Carvalho 1987 ; de Carvalho et al. 2001).

De forts écarts ont été observés pour la période de latence de la rouille orangée du caféier, avec des études ayant indiqué une durée moyenne de 14 jours (Ward 1882), alors que d'autres ont observé des durées parfois supérieures à 60 jours (Santacreo et al. 1983). Certaines études indiquent même que la rouille serait capable de survivre, à l'état de lésions latentes pendant les

mois de saison sèche, et de se remettre à sporuler au moment des premières pluies (Mayne 1930 ; Muthappa 1980 ; Waller 1982 ; Staver et al. 2001), sans doute en raison du changement d'humidité du sol puisque l'irrigation aussi est capable de réactiver la phase de sporulation de lésions latentes (Muller 1975). Les lésions latentes ne sont pas toutes vouées à sporuler et parfois une nécrose se développe au centre de celle-ci avant ou après sporulation. Les facteurs qui influencent le développement de ces nécroses ont été peu étudiés (Figure 4A) mais il semblerait qu'une forte exposition des lésions à des radiations lumineuses favorise l'apparition de nécroses (Eskes 1982a). Enfin, la rouille possède des ennemis naturels (Carrion et Rico-Gray 2002 ; Haddad et al. 2009) dont le plus étudié est le champignon connu sous le nom de *Lecanicillium lecanii* (Zimmermann) qui est capable de coloniser les lésions infectieuses de la rouille (Staver et al. 2001 ; Vandermeer et al. 2009 ; Jackson et al. 2012).

1.2.4. Influence de l'environnement et de la rouille orangée sur la phénologie du caféier

Dans les paragraphes qui suivent, seuls des effets globaux du climat sur la phénologie du caféier seront présentés car les dynamiques de croissance végétatives et reproductives du caféier sont le fruit d'un ensemble de mécanismes se déroulant dans différents organes de la plante (van Oijen et al. 2010a). Ils représentent encore aujourd'hui un défi pour la modélisation (Berger 2005 ; Letort 2008 ; van Oijen et al. 2010b ; Rodríguez et al. 2011 ; Vezy 2017).

La culture du caféier arabica est optimale à des températures moyennes annuelles comprises entre 18 et 21°C et des précipitations moyennes annuelles comprises entre 1200 et 1800 mm, à relier aux propriétés de rétention en eau du sol (Alègre 1959). Dans des régions où les températures moyennes annuelles sont en dessous de 17-18°C, ou en présence de gel, la croissance végétative du caféier arabica est fortement affectée (Camargo, 1985). A l'inverse, il semble que la maturation et la qualité des fruits soient affectées à partir de températures annuelles moyennes de 23°C (Camargo, 1985) bien que certaines variétés d'arabica, implantées dans des régions où les températures moyennes annuelles sont autour de 24 à 25°C, offrent aussi de bons rendements (DaMatta et Ramalho 2006). Dans l'année, le caféier arabica nécessite des températures variables en fonction de son stade de développement. Les jeunes plants par exemple ont besoin de températures proches de 30°C pour germer puis de températures comprises entre 20 et 26°C pour leur développement jusqu'à un an (DaMatta et Ramalho 2006).

Une fois adulte, les cycles annuels de croissances végétative et reproductive du caféier *arabica* dépendent principalement des saisons. L'initiation des boutons floraux nécessite une saison sèche de deux à quatre mois puis la rapide réhydratation due à la reprise des pluies déclenche la floraison et accélère la croissance végétative (Haarer, 1958 ; Browning 1975, Browning et Fisher, 1975 ; Cannell 1985) (Figure 5). C'est pourquoi, dans certaines régions du Kenya et de la Colombie, présentant deux saisons des pluies et deux saisons sèches, les caféiers vont réaliser deux floraisons dans l'année (Cannell 1985 ; Staver et al. 2001). Cependant, la floraison peut être perturbée par des saisons sèches trop longues ou des précipitations excessives au stade critique de développement des boutons floraux (Huxley et Ismail, 1969 ; Kumar, 1982).

La température aussi joue un rôle dans la croissance reproductive puisque l'initiation des boutons floraux est déclenchée par des températures autour de 30°C puis le développement des fruits nécessite des températures entre 17 et 23°C (Camargo 1985 ; Barros et al. 1999). L'influence de la température sur la maturation des fruits a été estimée par le besoin d'un cumul dans le temps de 2780°C.jours (Van Noordwijk et al. 2004) ou 3370°C.jours (Fournier et Di Stefano 2004) avec une température de base de 10°C.

La croissance végétative des feuilles du caféier, qui nous intéresse pour son effet sur le développement de la rouille, semble principalement liée aux saisons (Figure 5). En dehors de l'accélération de la croissance foliaire au moment des premières pluies (Browning 1975), la croissance foliaire est aussi liée, par la théorie des organes puits et sources, au développement des fruits et à l'efficacité de la photosynthèse dans les feuilles (Vaast et al. 2005 ; Letort 2008). Or, la photosynthèse est perturbée par des températures foliaires au-dessus de 20 à 25°C (Cannell 1985). Enfin, la défoliation est un processus lié à la durée de vie des feuilles, estimée à 750 jours par Aranguren et al. (1982) puis à 1200 jours par Masera et al. (2003), mais semblerait favorisée par des températures minimales journalières élevées (Kushalappa et Lagesse 1981). Le dernier effet du microclimat sur la plante qui nous intéresse est celui qui régule l'ouverture des stomates qui sont les portes d'entrée et de sortie de la rouille orangée. Il semblerait que ce mécanisme soit régulé principalement par l'humidité du sol et de l'air mais aussi par la température des feuilles. C'est pour éviter à la plante de perdre trop d'eau que les stomates se ferment quand l'humidité du sol ou de l'air sont trop faibles (Maestri et Vieira 1958 ; Lange et al. 1971 ; Pinheiro et al. 2005). A de fortes températures foliaires, l'accumulation de CO₂ dans la chambre sous-stomatique provoque la fermeture des stomates (Heath et Orchard, 1957).



Figure 5. Schéma représentant les croissances végétative et reproductive du caféier arabica et le niveau qualitatif d’attaque de rouille orangée (bandeau orange) au cours d’une année dans une région ne présentant qu’une seule alternance entre saison sèche et saison des pluies

La présence de la rouille dans les feuilles du caféier a pour effet leur chute précoce et la mort des rameaux défoliés (Ward 1882 ; Waller 1982 ; Lamouroux et al. 1995). L’effet de la rouille sur le rendement serait donc indirect via la perte de feuilles donc d’organes sources pour alimenter la production des fruits (Brown et al. 1995 ; Vaast et al. 2005 ; Cournede et al. 2007 ; DaMatta et al. 2007). Il a été montré que les pertes primaires et secondaires de rendement étaient principalement liées au nombre de rameaux morts, lui-même aggravé par la défoliation causée par la rouille (Cerda, Avelino, et al. 2017). Les mécanismes entraînant l’abscission de la feuille sont encore peu connus mais ce serait davantage la présence de rouille que la sévérité qui réduirait la durée de vie de la feuille (Kushalappa et Lagesse 1981).

Le fonctionnement naturel du pathosystème *Coffee arabica* – *Hemileia vastatrix* repose sur l’interdépendance entre les dynamiques de l’hôte et de l’agent pathogène, toutes deux affectées par l’environnement. Bien que l’on parle « du cycle de développement de la rouille orangée du caféier », la dynamique temporelle de ce cycle et donc la gravité des épidémies est en partie liée aux races de rouille orangée (Gil Fagioli et al. 1990 ; Salustiano et al. 2008, 2009), que l’on dénombre à plus de 50 (Talhinhas et al. 2017), et à la sensibilité de l’espèce du caféier (Rayner 1961a ; Toniutti et al. 2017). La compréhension du fonctionnement d’un tel pathosystème est donc complexe. Par ailleurs, la production des caféiers représentant un intérêt agronomique, l’effet des pratiques culturales est une quatrième composante à inclure (Zadoks et Schein 1979) et les évolutions de ces pratiques sont autant de déséquilibres pouvant entraîner des épidémies et demandant un effort d’adaptation (Zadoks 1974).

1.3. La régulation du pathosystème par les pratiques culturelles

1.3.1. Principales méthodes de lutte contre la rouille orangée

Entre 1970 et 1990, la caféiculture a connu une forte modernisation avec l'adoption de pratiques culturelles telles que l'utilisation de variétés à haut rendement, l'augmentation de la densité de plantation, l'augmentation de l'usage des fertilisants et produits phytopharmaceutiques, et la conversion des systèmes agroforestiers en systèmes moins diversifiés, voire en monoculture (Perfecto et al. 1996). A l'échelle mondiale, cette modernisation a permis d'augmenter la production de 25% entre 1970 et 1990 grâce à l'augmentation des surfaces plantées et à l'augmentation des rendements à l'hectare. Puis, entre 1990 et 2010, malgré la diminution des surfaces cultivées dans certains pays d'Afrique, la production a augmenté de 36% certainement en raison de l'intensification particulièrement importante de la caféiculture dans des pays tels que le Brésil et la Colombie (Jha et al. 2014). En effet, entre 1996 et 2010, le Brésil a augmenté sa production de 112%, en augmentant les rendements de 89% et seulement de 12% ses surfaces cultivées. En Amérique Centrale, il est estimé qu'en 1990, environ 50% des surfaces cultivées avaient été « modernisées » (Perfecto et al. 1996). L'arrivée de la rouille orangée du caféier en Amérique en 1970 serait en partie responsable de cette modernisation et les principales méthodes de lutttes contre ce champignon sont actuellement l'utilisation des fongicides, l'implantation de variétés résistantes et l'augmentation des rendements pour compenser les pertes de production (McCook 2009 ; Jha et al. 2014).

L'utilisation des fongicides

L'efficacité des traitements fongicides pour le contrôle de la rouille orangée du caféier, dépend du type de fongicide appliqué, de la dose utilisée, de la méthode d'aspersion, du moment et de la fréquence d'application et de la persistance du produit sur la plante. Les fongicides à base de cuivre sont les premiers fongicides à avoir été utilisés et étaient considérés comme les plus efficaces et persistants en 1989 (Rayner 1962 ; Waller 1982 ; Kushalappa et Eskes 1989). Ces fongicides à base de cuivre sont utilisés en traitement préventif puisqu'ils affectent la phase de germination du champignon. Parmi ces fongicides, les plus efficaces sont la bouillie

bordelaise, l'oxychlorure de cuivre, et les oxydes et hydroxydes de cuivre (Zambolim 2016). De nombreuses études ont permis d'optimiser l'utilisation de ces fongicides et de la rendre plus économique en comparant l'efficacité de différents produits, en diminuant la dose ou la fréquence d'application, en évaluant leur durée d'action et leur persistance, ou encore grâce aux avancées en termes de techniques d'aspersion (Rayner 1962 ; Waller 1982 ; Avelino et al. 1993 ; Avelino et Rivas 2013). Malgré leur efficacité, les fongicides préventifs ne sont plus suffisants dès lors que le champignon est entré dans la feuille, il faudra donc faire appel à l'usage de fongicides systémiques donc curatifs. Certaines règles de décision ont même été élaborées et indiquent qu'entre 5 et 10% d'incidence de rouille du caféier, le contrôle de maladie peut être réalisé à l'aide de fongicides préventifs, alors qu'au-delà de 10% l'utilisation de fongicides curatifs est indispensable (Avelino et Rivas 2013).

Parmi les fongicides systémiques, les plus étudiés appartiennent à la famille des triazoles et inhibent la phase de croissance du champignon mais sont moins efficaces que les fongicides de la famille des strobilurines sur la phase de sporulation (Méndez 2017). Encore une fois, un important travail d'optimisation des traitements en termes de doses, fréquence, moment et mode d'application mais aussi de persistance des produits suite à des précipitations est nécessaire (Paiva et Chaves 1976 ; Toledo et al. 1995 ; dos Santos et al. 2002 ; Rozo-Peña et Cristancho-Ardila 2010). Malheureusement, pour pouvoir comparer tous ces facteurs, les dispositifs expérimentaux ont besoin de tester de nombreuses combinaisons (Vine et al. 1973 ; Martins 2002 ; Garçon et al. 2004 ; Capucho et al. 2013). La découverte des fongicides systémiques a aussi permis d'envisager des programmes de contrôle couplant l'utilisation des fongicides préventifs et curatifs, pour éviter l'éventuelle sélection de races de rouille résistantes aux fongicides (Chalfoun et de Carvalho 1999 ; da Cunha et al. 2004 ; Avelino et Rivas 2013 ; Zambolim 2016). Malgré leur propriété curative, les fongicides systémiques ne présentent pas une meilleure efficacité sur la rouille orangée du caféier, probablement en raison de leur moins bonne persistance. Une autre explication possible peut être l'effet intéressant des fongicides à base de cuivre sur la rétention des feuilles du caféier (Waller 1982 ; Brinate et al. 2015). Il semble en effet que l'utilisation de fongicides à base de cuivre en concentration suffisante permette de retarder la chute des feuilles (Firman et Wallis 1965). Cet effet n'est *a priori* pas lié à l'utilisation du cuivre comme nutriment puisqu'une incorporation par les racines n'a pas d'influence. Le maintien des feuilles est un argument important dans le choix des agriculteurs de traiter car une densité foliaire importante l'année du traitement permet d'augmenter les

rendements de l'année suivante et donc de compenser les pertes liées à la maladie (Mulinge et Griffiths 1974).

Certaines études démontrent qu'en réalité l'utilisation des fongicides peut aussi provoquer des maladies iatrogènes, c'est-à-dire causées ou aggravées par le traitement supposé contrôler une maladie (Griffiths 1981). Dans le cas de la rouille orangée du caféier, plusieurs effets non désirés des fongicides ont été rapportés. Nutman et Roberts (1962) ont observé que les urédospores de *H. vastatrix* étaient stimulées par des concentrations très faibles en cuivre. La meilleure rétention des feuilles malades sur l'arbre est aussi un inconvénient car elles représentent une source plus importante d'inoculum résiduel d'une année sur l'autre. Cet inoculum résiduel est responsable de la reprise précoce des épidémies, donc des dommages plus importants que dans des parcelles n'ayant pas été traitées l'année antérieure (Mulinge et Griffiths 1974 ; Avelino et Rivas 2013). Les fongicides affectent la rouille mais aussi d'éventuels champignons mycoparasites pouvant la réguler en partie (Castellanos et al. 2012). Enfin, bien que les fongicides soient la principale méthode de lutte contre la rouille orangée du caféier à l'heure actuelle, leur utilisation doit être repensée en termes de coûts et bénéfices (Perfecto et al. 1996 ; Méndez 2017) mais surtout au regard de leur effet néfaste sur l'environnement (McRoberts et al. 2003). Dans les programmes de lutte contre la rouille orangée du caféier, c'est l'utilisation de variétés résistantes qui est considérée comme la meilleure option, à la fois économiquement et environnementalement (Silva et al. 2006 ; Zambolim 2016).

L'utilisation de variétés de *C. arabica* résistantes à la rouille orangée

Il existe deux types de défenses des plantes contre les maladies : la résistance spécifique et la résistance non-spécifique. La résistance spécifique correspond à un processus constitutif constant dans le temps alors que la résistance non-spécifique est induite par le phénomène d'infection par un agent pathogène. Dans cette partie, nous présenterons principalement la résistance spécifique car la recherche de caféiers résistants contre la rouille s'appuie surtout sur ce type de résistance. C'est le principe de la relation gène pour gène qui conditionne la résistance spécifique des plantes (Flor 1971). Cette théorie implique qu'à chaque gène de virulence de l'agent pathogène correspond un gène de résistance chez la plante hôte. Dans le cas de la rouille orangée du caféier, les programmes de sélection menés d'abord au CCRI (Central Coffee Research Institute) en Inde puis au CIFC (Centro de Investigação das Ferrugens

do Cafeeiro) au Portugal ont permis de mettre en évidence l'existence de neuf gènes de résistance (S_H1 à S_H9) correspondant à neuf gènes de virulence des races de rouille (v1 à v9) (Silva et al. 2006). Les gènes S_H1, S_H2, S_H4 et S_H5 ont été identifiés sur l'espèce *C. arabica*, le gène S_H3 sur l'espèce *C. iberica* et les gènes S_H6, S_H7, S_H8 et S_H9 sur l'espèce *C. canephora* (Talhinhas et al. 2017). A ces gènes de résistance correspondent donc neuf gènes de virulence dont les combinaisons déterminent les races de rouilles. La sélection de variétés résistantes se fait par combinaison de ces gènes au sein de nouveaux hybrides tout en cherchant à conserver les qualités gustatives du café (Bertrand et al. 2003 ; van der Vossen 2003). Cependant, malgré l'obtention de matériel génétique résistants à certaines de races de rouilles communément retrouvées, *H. vastatrix* est un champignon présentant un fort taux de mutation donc une probabilité élevée d'adaptation aux gènes de résistance des variétés améliorées (Cristancho-Ardila et al. 2007). Certaines variétés commerciales améliorées, comme l'Icatú, ont progressivement perdu leur résistance à la rouille dans certains pays, en raison de l'apparition de nouvelles races virulentes (Rodrigues et al. 2000 ; Várzea et Marques 2005). Eskes et al. (1990) considèrent que l'accumulation de gènes de résistance pourrait permettre d'obtenir une résistance durable. Cependant, au cours d'un symposium sur la rouille orangée du caféier qui s'est tenu en 2013 au Costa Rica, le chercheur Vítor Várzea a expliqué que, malgré l'accumulation de gènes de résistance au sein d'une même variété améliorée, la rouille pourrait acquérir tous les gènes de virulence nécessaires par l'intermédiaire de résistants simples. Malgré cette possibilité, ces mutations peuvent affecter l'agressivité ou le maintien de ces races de rouille. C'est pourquoi à l'heure actuelle, la race II est la race la plus communément retrouvée dans la majorité des pays producteurs de café et elle s'attaque à toutes les variétés cultivées de l'espèce *C. arabica* n'ayant pas fait l'objet d'amélioration génétique (Zambolim et al. 2005 ; Cristancho-Ardila et al. 2007).

D'autres méthodes de lutte envisagées

Parmi les autres options étudiées pour réguler le développement de la maladie de la rouille orangée, un petit nombre d'études se sont intéressées à certains ennemis naturels de la rouille ou encore à l'effet de la nutrition sur le champignon.

Plusieurs champignons mycoparasites de la rouille orangée ont été répertoriés dans une étude au Mexique (Carrión et Rico-Gray 2002) et plusieurs souches de bactéries antagonistes de la rouille orangée ont été testées au Brésil et en Colombie (Haddad et al. 2009 ; Rozo-Peña

et Cristancho-Ardila 2010). Parmi ces ennemis naturels de la rouille, le plus étudié est le champignon mycoparasite *Lecanicillium lecanii* (Zimmermann) car il est retrouvé plus abondamment en fin d'épidémies sur les lésions sporulantes de rouille (Avelino et Rivas 2013). Cependant, les conditions de son installation ne sont pas encore totalement expliquées. L'ombrage semble être plus propice à l'infection par ce mycoparasite (Staver et al. 2001), Vandermeer et al. (2009) indiquent que la présence d'un certain type de fourmis favorise son développement. Tant que les conditions de survie de ce mycoparasite sur le terrain ne seront pas élucidées, il sera difficile d'adapter les pratiques pour favoriser son développement. La lutte biologique est en effet souvent freinée par l'adaptation des agents biologiques au milieu (Zadok 1974).

La nutrition du caféier a été évoquée comme un facteur pouvant influencer les relations entre la rouille et le caféier (Avelino et al. 2006). En effet, une fertilisation azotée suffisante pourrait favoriser une meilleure résistance physiologique du caféier (Pereira et al. 1996 ; Toniutti et al. 2017). Des concentrations foliaires faibles en potassium et élevées en calcium pourraient aussi augmenter la résistance physiologique du caféier et réduire le taux de défoliation (da Silva Santos et al. 2008). L'étude la plus récente réalisée sur l'effet de la nutrition sur le développement de la rouille orangée a montré qu'une fertilisation à base de faibles concentrations en azote et fortes concentrations en potassium favorise le développement de la maladie (Pérez et al. 2019). Il semble donc que le rôle de la fertilisation dans la résistance physiologique du caféier face à la rouille soit lié à de complexes équilibres entre les différents éléments chimiques. Enfin, d'après plusieurs études, la nutrition n'aurait pas d'effet direct sur le développement de la rouille orangée du caféier mais un effet indirect car une meilleure nutrition permettrait à l'arbre de mieux supporter les dommages causés par le champignon (Ward 1882 ; Avelino et Rivas 2013).

1.3.2. Pratique de l'agroforesterie à base de caféiers en Amérique Centrale

En Amérique Centrale, le caféier arabica était traditionnellement implanté en systèmes agroforestiers diversifiés (Perfecto et al. 1996) (Figure 6). Comme indiqué précédemment, la modernisation a provoqué une diminution de 50% des plantations traditionnelles de caféiers en systèmes agroforestiers diversifiés, dans cette région, de 1990 à 2010 (Jha et al. 2014). Cependant, contrairement au Brésil, qui a converti la majorité de ses plantations en systèmes

de monoculture, en Amérique Centrale la proportion des systèmes agroforestiers à base de café reste élevée, bien qu'il s'agisse en majorité de systèmes moins diversifiés (Figure 7).

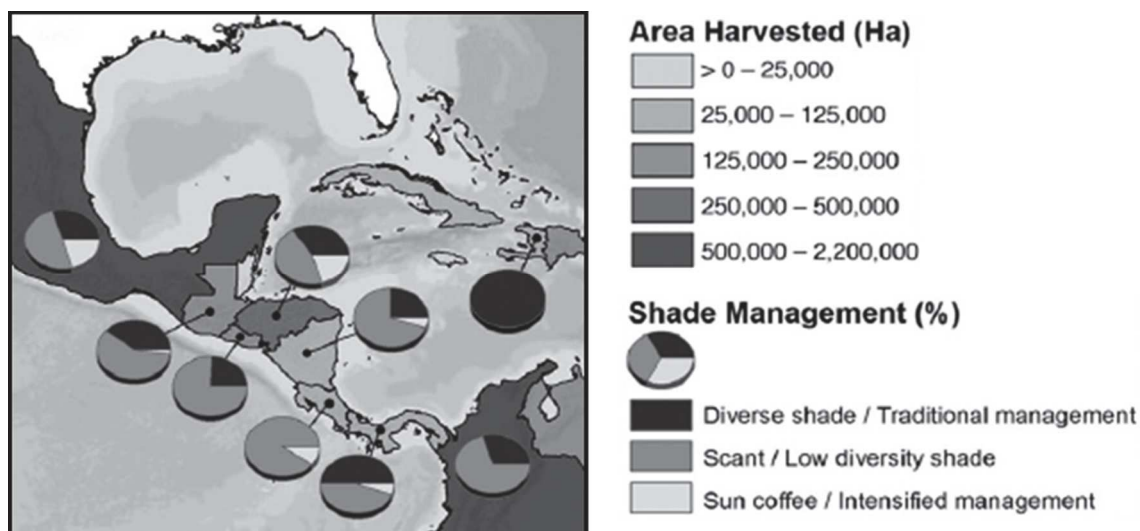


Figure 6. Extrait de carte (Jha et al. 2014) présentant, par pays en Amérique Centrale, l'aire totale de production de café et la proportion de cette aire plantée en systèmes agroforestiers très diversifiés (au moins 10 espèces d'arbres d'ombrage fournissant plus de 40% d'ombrage), en systèmes agroforestiers simplifiés (une à deux espèces d'arbres d'ombrage fournissant un niveau de couverture de 1 à 40%) et en système de monoculture

La pratique de l'agroforesterie, définie à présent comme l'utilisation délibérée des arbres dans les agroécosystèmes, a été reconsidérée par les études scientifiques comme une alternative intéressante aux inconvénients des systèmes de monoculture (Stigter 2015). En effet, la culture du caféier en système agroforestier offre de nombreux avantages (Perfecto et al. 1996 ; Muschler 2001 ; DaMatta et al. 2007 ; Lin 2007 ; Jha et al. 2014 ; Avelino et al. 2018) :

- Sécurité alimentaire par la diversification des revenus (bois, fruits),
- Meilleure qualité du café,
- Atténuation des fluctuations du climat,
- Réduction de la biennialité de production des caféiers,
- Conservation de la biodiversité,
- Séquestration du carbone,
- Pollinisation,
- Régulation des maladies et ravageurs.

Ces avantages font de l'agroforesterie une option qui favorise la résilience des agroécosystèmes (Hillel et Rosenzweig, 2010 ; Lasco et al. 2014) et fait partie des pratiques d'agroécologie visant à réduire la quantité d'intrants utilisée et à optimiser l'utilisation des ressources (Altieri 2002).



Figure 7. Plantations de caféier en systèmes agroforestiers mono-spécifiques à base de bananiers (A), *Gliricidia sepium* (B), *Cordia alliodora* (C), *Erythrina poeppigiana* taillés (E) et *Erythrina poeppigiana* non-taillés (F). Photographies de Rogelio Villarreyna Acuña

Cependant, des inconvénients à son utilisation ont aussi été reportés vis-à-vis de la croissance du caféier et du développement des maladies et ravageurs. Les arbres d'ombrage entrent en concurrence avec les caféiers pour l'eau, la lumière et les nutriments (Campanha et al. 2004 ; Stigter 2015). Cette compétition se traduit notamment par une diminution de la floraison et donc un impact négatif sur le rendement (DaMatta et Rena 2002). C'est par son effet sur le microclimat que l'agroforesterie influence le développement des maladies et ravageurs (Schroth et al. 2000 ; Staver et al. 2001 ; Avelino et al. 2011 ; Allinne et al. 2016). Heureusement, ces inconvénients ne sont pas valables dans tous les systèmes agroforestiers. En Amérique Centrale, plus de 40 espèces d'arbres d'ombrage sont utilisés dans les systèmes agroforestiers (Dix et al. 1999).

En dehors des espèces telles que les bananiers et autres fruitiers, utilisées pour générer un revenu additionnel chaque année, certaines espèces, comme l'espèce *Cordia alliodora*, sont communément implantées pour produire du bois et donc un revenu à plus long terme. Cependant, ce sont les espèces légumineuses qui sont le plus souvent utilisées pour leur capacité à fixer l'azote. Parmi ces espèces nous retrouvons fréquemment celles du genre *Inga* sp. (Soto-Pinto et al. 2000) pour leur croissance rapide, leur capacité de régénération après la taille et leur production de bois de chauffe. L'espèce légumineuse *Gliricidia sepium* est communément implantée au Honduras et au Nicaragua alors que le Costa Rica a préféré l'utilisation de l'espèce *Erythrina poeppigiana* (van Oijen et al. 2010a) (Figure 7). La diversité des systèmes agroforestiers en Amérique Centrale offre l'opportunité d'optimiser la conception et la gestion des systèmes agroforestiers en sélectionnant des essences d'arbres, leur implantation en associations, la densité de plantation et l'arrangement spatial, le type et la fréquence de taille en considérant les saisons (Staver et al. 2001).

1.3.3. L'agroforesterie, un apport de complexité

Par l'ajout d'espèces dans l'agroécosystème, l'agroforesterie multiplie les interactions ce qui rend plus complexe l'étude du fonctionnement des pathosystèmes. En effet, comme toute pratique culturale, elle va influencer le développement de la plante cultivée et des agents pathogènes pouvant l'affecter. Cependant, contrairement aux autres pratiques agronomiques, ces effets sont aussi liés aux modifications de microclimat provoquées par la présence d'arbres (Schroth et al. 2000 ; Staver et al. 2001 ; Avelino et al. 2011 ; Allinne et al. 2016). Les effets

de la présence d'arbres d'ombrage, au sein des plantations de caféiers, sur les variables du microclimat sont les suivants :

- Un effet tampon augmentant les températures minimales journalières foliaires, de l'air et du sol et réduisant les températures maximales journalières foliaire, de l'air et du sol (Barradas et Fanjul 1986 ; Muschler 1998 ; Morais et al. 2006 ; Lin 2007 ; Siles et al. 2010 ; Soma 2015 ; Vezy et al. 2018 ; Coltri et al. 2019 ; Liebig et al. 2019),
- Une augmentation de la durée d'humectation des feuilles et de l'humidité de l'air et du sol (Jaramillo-Robledo et Cháves-Córdoba 1999 ; Avelino et al. 2004 ; Morais et al. 2006 ; Tanga et al. 2014 ; Coltri et al. 2019),
- Une réduction de la vitesse du vent (Stigter et al. 2002 ; Pezzopane et al. 2011 ; Coltri et al. 2019),
- Une diminution des radiations lumineuses par interception par le couvert (Monteith et al. 1991 ; Charbonnier et al. 2013 ; Coltri et al. 2019),
- Une réduction ou redistribution de la pluie en fonction de son intensité (Monteith et al. 1991 ; Jaramillo-Robledo et Cháves-Córdoba 1999 ; Stigter 2015).

Pour illustrer l'apport de complexité de l'agroforesterie sur la compréhension du fonctionnement du pathosystème, les effets suivants ont été réunis au sein d'un schéma conceptuel (Figure 8) :

- Les effets de la phénologie du caféier sur les phases de développement de la rouille présentés dans la partie 1.2.3. de l'introduction
- Les effets du microclimat sur les phases de développement de la rouille présentés dans la partie 1.2.3. de l'introduction
- Les effets du microclimat sur la phénologie du caféier présentés dans la partie 1.2.4. de l'introduction
- Les effets de l'agroforesterie sur le microclimat, cités dans cette sous-partie

Ce schéma conceptuel adopte un point de vue centré sur l'agent pathogène. Il ne présente donc pas les effets du développement de la rouille sur la phénologie du caféier, ni les mécanismes de croissance de la plante, notamment ceux se déroulant dans le compartiment du sol. Cependant, ce schéma permet de comprendre qu'il est nécessaire de parler des effets de l'ombrage sur la rouille (Avelino et al. 2004) plutôt que de chercher un effet global positif ou négatif sur la maladie (Soto-Pinto et al. 2000 ; Staver et al. 2001). De plus, ce schéma représente les effets globaux de l'agroforesterie sur les variables du microclimat, découverts par les études citées. Mais, en détaillant davantage le compartiment « agroforesterie » à l'aide des caractéristiques telles que les espèces d'arbres, leur hauteur, la forme de leurs feuilles, le niveau d'ombrage fourni, l'homogénéité de cet ombrage ou encore la densité de plantation, nous pourrions sûrement mieux comprendre ces effets globaux et proposer des moyens d'optimiser la production du caféier et la régulation de ses bioagresseurs (Beer et al. 1998). A l'heure actuelle, des modèles, basés sur des phénomènes physiques, sont capables de simuler le microclimat en systèmes agroforestiers à base de café, mais ils ne s'intéressent qu'aux variables influençant les flux impliqués dans les processus majeurs de croissance des caféiers et utilisent des variables compliquées à estimer dans les systèmes agroforestier (van Oijen et al. 2010b ; Rodríguez et al. 2011 ; Charbonnier et al. 2013 ; Vezy et al. 2018).

Dans la pratique, les inconvénients de l'agroforesterie, liés à la compétition envers la culture du caféier, représentent un frein à l'adoption de cette pratique. Cependant, c'est le résultat global de productivité de la culture et des produits liés aux arbres d'ombrage, comparé au résultat obtenu sur une parcelle cultivée en monoculture, qui est important (Follis 1993). De plus, l'agroforesterie est souvent évaluée comme l'effet de la présence d'arbres contre l'absence d'arbres alors qu'une optimisation des systèmes serait possible, par l'exploration de l'effet des différentes caractéristiques des arbres et de leur gestion. Enfin, plutôt que d'adapter les systèmes d'ombrage aux variétés, sélectionnées jusqu'ici sur des critères de productivité et résistance aux maladies, certains projets, tels que BREEDCAFS (BREEDing Coffee for AgroForestry System), envisagent de sélectionner des variétés adaptées à la culture en systèmes agroforestiers, en partant des constats que les systèmes agroforestiers présentent une meilleur utilisation des ressources (Dupraz et Liagre, 2008) et que les caféiers peuvent adapter leur efficacité d'utilisation des ressources dans ces systèmes (Charbonnier et al. 2017).

1.4. Modéliser pour comprendre et prédire le développement des pathologies végétales

Dans cette partie, nous présenterons d'abord l'évolution des variables mesurées et des méthodes de modélisation en épidémiologie végétale. Puis, en considérant cette évolution, nous explorerons le cas de la rouille orangée du caféier et étudierons les choix réalisés, jusqu'à maintenant, pour décrire son comportement et modéliser sa progression. Ainsi, nous pourrons choisir la démarche que nous adopterons pour répondre à l'objectif qui est de réaliser des modèles de prédiction de la rouille orangée basés sur le climat.

1.4.1. De modèles descriptifs simples aux approches systémiques pour décrire le comportement d'un pathosystème

Le choix des variables à décrire

Pendant longtemps, les épidémiologistes se sont focalisés sur l'agent pathogène, alors que la maladie doit être vue comme une interaction entre la plante hôte, l'agent pathogène, leur environnement et les pratiques agronomiques appliquées par l'homme (Zadoks 1974). Adoptant tout d'abord un point de vue centré sur l'agent pathogène, ce sont ses périodes d'incubation et de latence qui étaient étudiées, en raison de leur rôle primordial dans la gravité d'une épidémie. Plus ces périodes sont courtes, plus l'agent pathogène peut se reproduire rapidement au cours de l'année (van Maanen et Xu 2003). Dans le cas des maladies présentant des lésions, leur comptage permet une estimation fine du niveau d'attaque mais ne peut être réalisé qu'à petite échelle (van Maanen et Xu 2003).

La quantification du niveau de la maladie sur le terrain est donc souvent réalisée par la mesure des indicateurs d'incidence et de sévérité représentant des taux d'organes malades pour l'une et de surface atteinte pour l'autre (Agrios 2005). L'incidence représente la variable la plus simple à mesurer mais est moins précise sur le niveau de l'épidémie que la sévérité ou les pertes de rendement. En effet, dans le cas de beaucoup de maladies, la plante ou un de ses organes sont dits infectés, qu'ils présentent une seule ou une multitude de lésions. Dans le cas des maladies provoquant de nombreuses infections localisées, l'épidémie devrait donc être caractérisée par le suivi de l'incidence à l'échelle de la parcelle, l'incidence à l'échelle des organes et la sévérité par organe (Agrios 2005). La sévérité semble donc être un meilleur

indicateur pour améliorer la précision de mesure de la maladie. C'est pourquoi la relation entre incidence et sévérité a largement été étudiée (Seem 1984) et des méthodes simples d'estimation, par patrons de feuilles malades, semblent encore prometteuses (Del Ponte et al. 2017). Cependant, l'incidence et la sévérité illustrent un niveau d'attaque à un moment donné et les épidémiologistes s'intéressent davantage à la progression de la maladie.

Le suivi de ces indicateurs dans le temps permet d'obtenir des courbes de progression des maladies reflétant davantage la dynamique de croissance d'une épidémie. En calculant l'aire sous la courbe de progression de la maladie, il est possible par exemple de comparer l'effet de traitements, évaluer la résistance génétique des plantes hôtes ou encore relier les pertes de rendement aux niveaux d'attaques des maladies (van Maanen et Xu 2003 ; Jeger 2004). Les travaux sur les courbes de progression des maladies ont aussi permis d'obtenir des équations mathématiques modélisant différentes formes d'épidémies. Les formes les plus connues sont les courbes logistique, exponentielle, mono-moléculaire et de Gompertz (Contreras-Medina et al. 2009). La courbe de croissance de Gompertz, par exemple, est appropriée à l'évolution des maladies polycycliques.

L'adoption d'une approche plus holistique de la part des épidémiologistes (Zadoks 1974) a fait ressortir l'influence de la plante hôte, jusqu'ici sous-estimée (Gilligan 1985), sur ces variables sensées caractériser le développement des maladies. En effet, la période de latence d'un agent pathogène dépend de la sensibilité de l'hôte (van Maanen et Xu 2003) et l'incidence et la sévérité sont des taux calculés en prenant en compte une surface ou un nombre d'organes disponibles de la plante hôte. Si la croissance de la maladie n'est pas aussi rapide que la croissance de la plante, l'incidence va diminuer, et si la proportion des organes malades diminue, par défoliation par exemple, la sévérité va aussi diminuer alors que la progression de la maladie, elle, n'a pas diminué (Waggoner et Berger 1987 ; Ferrandino 2008). Il est donc difficile de conclure sur l'effet d'un traitement sur une maladie car certains traitements peuvent affecter à la fois l'agent pathogène et la plante hôte. Griffiths (1981) parle même d'effets positifs de certains fongicides sur la rétention des feuilles ou, à l'inverse, d'effets phytotoxiques pouvant aggraver l'impact d'une maladie.

A l'heure actuelle, les nouveaux outils moléculaires et les nouvelles technologies de mesure, telles que les systèmes d'information géographique (SIG) et la télédétection, pourraient permettre d'étendre les limites des variables mesurables ou estimables (Agrios 2005 ; Ojiambo 2017). A l'image de l'évolution des variables mesurées en épidémiologie, les méthodes de

modélisation ont elles aussi évolué pour s'adapter aux problèmes liés aux variables mesurées, mais aussi aux spécificités des agents pathogènes (de Wolf et Isard 2007).

Le choix de la méthode de modélisation

L'essai en santé humaine de Daniel Bernoulli, datant de 1766, fut la première publication faisant appel aux mathématiques pour la modélisation en épidémiologie. Mais ce n'est qu'en 1960 qu'un premier modèle a été élaboré par Van der Plank (1960, 1963) pour quantifier le développement temporel des épidémies.

Pendant presque un demi-siècle, l'analyse de variance a été la méthode la plus utilisée par les phytopathologistes pour comparer des traitements (Gilligan 1986). Cependant, certaines variables caractérisant le pathogène ne peuvent être analysées via cette méthode. C'est le cas des périodes d'incubation et de latence, qui sont en réalité des variables présentant l'inconvénient de générer des données censurées et nécessitent pour cela l'utilisation de l'analyse de survie. En effet, le temps d'apparition d'un symptôme ne peut pas être calculé si le symptôme n'apparaît pas avant la fin de l'expérimentation. On parle de données censurées et il n'est donc pas possible de calculer une vraie moyenne sur une population et de comparer l'effet de traitements sur la base de cette moyenne (Scherm et Ojiambo 2004).

Pour s'adapter aux exigences des analyses de variances, telle que la normalité de la distribution, les variables mesurées étaient transformées (Garrett et al. 2004). Mais la transformation de la distribution des variables, notamment par le logarithme, transforment d'autres caractéristiques des variables telles que leur dispersion et l'erreur standard issue des tests (Feng et al. 2014). C'est à partir du développement des modèles linéaires généralisés (GLM) que des variables discrètes, ou aux distributions présentant une surdispersion, ont pu être analysées par des méthodes de régression (Madden et al. 2002 ; Bolker et al. 2009).

Depuis, l'évolution des connaissances en statistiques a permis de multiplier les méthodes d'analyses en épidémiologie (analyses de survie, statistiques bayésiennes) (Garrett et al. 2004) et ainsi de générer de nombreuses connaissances fondamentales pour décrire le fonctionnement des pathosystèmes (Mora Aguilera 2008).

A présent, ce sont des approches plus systémiques qui doivent être considérées pour l'élaboration de modèles descriptifs représentant des liens de causalité, et non plus des liens de corrélation. En effet, les interactions entre la plante hôte, l'agent pathogène, l'environnement

et les pratiques culturales sont complexes. Certains effets globaux peuvent être la résultante d'effets antagonistes, d'effets de synergie et encore d'effets indirects dans l'espace ou dans le temps. Cela signifie qu'il est possible, par exemple, que l'absence d'effet d'un traitement soit en réalité le résultat d'effets qui se compensent. Pour adopter un point de vue plus systémique, la première étape peut consister en l'élaboration de modèles conceptuels, représentant les voies d'action connues au sein du pathosystème, en décomposant plus ou moins chaque composante. Ainsi, l'agent pathogène et la plante hôte peuvent être décrits via les différentes variables caractérisant leur dynamique de développement (état de développement de l'agent pathogène) ou leur composition (organes de la plante) (van Maanen et Xu 2003). Pour quantifier ces effets identifiés, en prenant en compte toutes les relations au sein du système, des méthodes d'analyse ont été développées récemment, telles que les modèles d'équations structurelles (Grace 2006). Dans cette méthode d'analyse, l'examen des chaînes de causalité, entre différents sous-modèles, permet de faire ressortir les effets de cascade et les effets antagonistes de certaines pratiques, sur la ou les variables caractérisant le développement d'une maladie (Poeydebat et al. 2018).

L'épidémiologie permet l'amélioration des connaissances des épidémies en déterminant les principaux facteurs influençant le développement des maladies (van Maanen et Xu 2003 ; Ojiambo et Yuen 2017). Ces connaissances sont ensuite utilisées pour optimiser les systèmes de culture, mais aussi pour tenter de prédire les futures épidémies, et ainsi permettre aux agriculteurs d'adapter leurs pratiques vers des solutions plus durables (Krause et Massie 1975 ; de Wolf et Isard 2007).

1.4.2. Des modèles prédictifs pour la construction de systèmes d'avertissement

Le choix des prédicteurs et des variables à prédire

D'après Agrios (2005), sans l'intervention humaine, une épidémie varie en fonction de la variété de la plante hôte, la race de l'agent pathogène, la quantité d'inoculum et les variations annuelles du climat. Cependant, le nombre de prédicteurs pris en compte dans les modèles doit être suffisamment élevé pour répondre à l'objectif de précision du modèle, et suffisamment faible pour ne pas rendre le modèle inutilisable en raison de sa complexité (van Maanen et Xu 2003). Parmi ces prédicteurs, il est généralement reconnu que les variables climatiques telles que la température, les précipitations, l'humidité, l'humectation des feuilles et les radiations lumineuses ont un rôle essentiel dans la dynamique d'une épidémie (Hardwick 1998). Bien

souvent, le climat est même l'unique composante des systèmes de prédiction des maladies végétales (van Maanen et Xu 2003). Parmi ces variables, l'influence de la température et de l'humidité sur le développement d'une maladie végétale sert de base à la plupart des modèles de prédictions (Magarey et al. 2005 ; de Wolf et Isard 2007) mais il est admis que les précipitations et le vent sont essentiels à la dispersion de l'agent pathogène, qui est une étape clé de la propagation de la maladie (van Maanen et Xu 2003 ; Ojiambo et Yuen 2017).

Malgré le grand nombre de ces modèles basés sur le climat, la prise en compte de l'influence des variables climatiques dans la prédiction reste un défi important en épidémiologie végétale (Cunniffe et al. 2015). Le mésoclimat est souvent considéré pour l'élaboration des modèles de prédiction alors que le microclimat permettrait d'être plus précis (Krause et Massie 1975 ; Stigter 2015). Savoir à quel moment, et pour quelle durée, ces variables climatiques ont un effet sur le développement d'une maladie est un exemple de piste d'amélioration des prédicteurs. C'est ce qu'ont recherché Leandro-Muñoz et al. (2017) en identifiant les périodes d'influence du microclimat sur l'apparition des symptômes de la moniliose du cacaoyer. Les variables caractérisant l'agent pathogène sont moins souvent utilisées alors qu'il est évident que sans inoculum primaire il n'y a pas d'épidémie et que le suivi de l'inoculum dans le cas des maladies polycycliques est un très bon prédicteur de sa progression (Cao et al. 2015). Enfin, Contreras-Medina (2009) indique que les variables caractérisant la dynamique de croissance de l'hôte devraient aussi être incluses dans les modèles car elles influencent, et sont influencées, par la croissance et la reproduction de l'agent pathogène.

Pour ce qui est de la variable à prédire, le choix se fait souvent sur des critères de praticité, à savoir sa facilité à être mesurée sur le terrain et sa capacité à prédire les pertes de rendement (Cerdeira, Avelino, et al. 2017). Bien souvent, les modèles cherchent à prédire le niveau d'incidence de la maladie et proposent des recommandations de contrôle en fonction de valeurs seuils atteintes. Cependant, la prise en compte de l'effet de la croissance de l'hôte sur l'incidence complexifie le choix des périodes d'influence du climat, en raison de son effet sur le cycle de développement rapide de l'agent pathogène et sur le cycle plus lent de la plante hôte, qui s'appuie souvent sur des temps thermiques. Il est d'ailleurs possible d'utiliser ces temps thermiques pour prédire la croissance de l'hôte et le déclenchement d'une épidémie, comme l'a proposé Kaukoranta (1996) sur le mildiou de la pomme de terre et Massie et Szkolnik (1974) sur la tavelure du pommier. Certaines études choisissent parfois des variables originales, telles que la surface foliaire saine restante, pour mieux prédire les dommages occasionnés sur la culture et sa capacité à supporter la maladie (Lopes et al. 1994). En réalité, le choix des

prédicteurs et des variables à prédire est souvent relié au pathosystème considéré, et probablement à un consensus des chercheurs du domaine, pouvant provenir de quelques travaux influents décrivant l'épidémiologie de la maladie (de Wolf et Isard 2007). C'est le cas du mildiou du raisin causé par *Plasmopara viticola* dont au moins quatre modèles de prédiction incluent l'inoculum initial et la survie des spores pendant la dispersion (Rosa et al. 1995 ; Park et al. 1997 ; Orlandini et al. 2003 ; Rossi et al. 2008).

Le choix de la méthode de modélisation

Une fois les variables choisies, plusieurs approches de modélisation sont possibles pour construire des modèles de prédiction. Ces approches peuvent être classées dans différentes catégories selon un gradient allant des modèles statistiques, s'appuyant en grande partie sur des observations, aux modèles mécanistes, s'appuyant principalement sur des modèles mathématiques théoriques (Siettos et Russo 2013).

Les modèles statistiques s'appuient sur l'analyse de bases de données pour déterminer des relations mathématiques maximisant la capacité du modèle à représenter les données. En épidémiologie, les modèles les plus largement utilisés sont les modèles linéaires généralisés (Garrett et al. 2004) mais des approches stochastiques, introduisant l'imprécision dans la variable réponse, telles que les modèles de statistiques bayésiennes sont de plus en plus utilisés car ils permettent de travailler à partir de bases de données moins grandes (Mila et Carriquiry 2004 ; Madden 2006). En raison de l'utilisation de données de terrain, les modèles statistiques sont construits en fonction du domaine de définition de ces données, ce qui les rend parfois difficilement généralisables. Parmi les méthodes statistiques actuellement très utilisées, nous retrouvons les modèles d'apprentissage automatique qui s'appuient sur l'apprentissage par un ordinateur à partir d'importantes bases de données, d'où le nom de « machine learning » en anglais. Cet apprentissage est dit supervisé s'il consiste à former l'ordinateur, à l'aide de données d'entrée associées à des données de sortie, à prédire à partir de nouvelles données d'entrée. L'apprentissage non-supervisé s'appuie, lui, sur la capacité de l'ordinateur à reconnaître des similitudes et anomalies en ne prenant en compte que les données d'entrée (Witten et al. 2011). Les modèles d'apprentissage automatique sont capables de prendre en compte un plus grand nombre de variables pour la prédiction mais nécessitent pour cela un apprentissage sur des bases de données très importantes. Malheureusement, la prise en compte

d'un grand nombre de variables complexifie l'interprétation des effets obtenus (Krause et Massie 1975).

La catégorie des modèles mécanistes se fonde sur le principe que la population de l'agent pathogène n'est pas quantifiable par une seule variable puisque cette population se compose d'entités à des stades différents de développement (van Maanen et Xu 2003). Ces modèles consistent à diviser la population hôte en autant de sous-modèles que d'états cliniques et à modéliser les flux entre eux par des équations différentielles paramétrées grâce aux connaissances de la biologie de l'agent pathogène (de Wolf et Isard 2007). Cette subdivision offre l'avantage de procurer un pouvoir explicatif aux modèles puisqu'ils permettent de détailler les détails des mécanismes. Les modèles mécanistes les plus courants en épidémiologie végétale sont les modèles SIR ou SEIR dont les initiales illustrent les états cliniques considérés pour la mise en équation : Sensible, Exposé, Infectieux et Retiré (Susceptible, Exposed, Infectious and Removed en anglais) (Gilligan et van den Bosch 2008). Ces modèles présentent l'avantage d'être plus facilement généralisables mais nécessitent une connaissance importante de la biologie de l'agent pathogène et un travail important de paramétrage des équations (van Maanen et Xu 2003). Par ailleurs, il est important de noter que ces modèles mécanistes sont souvent basés sur des connaissances déterminées empiriquement donc à l'aide de données de terrain ou de laboratoire (Krause et Massie 1975).

A l'heure actuelle, il existe un grand nombre de méthodes de modélisation pour prédire le développement des pathologies végétales. C'est pourquoi, pour un épidémiologiste, le choix de la méthode est souvent lié à l'existence d'articles influents en modélisation sur l'agent pathogène étudié, ou encore à ses connaissances en modélisation. Certaines études en modélisation soulignent d'ailleurs que les épidémiologistes devraient d'avantage s'intéresser aux évolutions des méthodes de modélisation pour choisir la méthode, ancienne ou récente, la plus appropriée (Garrett et al. 2004). En 2015, dans le but d'améliorer les modèles de prédiction des maladies et ravageurs des plantes, le projet AgMIP (Agricultural Modelling Intercomparison Project) a créé une composante dédiée à ces modèles, appelée PeDiMIP (Pest and Disease Modelling Intercomparison Project) (Donatelli et al. 2017). En s'appuyant sur le partage des connaissances, cette composante recherche :

- L'amélioration des modèles de prédiction des maladies et ravageurs des plantes,
- Le couplage des modèles de croissance des plantes aux modèles de prédiction des maladies et ravageurs des plantes,
- L'amélioration des techniques de comparaison et d'évaluation des modèles.

Les possibilités de modélisation en prédiction des pathologies végétales sont aussi plus diverses grâce aux nouvelles technologies de mesure décrites précédemment (outils moléculaire, SIG, télédétection) et à l'évolution des outils de programmation informatique. L'épidémiologie nécessiterait donc d'être davantage associée à différents champs disciplinaires (de Wolf et Isard 2007). A titre d'exemple, l'utilisation des prédictions météorologiques, au lieu du climat passé, pourrait permettre d'augmenter le pouvoir prédictif des modèles des pathologies végétales (van Maanen et Xu 2003).

L'incorporation des modèles de prédiction dans un système d'avertissement des épidémies

L'un des enjeux des épidémiologistes est de démontrer les bénéfices de l'utilisation des modèles via leur mise en application dans les systèmes d'avertissement (Krause et Massie 1975 ; van Maanen et Xu 2003). Campbell et Madden mentionnaient en 1990 que plus de 70 modèles avaient déjà été développés pour prédire des maladies végétales mais que peu d'entre eux avaient été mis en œuvre et commercialisés. Ils ont donc identifié un certain nombre de critères essentiels à l'adoption d'un système d'avertissement par les agriculteurs : (1) la maladie considérée doit être d'importance économique, c'est-à-dire constituer un facteur important limitant la production ; (2) la maladie doit disposer de moyens de détection et de contrôle connus ; (3) les prédicteurs, liés à l'environnement, à l'hôte ou à l'agent pathogène, doivent être facilement accessibles ; (4) le modèle doit être fiable donc testé et approuvé ; (5) la simplicité du modèle augmente ses chances d'acceptation par les agriculteurs ; (6) le coût d'utilisation du système d'avertissement doit être compatible avec le bénéfice potentiel pour l'agriculteur. La première étape d'incorporation d'un modèle de prédiction dans un système d'avertissement consiste en la programmation d'un simulateur. L'un des premiers programmes à être largement distribué s'appelait EPIDEM et était conçu pour simuler la maladie de l'alternariose sur la pomme de terre et la tomate (Waggoner et Horsfall 1969). Cet outil a provoqué les années suivantes un véritable engouement pour la création de simulateurs de maladies des plantes tels que EPIMAY pour simuler le développement du champignon *Helminthosporium maydis* sur maïs (Waggoner et al. 1972), EPIVEN pour simuler le développement de la tavelure du pommier provoquée par *Venturia inaequalis* (Kranz et al. 1973), BLITECAST pour simuler le développement du mildiou de la pomme de terre (Krause et al. 1975), MYCOS pour simuler le développement de *Mycosphaerella ligulicola* sur Chrysanthème (McCoy 1976) ou des

simulateurs plus généralistes tels que EPIDEMIC (Shrum 1975) et EPIMUL pour simuler le développement depuis un foyer dans des parcelles mixtes de plantes sensibles et résistantes (Kampmeijer et Zadoks 1977). A l'heure actuelle, des programmes de simulation existent pour de nombreuses pathologies végétales (Agrios 2005). Cependant, beaucoup ne dépassent pas la seconde étape d'incorporation dans un système d'avertissement, à savoir l'étape de validation du modèle (de Wolf et Isard 2007). Pour décrire les composantes d'un système d'avertissement, nous nous appuierons sur un simulateur ayant été incorporé avec succès pour prédire des préconisations de traitements liées à un cortège de maladies et ravageurs du blé d'hiver. Il s'agit du système d'avertissement nommé EIPRE (EPIde miology, PREdiction and PREvention), développé de 1977 à 1981 aux Pays-Bas (Zadoks 1981) et évalué en 1989 (Drenth et al. 1989). L'incorporation de modèles épidémiologiques dans un système d'avertissement nécessite la considération d'un nouvel élément : le producteur (McRoberts et al. 2003). La prise en compte du rôle des agents dans la prise de décision est d'ailleurs la base de la modélisation en systèmes multi-agents (Crooks et Heppenstall 2012). Le système EIPRE étant un système agrémenté par et pour les agriculteurs, il a d'abord été nécessaire d'étudier leur profil et les canaux de communications disponibles. C'est l'observation des tendances des agriculteurs au « sur-contrôle » des maladies et ravageurs par des produits phytopharmaceutiques et leur intérêt pour le niveau de rendement plutôt que les coûts et bénéfices qui ont déterminé l'objectif principal du système EIPRE comme étant la réorientation des agriculteurs vers la confiance en leur propre expertise. Dans la pratique, les agriculteurs adhérents au programme suivaient tout d'abord une formation à la reconnaissance des maladies puis recevaient la visite d'un technicien une fois par an. Chaque année, les participants devaient fournir au système un certain nombre d'informations concernant leurs parcelles, leur suivi régulier des maladies et ravageurs et leur pronostic de rendement. Tous les échanges étaient réalisés par voie postale. Ces données, additionnées aux données fournies par l'institut royal météorologique des Pays-Bas, étaient stockées dans une base de données et analysées par des modèles épidémiologiques pour produire trois types de recommandations : « traiter », « ne pas traiter » ou « besoin de nouvelles observations » (Figure 9). Les agriculteurs étaient libres de suivre ou non les préconisations mais devaient indiquer leurs décisions pour que le système puisse prendre en compte cette information. En fin de saison, chaque agriculteur recevait la synthèse des recommandations fournies, des activités réalisées et du coût des traitements pour chacune de leurs parcelles. Les agriculteurs avaient aussi l'occasion de faire un retour de leurs critiques au cours de réunions régionales annuelles.

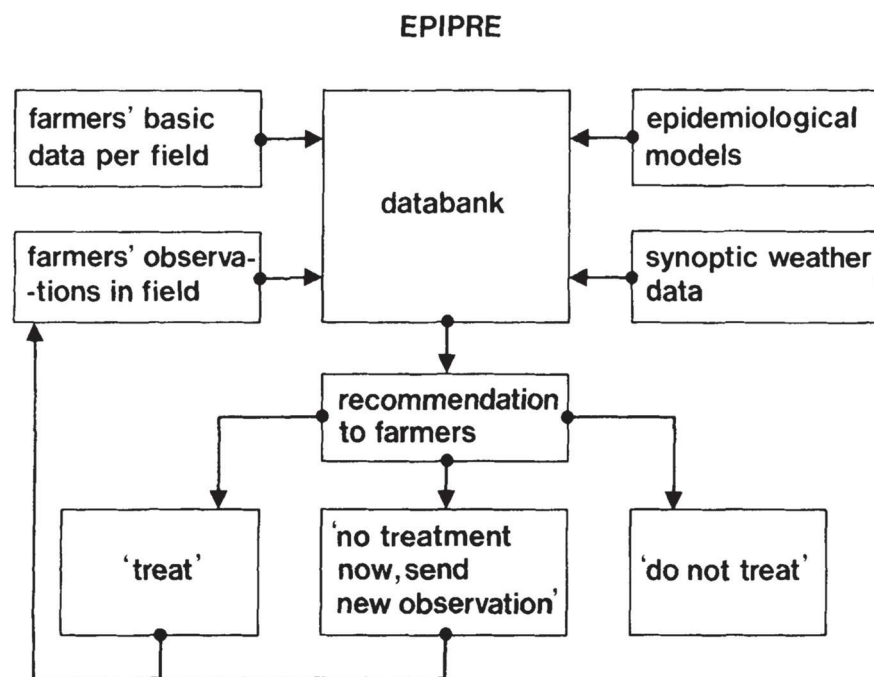


Figure 9. Diagramme des composantes du système d'avertissement EPIPARE (Zadoks 1981)

Le succès du système EPIPARE s'est noté dans un premier temps par le taux de participation des agriculteurs passant de 300 en 1978 à 840 en 1980, soit 4% de l'aire totale de blé d'hiver aux Pays-Bas. Puis les évaluations financière et environnementale ont permis d'estimer l'économie réalisée par hectare pour une moyenne de 0,8 traitements réalisés par an contre une moyenne nationale de 1,8.

La trame d'un tel système est simple donc adaptable à d'autres systèmes de culture. De plus, les moyens de communications actuels permettent d'optimiser les échanges entre le système et les agriculteurs. Ainsi, ces outils d'aide à la décision ont un rôle de plus en plus important à jouer dans la prévention des épidémies (Magarey et al. 2002).

1.4.3. De la compréhension à la prédiction du développement de la rouille orangée du caféier

L'évolution des variables et des méthodes de modélisations descriptive et prédictive de la rouille orangée du caféier a suivi les mêmes tendances que celle des pathologies végétales en général. En effet, que ce soit pour décrire ou prédire, les études épidémiologiques réalisées sur cette maladie sont passées d'une vision centrée sur l'agent pathogène à une vision plus

holistique, en prenant en compte l'influence de la croissance de la plante. Les méthodes de modélisation descriptive principalement basées sur des analyses de variance et régressions simples ont évolué vers des méthodes de visualisation ou d'analyse plus systémiques. La modélisation prédictive a quant à elle principalement évolué vers la prise en compte de davantage de prédicteurs par les méthodes d'apprentissage automatique.

Comment caractériser le développement de la rouille orangée du caféier ?

Les variables telles que les périodes d'incubation et de latence du champignon ont été utilisées initialement comme variables pour décrire l'effet de la température sur le cycle biologique du champignon (Ribeiro 1978 ; Leguizamón-Caycedo et al. 1998) et par conséquent incorporées à des modèles de prédictions basés sur la température (Rayner 1962 ; de Moraes et al. 1976 ; Kushalappa et Martins 1980 ; Santacreo et al. 1983 ; Tronconi et al. 1995) (Figure 10). Certaines études ont aussi eu recours à ces deux variables pour caractériser le niveau de résistance d'une variété de caféiers ou l'agressivité d'une race de rouille (Eskes 1982b ; Silva et al. 1985 ; Rozo et al. 2012). Parmi les rares articles ayant utilisé ces variables depuis les années 2000, leurs objectifs étaient d'étudier l'effet d'un nouveau paramètre sur la rouille tel que la concentration en CO₂ (Tozzi et Ghini 2016) ou de créer des cartes de risques de répartition future de la rouille (Ghini et al. 2011).

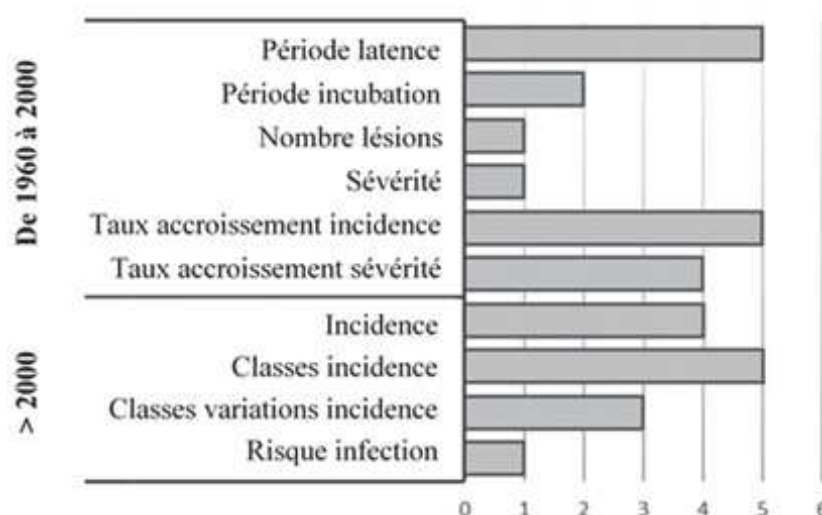


Figure 10. Histogramme présentant la nature des variables pronostiquées par les modèles prédictifs du développement de la rouille orangée du caféier, avant 2000 et de 2000 à 2019

En dehors des articles décrivant l'histologie de la rouille, sur plus d'une centaine d'articles sur cette maladie, l'indicateur d'incidence a été utilisé pour caractériser la maladie dans environ 50% des cas, incluant les modèles prédictifs (Figure 10) et descriptifs. L'indicateur de sévérité a quant à lui été utilisé dans moins de 20% des articles, certainement en raison de la plus grande praticité à mesurer l'incidence. Cependant, la rouille est une maladie pouvant provoquer l'apparition d'une multitude de lésions sur une même feuille, surtout à partir du moment où une première lésion a sporulé (Bock 1962a). Au cours d'une épidémie, le nombre total de lésions par feuille augmentera donc de manière beaucoup plus importante que l'incidence (Mayne 1930 ; Bock 1962b), c'est pourquoi la sévérité apparaît comme un meilleur indicateur de gravité de la maladie surtout pour la préconisation de traitements (Silva-Acuña et al. 1999). Pour estimer plus simplement la sévérité, certaines études ont proposé et validé des patrons foliaires de sévérité (Kushalappa et Chaves 1978 ; Capucho et al. 2011) (Figure 11) et d'autres ont cherché à estimer la sévérité ou le nombre de lésions par feuille à partir de l'incidence (Silva-Acuña et al. 1999 ; de Carvalho Alves et al. 2009).

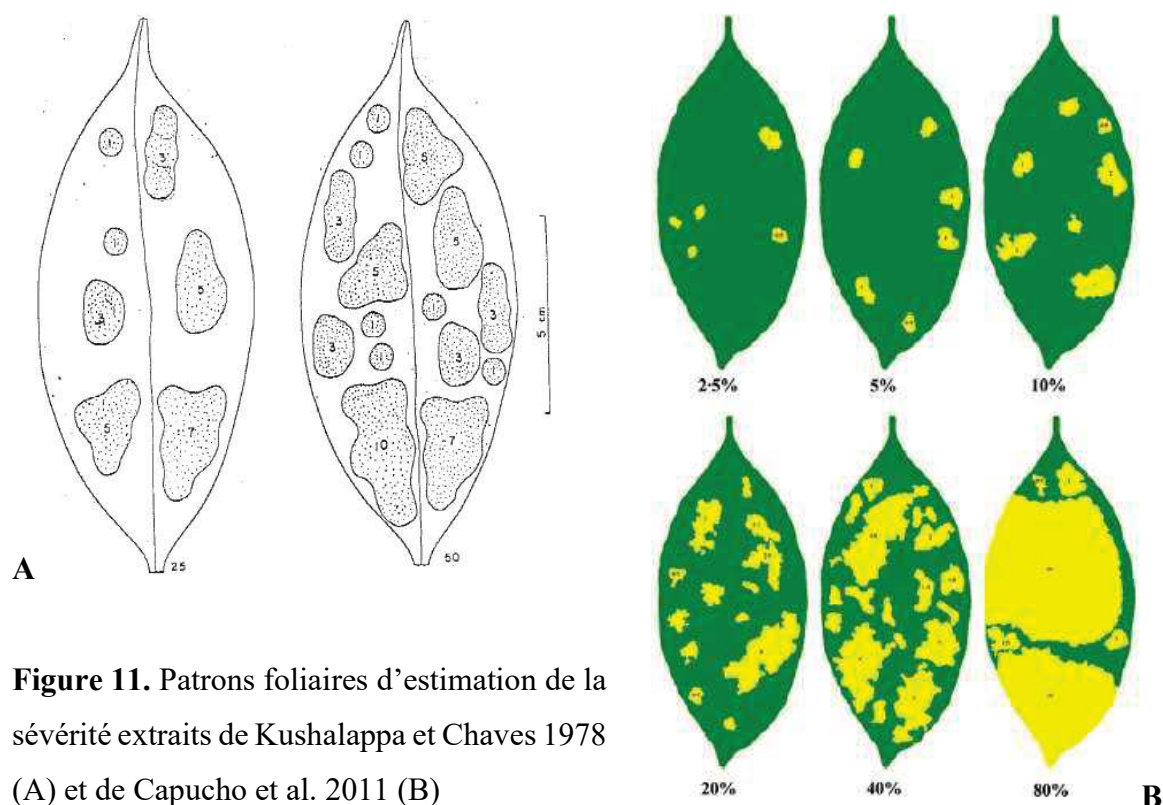


Figure 11. Patrons foliaires d'estimation de la sévérité extraits de Kushalappa et Chaves 1978 (A) et de Capucho et al. 2011 (B)

Pour étudier la progression des épidémies de rouille orangée du caféier plutôt qu'un indicateur à un moment donné, les modèles descriptifs se sont servis de l'aire sous la courbe d'incidence ou de sévérité pour étudier les effets sur la rouille :

- de traitements fongicides (da Cunha et al. 2004 ; Garçon et al. 2004 ; Capucho et al. 2013 ; Brinate et al. 2015),
- de régimes de nutrition (da Silva Santos et al. 2008 ; Pérez et al. 2019),
- de l'agroforesterie (Cerdeira, Allinette, et al. 2017 ; Chalfoun et al. 2018),
- de l'irrigation (Miranda et al. 2005 ; Paiva et al. 2011),
- de produits de biocontrôle (de Carvalho et al. 2012)
- de la charge fructifère du caféier (Costa et al. 2006).

Les modèles prédictifs ont plutôt linéarisé les courbes d'incidence et de sévérité à l'aide des courbes logistique et de Gompertz pour prédire des taux d'accroissement (Kushalappa 1981 ; Kushalappa et al. 1983 ; Pedro 1983 ; Kushalappa et al. 1984 ; Holguín 1987). Dans ces études déjà, les auteurs commençaient à aborder un point de vue holistique en considérant l'effet de la croissance du caféier dans la dynamique de développement de la rouille. Pour prendre en compte cet effet, Kushalappa (1981) a proposé une nouvelle méthode de suivi, par branche, de la sévérité de rouille, et de la croissance et défoliation du caféier (Figure 12). Il s'est ensuite servi de cette méthode dans ses études suivantes pour considérer la densité foliaire de l'hôte, l'aire sous la courbe de défoliation ou l'aire sous la courbe de croissance (Kushalappa 1984).

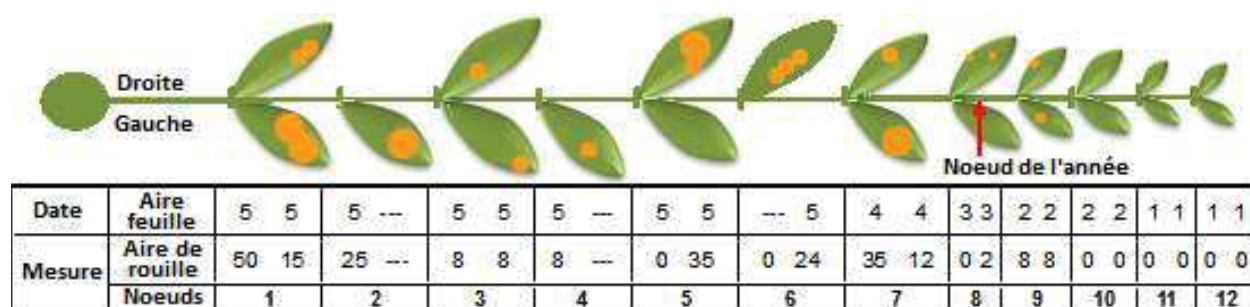


Figure 12. Schéma descriptif de la méthode de suivi par branche de la rouille et de la croissance et la défoliation du caféier proposée par Kushalappa (1981). L'aire de la feuille est mesurée par un patron foliaire à la précision du dm^2 et l'aire de rouille est estimée à l'aide de patrons de tailles des lésions pour estimer la sévérité.

Kushalappa et Lagesse (1981) ont aussi proposé de prédire la défoliation du caféier dans leur modèle « LEAFAL » plutôt que le développement de la rouille. Cependant, la rétention des feuilles est une variable délicate à prédire en raison de l'effet encore non quantifié des fongicides cupriques sur la diminution de la défoliation des feuilles du caféier (Mulinge et Griffiths 1974 ; Waller 1982 ; Brinate et al. 2015). Dans certains domaines tels que la résistance génétique de la rouille orangée du caféier, les méthodes de mesures proposées par deux études (Eskes et Toma-Braghini 1981 ; Eskes 1982b) ont servi d'exemple à de nombreuses autres études (Alvarado 2004 ; Alvarado-Alvarado et Moreno-Ruiz 2005 ; Cristancho-Ardila et al. 2007 ; Cabral et al. 2009 ; Ramiro et al. 2009 ; Rozo-Peña et Cristancho-Ardila 2010 ; Capucho et al. 2012). Cependant, dans ce domaine, les outils moléculaires offrent déjà de nouvelles perspectives pour décrire la biologie du champignon (Gouveia et al. 2005 ; Ganesh et al. 2006 ; Mahé et al. 2007 ; Guerra-Guimarães et al. 2009 ; Guzzo et al. 2009 ; Herrera P. et al. 2009 ; Nunes et al. 2009 ; Ramiro et al. 2009 ; Romero G. et al. 2010 ; Diniz et al. 2012 ; Rozo et al. 2012 ; Diola et al. 2013). Par ailleurs, de nouvelles méthodes de mesure pour caractériser plus rapidement ou à plus grande échelle les niveaux d'attaque de la rouille ont déjà commencé à apparaître grâce aux nouvelles technologies telles que la télédétection (Chemura et al. 2017a ; Chemura et al. 2017b ; Katsuhama et al. 2018).

Décrire et prédire le comportement de la rouille orangée du caféier par la modélisation

A l'image des orientations prises par les modèles descriptifs des pathologies végétales, les modèles décrivant le comportement de la rouille ont longtemps utilisé les méthodes statistiques d'analyse de la variance et de régression pour conclure sur l'effet d'un ou plusieurs traitements. Mais plusieurs études récentes ont commencé à adopter un point de vue systémique en proposant des schémas conceptuels pour visualiser les interactions entre le caféier, son cortège de maladies et ravageurs, leur environnement et les certaines pratiques culturales (Allinne et al. 2016 ; Avelino et al. 2018). A l'aide de l'analyse en modèles d'équations structurelles, une étude récente a même quantifié et confirmé l'hypothèse de l'effet indirect de la rouille sur le rendement via la défoliation et la mort des rameaux (Cerdeira, Avelino, et al. 2017). Une autre étude utilisant la même méthode d'analyse a montré l'effet direct de l'ombrage sur la rouille et indirect via certaines variables microclimatiques (Liebig et al. 2019).

En modélisation prédictive, une vingtaine de modèles ont déjà été développés pour pronostiquer le développement de la rouille du caféier. Avant les années 2000, la plupart des modèles utilisaient des approches statistiques de régression et linéarisation (Rayner 1962 ; de Moraes et al. 1976 ; Kushalappa et Chaves 1980 ; Kushalappa et Martins 1980 ; Kushalappa 1981 ; Kushalappa et al. 1983 ; Tronconi et al. 1995 ; Alfonsi et al. 2019) ou semi-mécaniste (Kushalappa et al. 1983, 1984 ; Pedro 1983 ; Holguín 1987). Depuis, la majorité des modèles développées s'appuient sur des approches d'apprentissage automatique (Pinto et al. 2002 ; Meira et al. 2008, 2009 ; Luaces et al. 2010, 2011 ; Cintra et al. 2011 ; Perez-Ariza et al. 2012 ; Corrales et al. 2015, 2016) (Figure 13). Les modèles d'apprentissage automatique permettant de prendre en compte davantage de variables, depuis leur utilisation le nombre moyen de prédicteurs testés dans les modèles prédictifs de la rouille du caféier a plus que triplé (Figure 14).

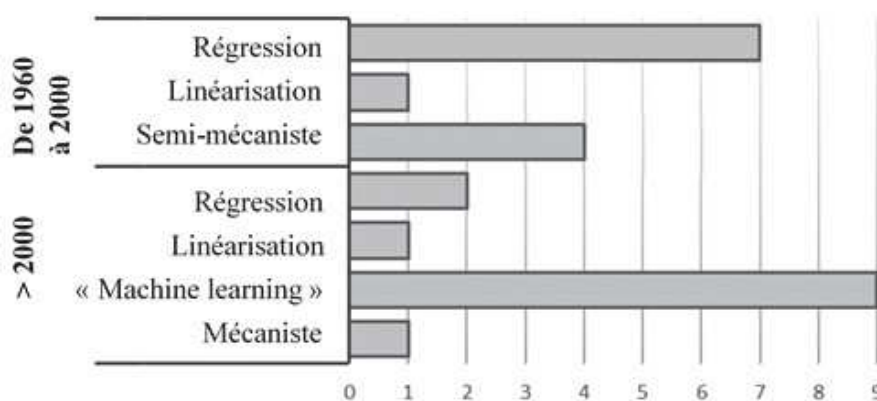


Figure 13. Histogramme présentant les méthodes de modélisation utilisées par les études ayant développé des modèles prédictifs du développement de la rouille orangée du caféier, avant les années 2000 et de 2000 à 2019

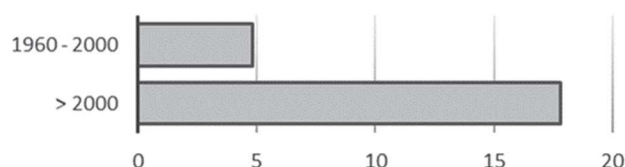


Figure 14. Nombre moyen de prédicteurs testés dans les modèles prédictifs du développement de la rouille orangée du caféier, avant les années 2000 et de 2000 à 2019

La diversité des prédicteurs a aussi augmenté et davantage de modèles intègrent notamment l'effet des pratiques agronomiques telles que la densité de plantation (Avelino et al. 2006 ; Meira et al. 2008, 2009 ; Luaces et al. 2010 ; Cintra et al. 2011 ; Perez-Ariza et al. 2012 ; Hinnah 2018), l'usage des fongicides, la nutrition des caféiers et l'agroforesterie (Avelino et al. 2006 ; Corrales et al. 2015, 2016) (Figure 15). Avant les années 2000, la plupart des modèles n'étaient basés que sur des prédicteurs climatiques calculés sur les valeurs moyennes sur des périodes de 15 à 40 jours avant la date de prédiction. Le choix des variables climatiques à tester laisse encore des pistes d'amélioration des modèles par la considération de la nature linéaire ou quadratique des effets, la recherche de périodes d'influence du climat ou encore l'utilisation du climat à l'échelle locale. Très rapidement certaines études ont constaté l'instabilité des équations qui ne s'adaptaient pas à d'autres régions, d'autres conditions de production ou d'autres années (de Moraes et al. 1976 ; Pedro 1983 ; Leguizamón-Caycedo et al. 1998). Les approches statistiques présentent effectivement l'inconvénient d'utiliser des bases de données pour construire les modèles et permettent d'obtenir modèles qui sont moins facilement généralisables que ceux obtenus par les approches mécanistes.

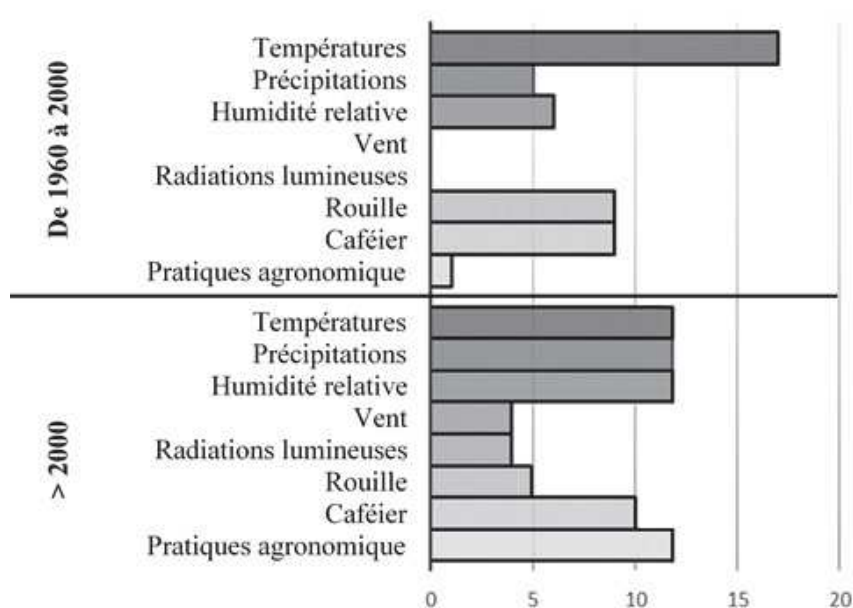


Figure 65. Histogramme présentant la diversité des prédicteurs testés dans les modèles prédictifs du développement de la rouille orangée du caféier, avant les années 2000 et de 2000 à 2019.

Le seul modèle mécaniste proposé est celui de Bebbber et al. (2016) qui utilise le principe d'une équation générique proposée par Magarey et al. (2005) pour prédire le risque d'infection d'une maladie fongique foliaire à l'aide de l'humectation des feuilles et la température de l'air. Les modèles mécanistes sont plus facilement généralisables mais leur paramétrage demande un long travail. C'est d'ailleurs la critique que Bebbber et al. font de leur modèle, il ne permet de prédire que le risque d'infection mais pour le moment le manque de données empiriques sur les phases de sporulation et dissémination ne permettrait pas un paramétrage fiable de ces processus.

Comme nous l'avons déjà fait remarquer sur les pathologies végétales en général, le choix des prédicteurs est souvent lié à des travaux influents comme celui de Sentelhas et al. (2008) qui a permis d'estimer la durée d'humectation des feuilles, une variable difficile à mesurer, par le nombre d'heures où l'humidité relative est supérieure à 90%. Suite à cette découverte la plupart des modèles de prédiction de la rouille du caféier ont considéré cette variable (Meira et al. 2008, 2009 ; Cintra et al. 2011 ; Perez-Ariza et al. 2012 ; Corrales et al. 2015, 2016 ; Hinnah 2018). Le choix d'une méthode par un modélisateur est souvent lié aux domaines d'expertises développés par l'organisme de recherche auquel il appartient. C'est le cas de Embrapa au Brésil, du laboratoire de télématic de l'université de Cauca en Colombie et du centre d'intelligence artificielle de l'université d'Oviedo en Espagne, où ont été développés la plupart des modèles d'apprentissage automatique sur la rouille orangée du caféier.

Les systèmes d'avertissement de la rouille orangée du caféier

A l'heure actuelle, plusieurs études ont souligné la nécessité de comparer, valider ou simplifier les modèles existants pour pouvoir les incorporer dans un système d'avertissement (Neto et al. 2014 ; Alfonsi et al. 2019). La maladie de la rouille orangée du caféier réunit des conditions préalables importantes pour le développement d'un système d'avertissement : elle est économiquement importante (Avelino et al. 2015), la principale méthode de lutte est coûteuse pour les producteurs de café (Perfecto et al. 1996) et la disponibilité en variétés résistances n'est pas assez développée (Zambolim 2016). Actuellement, deux systèmes d'avertissement sur la rouille orangée du caféier existent. Le premier, SafCafe, a été développé par Embrapa en partenariat avec la fondation Procafé au Brésil (Thamada et al. 2013 ; Barbedo et Meira 2014) et le second, AgroCloud, a été développé par le pôle en télématic de l'université de Cauca en Colombie (Lasso et al. 2017). Pour le moment, ces deux systèmes ont

été améliorés en termes de précisions de la prédiction ou de la détection des anomalies liées à des défaillances dans la mesure ou la communication (Plazas et al. 2016). Cependant, l'adoption par les producteurs et l'impact économique de ces systèmes n'ont pas encore été évalués. En Amérique Centrale, un autre système d'avertissement est en cours de développement dans le cadre du projet PROCAGICA (Avelino et al. 2017).

1.4.4. Objectifs spécifiques de la thèse et démarche suivie

Afin de déterminer la démarche à suivre pour l'élaboration d'un modèle de prédiction de la rouille basé sur le climat, nous sommes partis du constat que l'adoption d'un modèle et son incorporation dans un système d'avertissement sont très fortement favorisées par la simplicité de celui-ci. C'est pourquoi nous avons choisi de ne pas suivre la tendance des modèles à incorporer de plus en plus de variables à l'aide des approches d'apprentissage automatique. Puis, c'est le manque de données concernant les effets du climat sur les phases de développement du champignon dans la feuille qui nous a orientés définitivement vers une approche plus empirique que mécaniste.

Le choix suivant concernait la variable que nous souhaitions prédire. Presque tous les modèles depuis les années 2000 ont cherché à prédire l'incidence, des classes d'incidence ou encore des classes de variations d'incidence. Cependant, l'effet évident de la croissance du caféier sur cet indicateur de développement de la maladie était problématique. Interpréter l'effet des prédicteurs testés dans le modèle devenait compliqué car il pouvait s'expliquer par leur influence sur la rouille, sur le caféier ou encore sur les deux entités. De plus, les cycles de développement de la rouille et celui du caféier se déroulant à des échelles de temps différentes, il nous apparaissait difficile de choisir des prédicteurs microclimatiques adaptés aux deux entités. Enfin, pour envisager l'utilisation du modèle en Amérique Centrale, il était nécessaire de l'adapter au contexte agroforestier commun dans la région.

La démarche suivie s'est donc déroulée en quatre étapes :

- 1- Exploration des interactions entre des variables caractérisant la phénologie du caféier, les différents symptômes du développement de la rouille et les pratiques culturales majeures influençant la progression de la maladie dans le but de déterminer la ou les variables appropriées pour décrire la croissance de la rouille (Chapitre 2)
- 2- Recherche de précision dans le choix des prédicteurs microclimatiques à considérer dans le ou les modèles de développement de la rouille (Chapitre 3)
- 3- Elaboration du ou des modèles sous la forme d'équations simples incluant les prédicteurs microclimatiques et des prédicteurs décrivant l'hôte et l'agent pathogène (Chapitre 3)
- 4- Développement de modèles pour estimer le microclimat en systèmes agroforestiers communs en Amérique Centrale à partir de données de stations météorologiques placées en plein soleil (Chapitre 4)

Chacun des trois chapitres correspond à un article scientifique. Le premier a été accepté en septembre 2019 dans la revue *Phytopathologie*, le second a été accepté en décembre 2019 pour une publication en 2020 dans le numéro spécial « Agroforesterie » de la revue *Crop Protection* et le troisième n'est pas encore soumis dans une revue.

Chapitre 2 : Décrypter le comportement de la rouille orangée du caféier en systèmes agroforestiers à base de caféiers arabica

Dans ce chapitre, nous avons cherché à mieux comprendre le comportement du pathosystème *Coffea arabica* – *Hemileia vastatrix* dans un contexte agroforestier, en explorant les interactions qui existent entre des variables caractéristiques, de la phénologie du caféier, du développement de la maladie de la rouille orangée et de leur environnement. En effet, nous avons observé que de nombreuses connaissances existent sur les effets globaux des situations de production sur le pathosystème. Cependant, les effets controversés, de l'ombrage par exemple, nous amènent à penser que bon nombre de ces effets sont en réalité des effets indirects, spatialement ou temporellement, ou encore la résultante d'effets qui s'additionnent ou se compensent. Pour tester cette hypothèse, une expérimentation a été réalisée au sein d'un essai de systèmes agroforestiers à base de café au Costa Rica pour suivre conjointement les changements phénologiques des caféiers et l'évolution de la maladie dans différentes conditions d'ombrage et de contrôle chimique. Nous avons ensuite adopté l'approche systémique des modèles d'équations structurelles pour mettre en évidence les liens de cause à effet entre les variables, par l'utilisation de sous-modèles où la variable expliquée d'un sous-modèle peut devenir une variable explicative dans un autre sous-modèle.

Ce chapitre correspond à l'article :

Merle, I., Pico, J., Granados, E., Boudrot, A., Tixier, P., Virginio Filho, E.M., Cilas, C., Avelino, J., 2019. Unraveling the complexity of coffee leaf rust behavior and development in different *Coffea arabica* agro-ecosystems. *Phytopathology*. 110, 418-427.

Unraveling the complexity of coffee leaf rust behavior and development in different *Coffea arabica* agro-ecosystems

Isabelle Merle, Jimmy Pico, Eduardo Granados, Audrey Boudrot, Philippe Tixier, Elías de Melo Virginio Filho, Christian Cilas, and Jacques Avelino

First, seventh and eighth authors: Bioagresseurs, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France; first and eighth authors: CIRAD, UPR Bioagresseurs, 30501 Turrialba, Costa Rica; second author: INIAP, Estación experimental Joya de los Sachas 220350, Orellana, Ecuador; second, sixth and eighth authors: CATIE, 7170, Cartago, Turrialba, 30501, Costa Rica; third author: Universidad de Costa Rica, sede del Atlántico, Turrialba, Costa Rica; fourth author: Agrocampus Ouest, 65, rue de Saint Brieuc 35000 Rennes, France; fifth author: CIRAD, UPR GECO, F-34398 Montpellier, France; fifth author: GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France; seventh author: CIRAD, UPR Bioagresseurs, F-34398 Montpellier, France; eighth author: IICA AP. 55, 2200 Coronado, San Jose, Costa Rica.

Corresponding author: E-mail: isabelle.merle@cirad.fr

2.1. Abstract

Crop health management systems can be designed according to practices that help to reduce crop losses by restricting pathogen development and promoting host plant growth. A good understanding of pathogen and host dynamics, which are interdependent, is therefore needed. In this article, we used a holistic approach to explain the behavior of coffee leaf rust (CLR), a major coffee disease. We monitored coffee plant and CLR dynamics simultaneously in plots under different disease management and agroforestry systems. Diseased leaves were also collected to characterize inoculum stock and rust life stages (latent rust area, area with uredospores, necrosis due to rust) through picture analysis. We used structural equation modeling to obtain an overview of CLR pathosystem functioning on a plant scale. This overview integrates processes such as disease dilution by host leaf renewal, direct and indirect effects of fruit load on CLR development, antagonistic effects of shading depending on rust life stages, the tonic effect of copper-based fungicides on leaf retention, and effects on rust life stages depending on fungicide types. From our results, we also deduced that the inoculum stock

could be calculated in unsprayed plots from the rust area with uredospores, with uredospores at 58×10^3 uredospores cm^{-2} , on average.

Keywords: agroforestry, coffee phenology, ecology and epidemiology, *Hemileia vastatrix*, rust life stages, structural equation modeling.

2.2. Introduction

Plant epidemics are driven by plant growth and pathogen development in interaction with their environment and cropping practices, as illustrated in the disease tetrahedron (Zadoks and Schein 1979). Optimizing disease control in crops requires a good understanding of interactions and their temporal dynamics. Overall balances may indicate no general effect of a specific factor because of antagonistic effects via different pathways, whose identification could nevertheless help to improve disease control (Calonnec et al. 2013). The way a disease is measured can also lead to similar issues. In epidemiological studies of leaf diseases, researchers often use incidence or severity (i.e., relative number of leaves or leaf area affected by disease). However, these indicators can be difficult to interpret, since they can differ due to variations of plant foliage density or pathogen growth (Ferrandino 2008; Waller 1982). Disease development can be described more precisely by characterizing the evolution of symptoms and signs, independently of variations in host foliage density. This approach is also useful for identifying disease drivers depending on pathogen development stages.

Understanding the relationships between the host plant, the pathogen and management practices is even more important for tropical and perennial crops because, unlike temperate climates, tropical climates do not benefit from strong weather variations that contribute to natural disease regulation. In the case of perennial crops, certain effective practices such as crop rotations used with annual crops to control diseases cannot be implemented. However, other practices such as pruning can be applied as part of a control strategy. Agroforestry, which is common in perennial tropical crops such as coffee, is an additional option for influencing pathways that can help to regulate pests and diseases (Avelino et al. 2011; Poeydebat et al. 2018).

In Central America, despite the reduction in shade-grown coffee areas observed over the last two decades (Jha et al. 2014; Perfecto et al. 1996), coffee growing in agroforestry systems is still common. Shade trees are also often recommended for coping with the expected

temperature increases in the near future (Lasco et al. 2014). However, the effects of shade trees on the development of coffee diseases are not yet fully understood. In particular, contradictory results have been obtained about how shade influences coffee leaf rust (CLR), a polycyclic disease caused by the fungus *Hemileia vastatrix* (Berk. & Broome) (Avelino et al. 2006; Roberts and Paul 2006; Salgado et al. 2007; Soto-Pinto et al. 2002; Staver et al. 2001). Shade effects on CLR result from direct effects on the pathogen, indirect effects via coffee phenology and natural enemies, along with delayed effects via disease impacts on coffee phenology. For instance, shade trees indirectly influence CLR incidence via coffee leaf growth, leaf lifespan, and fruit load, and by increasing the abundance of the mycoparasite fungus *Lecanicillium lecanii* (Zimm.) Zare & W. Gams (Avelino et al. 2006; Bock 1962; Campanha et al. 2004; Charbonnier et al. 2013; Costa et al. 2006; Cournede et al. 2007; De Carvalho et al. 2001; Kushalappa 1981; Kushalappa and Ludwig 1982; Kushalappa et al. 1983; López-Bravo et al. 2012; Vandermeer et al. 2009).

Similarly, fungicides can affect diseases through direct effects on the pathogen and indirect effects via natural enemies and the host plant. Fungicide direct effects on CLR depend on the properties of the molecules, which can be protectant, curative or eradicant. Fungicides also influence CLR by reducing the abundance of its mycoparasite, the fungus, *L. lecanii* (Castellanos et al. 2012; Jackson et al. 2012; Vandermeer et al. 2009). Moreover, fungicides can affect coffee phenology, and therefore CLR, through a “tonic” effect on leaf retention (Bock 1962; Brinate et al. 2015; Cannell 1985; da Cunha et al. 2004; Mulinge and Griffiths 1974; Van der Vossen and Browning 1978).

Several reviews have reported many relationships existing between the coffee plant and *H. vastatrix*, or the environment and this pathogen, with some including management practices to control the disease (Avelino et al. 2004, 2018; Hindorf and Omondi 2011; McCook and Vandermeer 2015; Talhinas et al. 2017; Zambolim 2016). However, these relationships are often balances of effects and do not provide a fine understanding of the functioning of the pathosystem. In our study, we set out to integrate in a holistic analysis the relationships that exist between cropping practices, coffee phenology and the different CLR development stages, highlighting pathways and dynamics within that system. To that end, we used a structural equation modeling (SEM) approach, which had proved to be useful in a previous study to identify the main factors explaining coffee production losses caused by pests and diseases (Cerdeira et al. 2017).

2.3. Material and methods

Study site. The experiment was carried out from August 2013 to December 2014 in the long-term coffee-based agroforestry systems trial, covering an area of 9.2 ha, located at Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) in Turrialba, Costa Rica (9°53'44'' latitude north, 83°40'7'' longitude west). This trial was set up at an altitude of 600 m above sea level, under a Caribbean influence (i.e., with no well-marked dry season). The 2004 to 2014 annual average rainfall, relative humidity, and temperature were 2,779 mm, 90.8%, and 22.2°C, respectively (CATIE campus weather station). In 2013, rainfall only reached 1,945 mm. One dry season was identified, with daily rainfall below 10 mm, between 21 January 2014 and 8 April 2014 (Boudrot et al. 2016). The small trial area prevented macroclimate differences between plots.

Experimental design. The CATIE agroforestry systems trial located in Turrialba was set up in 2000. Arabica coffee plants of the Caturra dwarf variety, susceptible to most rust races, were planted at a 2-by-1-m planting density (5,000 coffee plants ha⁻¹). Among the 20 treatments replicated randomly over three blocks available in this trial (Haggar et al. 2011), 4 of them, where organic and moderate chemical controls were applied, were selected for our study. Two additional treatments that were conventionally managed but with no chemical or organic control throughout the year were established using available coffee areas. From these 6 initial treatments, we built and studied 12 (Table 1), resulting from the combination of shade (three levels, see following section) and fungicide nature applied in the last 40 days (four levels, see following section and section on description of variables).

The 18 study plots (six treatments from the agroforestry system trial × three replicates) measured from 300 to 450 m² and differed in terms of shade cover and management strategy (Table 1). Three shade cover levels were studied, including full sun; *Erythrina poeppigiana*, the Poró tree, alone (278 trees ha⁻¹); and *E. poeppigiana* (164 trees ha⁻¹) combined with *Chloroleucon eurycyclum*, the Cashá tree (78 trees ha⁻¹). *E. poeppigiana* is a legume tree pruned twice a year: drastic pruning to a height of 2 m in January and regulation pruning to a height of 4.5 m in June. *C. eurycyclum* is a free-growth legume tree, reaching 22 to 24 m high in the trial. In the *E. poeppigiana* plots, shade cover ranged from 15 to 36%, depending on the period and pruning activities. In the *E. poeppigiana* + *C. eurycyclum* plots, shade cover ranged from 30 to 60%. In plots under conventional management, chemical fertilizer applications were carried out

using 18:5:15 N-P-K at 500 kg ha⁻¹ and 33.5:0:0 N-P-K (urea) at 180 kg ha⁻¹. Disease control over the study period was achieved with three applications of a commercial copper-based fungicide (50% Cu) at 1 kg ha⁻¹ in March and April 2013 and March 2014, combined with three applications of a systemic fungicide (cyproconazole 10% WG) at 0.4 liter ha⁻¹ in June 2013 and January and June 2014. In organically managed plots, nutrition was based on applying chicken manure (10 t ha⁻¹) and K-MAG, a potassium, magnesium, and sulfur fertilizer (100 kg ha⁻¹). In these plots, disease control was achieved by applying Bordeaux mixture (20% copper, 10% calcium) at 1.5 kg ha⁻¹ on seven dates in February, April, and June 2013 and in January, April, March, and June 2014.

Table 1. Studied combinations of three shade levels and four levels of fungicide applied during the last 40 days and their associated fertilization management

Shade cover level (trees ha ⁻¹)	Application during the last 40 days (dose)	Fertilization (dose)
Full sun exposure	No fungicide	18:5:15 N-P-K (500 kg ha ⁻¹) 33.5:0:0 N-P-K (180 kg ha ⁻¹)
	Copper-based fungicide (1 kg ha ⁻¹)	
	Cyproconazole (0.4 liter ha ⁻¹)	
Full sun exposure	No fungicide	18:5:15 N-P-K (500 kg ha ⁻¹) 33.5:0:0 N-P-K (180 kg ha ⁻¹)
<i>Erythrina poeppigiana</i> (278)	No fungicide	chicken manure (10 t ha ⁻¹) K-MAG (100 kg ha ⁻¹)
	Bordeaux mixture (1.5 kg ha ⁻¹)	
<i>E. poeppigiana</i> (278)	No fungicide	18:5:15 N-P-K (500 kg ha ⁻¹) 33.5:0:0 N-P-K (180 kg ha ⁻¹)
<i>E. poeppigiana</i> (164) and <i>Chloroleucon</i> <i>eurycyclum</i> (78)	No fungicide	18:5:15 N-P-K (500 kg ha ⁻¹) 33.5:0:0 N-P-K (180 kg ha ⁻¹)
	Copper-based fungicide (1 kg ha ⁻¹)	
	Cyproconazole (0.4 liter ha ⁻¹)	
<i>E. poeppigiana</i> (164) and <i>C. eurycyclum</i> (78)	No fungicide	chicken manure (10 t ha ⁻¹) K-MAG (100 kg ha ⁻¹)
	Bordeaux mixture (1.5 kg ha ⁻¹)	

Field monitoring of coffee phenology and rust development. Six coffee plants were selected in each plot in August 2013 and monitored every 21 days until December 2013. Due to severe damage caused by the 2013 epidemic, particularly in untreated plots, all the plants were discarded and six new plants were selected in January 2014 for the 2014 measurements. On each coffee plant, three branches in the upper, middle, and lower strata of the plant were labeled (one per coffee plant stratum). Leaf growth and defoliation (leaf area), and rust

development on those branches, were assessed using the methodology established by Kushalappa (1981). That method enabled nondestructive and leaf-by-leaf monitoring. In each node of the labeled branches, the presence or absence of leaves was registered. Their area was assessed with an accuracy of 10 cm², using patterns of different sizes. The total rust lesion area was assessed with a diagrammatical scale representing eight damaged areas ranging from 0.1 to 10 cm². The annual mean coffee plant fruit load was estimated per plot by counting and averaging the number of fruiting nodes on the six selected coffee plants. Because this was a nondestructive method, field monitoring made it possible to observe the temporal dynamics of coffee phenology and rust area; however, it was not possible to characterize in detail different rust development stages such as latency and sporulation.

Laboratory measurements of rust areas, presence of rust area parasitized with *L. lecanii*, presence of necrosis due to rust, and rust inoculum stock. Field monitoring was combined with laboratory measurements to assess the area with uredospores, recognizable by their intense orange color and powdery aspect; the rust latent area, exhibiting chlorosis with no uredospores; the area of necrosis due to rust, a brown surface generally located in the center of old rust lesions; and the area of rust lesions parasitized with the fungus *L. lecanii* (or similar fungi such as *Simplicillium* spp.), visually identifiable on some rust lesions by its white color and powdery aspect. In addition, the rust inoculum stock was assessed.

Every 3 weeks, all of the diseased leaves from six randomly chosen branches (two branches × three strata) and six coffee plants (one branch per coffee plant), different from those chosen for field monitoring, were collected in each plot. Photographs of leaves were taken and identified by the coffee plant and stratum from which they originated. A graduated ruler was included in the photograph to show its scale. The abovementioned areas were measured using Image Tool version 3.0 software, developed by Wilcox et al. (2002) and Texas University. The amount of rust inoculum on the collected leaves was quantified by harvesting the uredospores, rasping the areas showing signs, and placing them in Eppendorf tubes containing 1 ml of a 2.5% Tween aqueous solution to prevent uredospores aggregation. Each sample was homogenized for 5 min at 30°C in an ultrasonifier Steri-Cleaner (Strudi industrial Co). Rust uredospores were counted with a Neubauer counting chamber, containing 7 µL of the suspension, with the ×10 power objective lens. Because this was a destructive method, the leaf collection experiment did not allow us to appreciate temporal dynamics; however, we were able to describe several rust life cycle stages separately, along with one of its natural enemy, *L. lecanii*.

Description of variables and reference modalities in statistical analysis. In both experiments, based on nondestructive field monitoring and laboratory measurements, the two factors *Shade* and *Fungicides* were used to describe the agronomical management of both the coffee plant and CLR systems (Table 2). The *Shade* factor described the type of agroforestry system. Its effect was compared to the full sun exposure treatment, considered as the reference modality. Shade is responsible for microclimate variations between plots, which are all under the same macroclimate. Shade affects coffee phenology and rust development via this main pathway. The *Fungicides* factor described chemical rust control (i.e., the fungicide type [copper-based or triazole] combined with a dosage, applied in the last 40 days, to consider fungicide effective life) (Santos et al. 2002). For this factor, the reference modality was the absence of fungicide applied in the last 40 days.

In the nondestructive field monitoring experiment, all of the quantitative variables except the mean coffee plant fruit load were expressed per branch and averaged per coffee stratum. Seven variables were studied: five variables to characterize coffee plant phenology and two variables to characterize CLR development (Table 2). Coffee plant phenology was characterized by the coffee branch stratum (*Leaf Stratum: Top, Middle and Bottom* of the coffee tree), mean number of fruiting nodes per coffee plant (*Fruit Load*), total leaf area per branch at the previous evaluation (i.e., 21 days before) (*Leaf Area_{d-21}*), leaf growth (growth in area from existing leaves and new leaves) since the previous evaluation (*Leaf Growth*), and lost leaf area due to leaf fall since the previous evaluation (*Leaf Fall*). We chose the *Top* stratum as the reference modality for the *Leaf Stratum* variable because that stratum is the most exposed to sunlight like the reference modality of the *Shade* factor. CLR development was characterized by the rust area per branch at the previous evaluation (*Rust Area_{d-21}*), and current rust area per branch (*Current Rust Area*).

In the leaf collection experiment, all of the quantitative variables except the mean coffee plant fruit load were expressed per branch. Seven variables were studied: two variables to characterize coffee plant phenology, four variables to characterize CLR development, and one for the natural enemy *L. lecanii* (Table 2). The coffee branch stratum (*Leaf Stratum*) and the mean number of fruiting nodes per coffee plant (*Fruit Load*) characterized coffee plant phenology. CLR on the collected leaves was described by the latent rust area (*Latent Area*), the area with uredospores (*Sporul. Area*), inoculum stock (*Inoculum*), and presence of necrosis due to rust (*Necrosis*). The presence of rust area parasitized by *L. lecanii* (*Lecanii*) was also considered.

Table 2. Description of the coffee plant, the coffee leaf rust and the cropping practice variables used in the field monitoring and laboratory measurements

System, variable ^a	Description	Classes	Range	Accuracy
Factor				
Coffee plant				
Leaf Stratum (FL)	Coffee plant leaf stratum	Top, Middle, Bottom	...	...
Practices				
Shade (FL)	Shading level	Full sun, Poró, Poró + Cashá	...	...
Fungicides (FL)	Fungicide type applied in the last 40 days	Absence, Copper, Bordeaux mix, Cyproconazole	...	...
Quantitative variable				
Coffee plant				
Fruit load (FL)	Average number of fruiting nodes per coffee plant and plot	...	1-949	1
Leaf growth (F)	New leaf area in square centimeters (since the previous evaluation)	...	0-200	10
Leaf fall (F)	Fallen leaf area in square centimeters (since the previous evaluation)	...	0-300	10
Leaf area _{d-21} (F)	Past leaf area in square centimeters (at the previous field evaluation)	...	0-780	10
Coffee rust				
Current rust area (F)	Current rust area in square centimeters	...	0-74	0.1
Rust area _{d-21} (F)	Past rust area in square centimeters (at the previous evaluation)	...	0-74	0.1
Latent area (L)	Latent rust area in square centimeters (infected area without uredospores)	...	0-49	0.01
Sporulation area (L)	Rust area in square centimeters with uredospores	...	0-38	0.01
Inoculum (L)	Inoculum stock	...	0-2×10 ⁶	...
Necrosis (L)	Presence or absence of necrosis due to rust	...	0 or 1	0.01
Lecanii (L)	Presence or absence of rust area parasitized by <i>Lecanicillium lecanii</i> in square centimeters	...	0 or 1	0.01

^a F = variables from field experiment and L = variables from laboratory measurements.

All of the variables were rounded off considering measurement accuracy, and the *Leaf Area* _{d-21}, *Leaf Growth*, *Leaf Fall*, *Fruit Load* and *Inoculum* variables were rescaled by dividing by a constant in order to respond to rescaling needs for SEM analysis.

Statistical analysis. We formulated two global path models (Table 3), one for each experiment, which we tested using SEM. This method can be used to “examine simultaneous influences and responses”, stringing together a series of submodels “to model multivariate relationships” (Grace 2006). In other words, SEM is a pathway analysis that focuses on the chain of causality between variables, in order to take into account cascading effects. For the field monitoring experiment, the global model contained three hypothetical submodels describing coffee tree phenology and rust temporal dynamics as functions of past coffee phenology, past rust area, and variables describing management practices (Table 2). For the leaf collection experiment, the submodels were designed to explain the relationships between several rust life cycle stages, one of its natural enemy, coffee fruit load, agroforestry practices, and disease control management, without temporal dynamics (Table 2). We used the *piecewiseSEM* R-package version 1.2.1. (Lefcheck 2016) to build and to fit these two sets of generalized linear mixed models (GLMMs) (Bolker et al. 2009) constituting our structural equation models (SEM).

The two variables describing presence or absence of necrosis due to rust and *L. lecanii* were fitted to a binomial distribution. Other response variables were semicontinuous (nonnegative data) discretized variables that we fitted to a Poisson distribution. In all of the GLMMs, we included the following variables as crossed random intercept effects (Zuur et al. 2009) to consider the spatial and temporal nonindependence of sampling: the block, the entity monitored (concatenation of the block, *Shade* × management, and *Leaf Stratum*), and the day of monitoring or leaf collection. In the SEM approach, the Shipley test was used to analyze the missing paths (Shipley 2009). This test is a confirmatory path analysis that evaluates the hypothetical causal relationships not considered in the SEM, but present in the diagram acyclic graphs (feedback relationships excluded). The global path model is valid if the χ^2 test of adequacy between data and the model provides a *P* value larger than 0.05. All of the statistical analyses were performed with R 3.5.1 (R Development Core Team 2018) and with an α level of 0.05.

Table 3. Description of the structural equation modeling (SEM) submodels from the field monitoring experiment and from the leaf collection experiment

SEM, response variables	Explanatory variables ^a
Field monitoring	
Leaf Growth	Shade ¹ + Leaf Stratum + Fruit Load ² + Leaf Area _{d-21} ³
Leaf Fall	Shade ⁴ + Leaf Stratum ⁵ + Fungicides ⁶ + Fruit Load ⁷ + Leaf Area _{d-21} ³ + Rust Area _{d-21} ⁸
Current Rust Area	Shade ⁹ + Leaf Stratum ¹⁰ + Fungicides ¹¹ + Fruit Load ¹² + Leaf Area _{d-21} ¹³ + Rust Area _{d-21} ¹⁴ + Leaf Fall ¹⁵ + Leaf Growth ¹⁵
Leaf collection	
Latent Area	Shade ⁹ + Leaf Stratum ¹⁰ + Fungicides ¹¹ + Fruit Load ¹²
Sporul. Area	Shade ¹⁶ + Leaf Stratum + Fungicides ¹⁷ + Latent Area
Inoculum	Shade ¹⁸ + Leaf Stratum + Fungicides + Latent Area + Sporul. Area
Necrosis	Shade ¹⁶ + Leaf Stratum + Fungicides ¹⁹ + Fruit Load + Latent Area + Sporul. Area
Lecanii	Shade ²⁰ + Leaf Stratum + Fungicides ²¹ + Latent Area ²² + Sporul. Area ²²

^a Superscript numerals indicate references supporting some of the relationships present in the submodels, as follow. 1 = (Campanha et al. 2004; Charbonnier et al. 2013; Jaramillo-Botero et al. 2010; López-Bravo et al. 2012), 2 = (Bote and Jan 2016; Cannell 1985; Vaast et al. 2005), 3 = (Cournede et al. 2007), 4 = (Campanha et al. 2004; López-Bravo et al. 2012; Staver et al. 2001), 5 = (Avelino et al. 1991), 6 = (Bock 1962; Brinate et al. 2015; Cannell 1985; da Cunha et al. 2004; Mulinge and Griffiths 1974; Van der Vossen and Browning 1978), 7 = (Bote and Jan 2016; Vaast et al. 2005), 8 = (Brown et al. 1995; Kushalappa and Lagesse 1981), 9 = (Allinne et al. 2016; Avelino et al. 2006; Roberts and Paul 2006; Salgado et al. 2007; Soto-Pinto et al. 2002; Staver et al. 2001), 10 = (Avelino et al. 1991; Bock 1962; Martins et al. 2015; Villegas García and Baeza-Aragón 1990), 11 = (Capucho et al. 2013; Chalfoun and Carvalho 1999; da Cunha et al. 2004; De Carvalho et al. 2012; de Souza et al. 2011; Mulinge and Griffiths 1974; Rayner 1962; Santos et al. 2002; Waller 1982), 12 = (Avelino et al. 2006; Costa et al. 2006; De Carvalho et al. 2001; López-Bravo et al. 2012), 13 = (Avelino et al. 2006; Bock 1962; Kushalappa 1981; Kushalappa et al. 1983), 14 = (Kushalappa 1981), 15 = (Bock 1962; Kushalappa 1981), 16 = (Eskes 1982), 17 = (Coutinho et al. 1995; Roza-Peña and Cristancho-Ardila 2010), 18 = (Toniutti et al. 2017), 19 = (Roza-Peña and Cristancho-Ardila 2010), 20 = (Vandermeer et al. 2009), 21 = (Castellanos et al. 2012), and 22 = (Martins et al. 2015).

2.4. Results

Field monitoring of coffee phenology and rust development. For the field monitoring experiment, the validated SEM (Figure 1), which fitted the data best (Fisher's test, $P = 0.969$), brought out 15 significant relationships between variables, including 14 out of the 18 tested relationships from the formulated SEM, and 1 provided by the Shipley test for missing paths.

In this SEM (Figure 1), the random factor *Block* was discarded because its effect was not significant in any submodel. Branch leaf area growth was mainly explained by the location of the branch in the bottom and middle coffee plant strata ($P < 0.0001$ for both), a higher past leaf area per branch (*Leaf Area_{d-21}*) ($P < 0.0001$), and a lower fruit load ($P < 0.0001$). The negative effect of the past rust area (*Rust Area_{d-21}*) on branch leaf area growth was less ($P = 0.0082$).

Branch leaf fall was the result of major negative effects (reduced leaf fall) of all copper-based fungicides, with a greater effect of Bordeaux mixture, while cyproconazole had no effect ($P = 0.0706$). The past leaf area ($P < 0.0001$) and past rust area ($P < 0.0001$) had major positive effects on branch leaf fall, while the positive effect of fruit load ($P < 0.0001$) was less. The current rust area was mainly negatively affected by fungicide applications ($P < 0.0001$ for all fungicides) and increased by the past rust area ($P < 0.0001$) and past leaf area ($P < 0.0001$). On a second level, variables such as the fruit load of the coffee plant ($P < 0.0001$) and bottom and middle coffee leaf strata ($P < 0.0001$ and $P = 0.0013$, respectively) were positively related to the current rust area. Compared with full sun exposure, shade provided by the combination of Poró and Cashá ($P = 0.0059$) affected the current rust area positively, while the Poró-based agroforestry system did not show any effect ($P = 0.3708$). Branch leaf fall ($P < 0.0001$) had a minor negative effect on the increase in rust area.

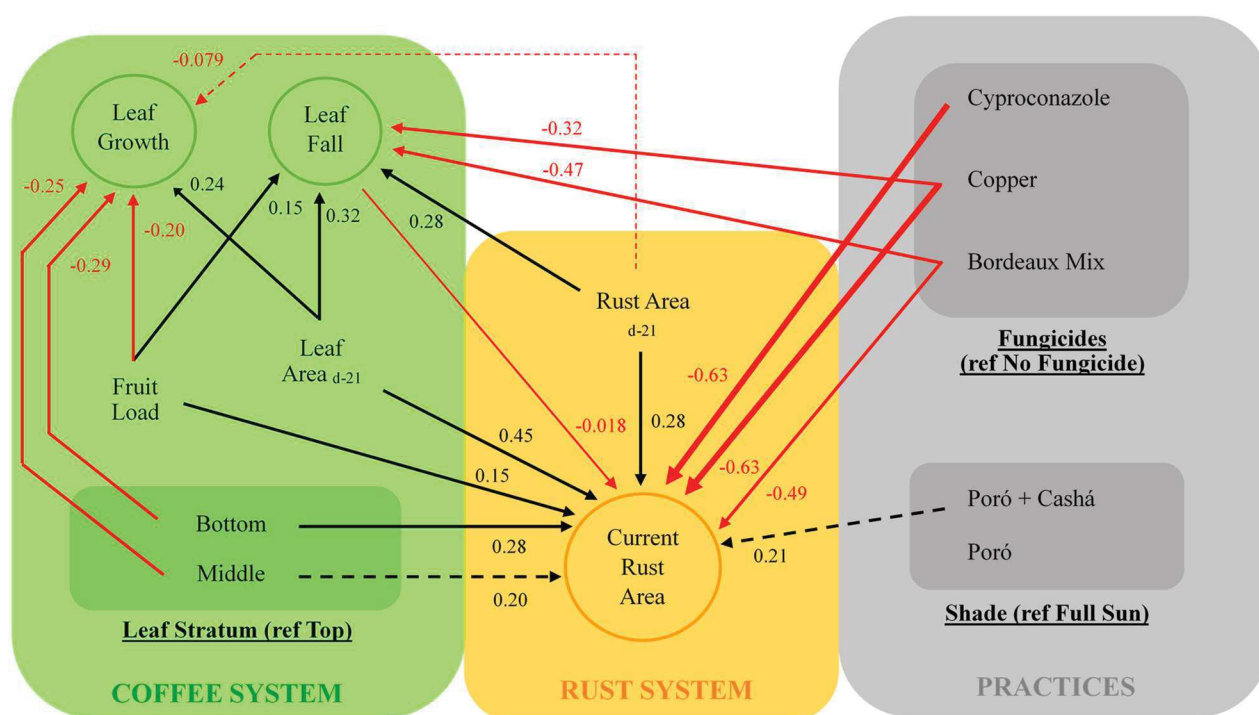


Figure 1. Validated structural equation model of relationships between coffee phenology, rust development, and plot management for the field monitoring experiment. Darker and lighter solid arrows represent significant ($P < 0.001$) positive and negative paths, respectively. Dotted arrows represent less significant relationships ($0.001 < P < 0.05$). Response variables appear in ellipsoids. Effects of the factor modalities were compared with a reference modality for each factor, indicated in parentheses. The thickness of the paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.

Laboratory measurements of rust areas, presence of rust area parasitized with *L. lecanii*, presence of necrosis due to rust, and rust inoculum stock. For the laboratory measurements, the validated SEM, which fitted the data best (Fisher's test, $P = 0.351$), brought out 15 significant relationships between variables, including 12 out of the 24 tested relationships from the formulated SEM and 3 provided by the Shipley test for missing paths.

In the SEM obtained (Table 4), bottom and middle strata had positive effects on the latent rust area (*Latent Area*) ($P < 0.0001$ for both strata), with a greater effect of the bottom stratum. The only effect of fruit load on the inoculum stock was positive ($P = 0.0001$). In terms of management strategy, fungicide applications negatively affected rust development (i.e., the latent rust area) ($P < 0.001$ for all fungicides), the area with uredospores ($P = 0.0033$ for Bordeaux mixture and $P < 0.0001$ for the commercial copper-based fungicide and cyproconazole applications), and the rust inoculum stock ($P < 0.001$ for all fungicides), while the fungus *L. lecanii* was not affected. For all the rust development stages, the commercial copper-based fungicide application was more efficient than the cyproconazole application, and the application of Bordeaux mixture was the least efficient in controlling the disease. The two different agroforestry systems (Poró alone and its combination with Cashá) had different behaviors. Indeed, in comparison with full sun exposure, the combined system, providing less canopy openness, was associated with a larger latent rust area ($P < 0.0001$) but had no effect on the rust area with uredospores ($P = 0.4030$), whereas the Poró-based system had no effect on the latent rust area ($P = 0.8479$) but negatively affected the rust area with uredospores ($P = 0.0015$). Their common point was their positive effect on parasitism by *L. lecanii* ($P < 0.0001$ for the Poró-based system and $P = 0.0013$ for the combined system). Within the rust system, the presence of necrosis due to rust was positively explained by the latent rust area ($P = 0.0027$) and the presence of rust area parasitized with *L. lecanii* ($P = 0.0026$).

The presence of the rust area parasitized by *L. lecanii* was also positively dependent on the area with uredospores ($P = 0.0001$), the latent rust area ($P = 0.0021$) and, to a lesser extent, on the inoculum stock ($P = 0.0041$). The inoculum stock was mostly negatively dependent on fungicide treatments ($P < 0.0001$) and positively on the rust area with uredospores ($P < 0.0001$). The intensity of sporulation in untreated plots was about 58×10^3 uredospores cm^{-2} (Figure 2A) whereas, in sprayed plots, the intensity was only 49×10^3 uredospores cm^{-2} (Figure 2B) for rust areas with uredospores ranging from 0 to 5 cm^2 per branch (95% of the recorded area).

Table 4. Significant relationships found through laboratory experiment structural equation modeling analysis^a.

	Latent Area	Sporul Area	Inoculum	Lecanii	Necrosis
Fruit load	...	...	0.14 ***	...	...
Bottom strata	0.76 ***	...	...	...	...
Middle strata	0.49 ***	...	...	...	...
Poró shade	...	-0.67 **	...	0.83 ***	...
Poró + Cashá shade	0.54 ***	...	...	0.69 **	...
Cyproconazole	-0.57 ***	-1.76 ***	-1.18 ***	...	...
Copper	-0.84 ***	-1.95 ***	-1.32 ***	...	...
Bordeaux Mix	-0.38 ***	-0.45 **	-0.30 ***	...	...
Latent Area	...	0.07 ***	...	0.11 **	0.087 **
Sporul. Area	...	...	0.12 ***	0.40 ***	...
Inoculum	...	...	...	0.06 **	...
Lecanii	...	...	...	...	0.57 **

The explanatory variables are in columns and response variables in rows. The coefficients are the scale-standardized estimates in order to compare variable effects. The coefficients for factor modalities describe the effect of the modality compared to the reference modality of the factor. Asterisks; *, **, and *** indicate $P < 0.05$, 0.01 , and 0.0001 , respectively.

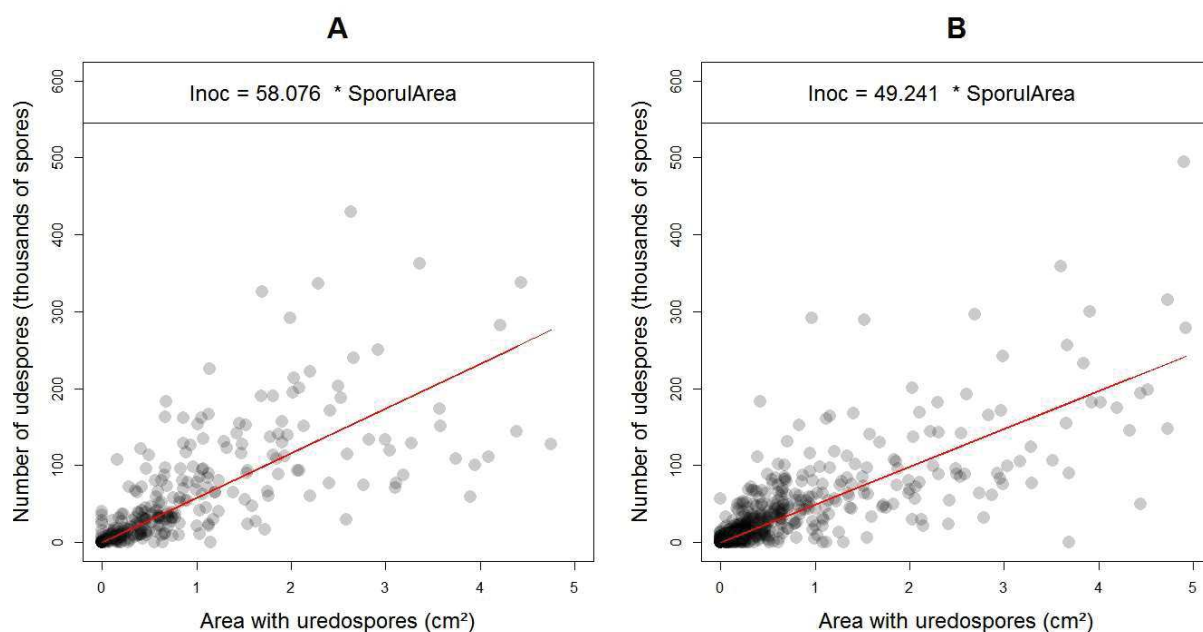


Figure 2. Relationship between rust area with uredospores (in square centimeters) and number of uredospores (in thousands of spores) in **A**, untreated plots ($P < 0.001$, $R^2 = 0.6904$) and **B**, in plots that received fungicide applications ($P < 0.001$, $R^2 = 0.7098$). Inoc = number of uredospores and SporulArea = area with uredospores. Regressions were forced through the origin because, by definition, without visible sporulation, no uredospores were collected.

2.5. Discussion

The integrated pathway analysis developed in the SEM method allowed us to unravel rust behavior considering host dynamics and some common management patterns for *Coffea arabica* crops in Central America. The multiplicity of interactions between coffee plants, rust and the management patterns found with both field (Figure 1) and laboratory data (Table 4) is another illustration of the complexity of the pathways involved in the full expression of a plant disease such as CLR.

Rust regulation by coffee phenology dynamics. To gain a better understanding of the interactions existing between rust area and coffee phenology dynamics, we proposed two subschemes, deduced from the main scheme of the field data SEM (Figure 1), focusing on how coffee vegetative (Figure 3) and reproductive (Figure 4) growth affects rust development.

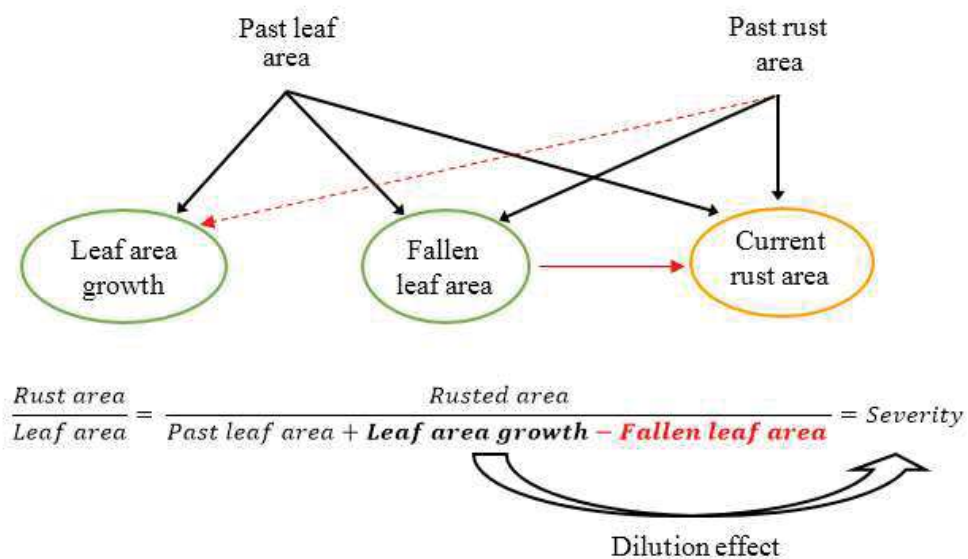


Figure 3. Interpretation scheme for the main interactions between coffee vegetative growth and rust development and explanation of the dilution theory (Ferrandino 2008). Darker and lighter solid arrows represent significant ($P < 0.001$) positive and negative paths, respectively. Dotted arrows represent less significant relationships ($0.001 < P < 0.05$). Empty arrows represent hypothetical effects. The thickness of the paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.

From the pathway analysis, we identified effects where host and pathogen developments interact (Figure 3). Within a coffee system, foliage density was a source of future leaf growth, in accordance with the source-sink theory (Cournede et al. 2007). Leaf renewal had an immediate rust dilution effect (Calonnec et al. 2013; Ferrandino 2008) by incorporating healthy leaves into the system but foliage density also amounted to a surface available for future infection by CLR (Avelino et al. 2006; Bock 1962; Kushalappa 1981; Kushalappa et al. 1983). Future leaf removal was necessarily dependent on available leaves. In addition, the presence of rust on leaves was responsible for premature leaf fall (Kushalappa and Lagesse 1981) which, in turn, helped to regulate the expansion of this biotrophic pathogen (Kushalappa 1981).

The reproductive growth of the coffee plants also affected rust development, as already observed in many studies (Avelino et al. 2006; Costa et al. 2006; De Carvalho et al. 2001; López-Bravo et al. 2012). Our study showed that this global effect was mainly driven by the incorporation of fruit as a sink, competing with leaf growth and enhancing leaf fall (Figure 4) which, in turn, affected rust development (Cannell 1985; Cournede et al. 2007).

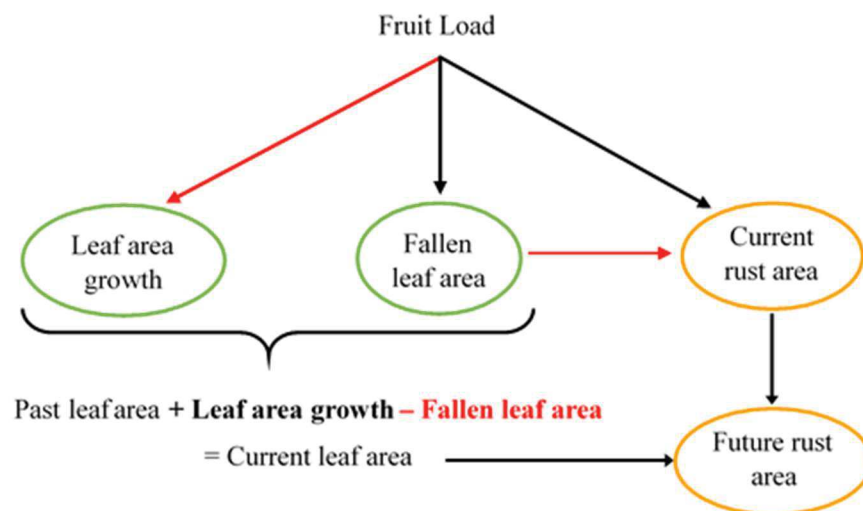


Figure 4. Interpretation of the main interactions between coffee reproductive growth and rust development. Darker and lighter arrows represent significant ($P < 0.001$) positive and negative paths, respectively. The thickness of the paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.

The analysis of the laboratory data suggested that fruit load affected the rust sporulation stage and had no effect on tissue colonization (Table 4). This seems contradictory to what we deduced from the field data, where fruit load increased rust area. We put forward the hypothesis

that this apparent contradiction was due to the lack of temporal dimension in the laboratory data, where destructive sampling was carried out: the higher inoculum stock observed with high fruit loads will, with time, necessarily increase the number of rust infections and lead to larger rust areas, as found in the field experiment SEM analysis.

Considering this strong interdependence of disease and host plant development, Waller (1982), Ferrandino (2008) and Calonnec et al. (2013) emphasized the importance of measuring indicators that do not depend on both entities. Indeed, the incidence and the severity of a disease represent rates of diseased leaves and infested leaf area which, therefore, can vary as a function of the vegetative status of the coffee plant. Another way to fight rust might be to enhance coffee leaf renewal. Studying the effects of different nutrition strategies and pruning to increase rust dilution would be of great interest. When the objective of an experiment is to study the dynamics of an epidemic, both the host plant and disease development should be monitored to compute an apparent growth rate of the disease corrected for host growth (Kushalappa and Ludwig 1982). If the objective is to understand the effect of management practices on the disease itself, it might be of interest to observe the disease on the scale of the lesions, describing their different symptoms and signs.

To our knowledge, there are very few studies under controlled conditions showing differences in leaf physiological resistance depending on the branch or plant fruit load (Eskes and de Souza 1981). Our results tended to show that the positive relationship between fruit load and coffee rust incidence or severity was also (mainly) due to reduced growth of the coffee branch, and not only lower physiological resistance.

Effects of shade trees and coffee leaf strata on rust development stages. Shade trees and coffee leaf strata can be considered as different levels of light interception by coffee leaves. These factors cause microclimate variations that directly affect coffee phenology and rust development (López-Bravo et al. 2012). Our laboratory data revealed that both factors had multiple paths of action and opposite effects on rust development (Figure 5), which might explain the controversial results of previous shade studies.

We highlighted antagonistic effects of shade conditions on tissue colonization and sporulation. Low radiation in low coffee strata, or in the combined agroforestry system, was associated with better development of latent rust areas (Eskes 1982), whereas the Poró-based agroforestry system limited the areas with uredospores (Toniutti et al. 2017). The negative effect of light on the latent rust area could be explained by the role of light in activating certain plant protection compounds such as reactive oxygen species (Bechtold, et al. 2005; Roberts and

Paul 2006). Another hypothesis is that larger latent areas are the result of a larger number of successful infections that could be favored by the shade conditions (López-Bravo et al. 2012).

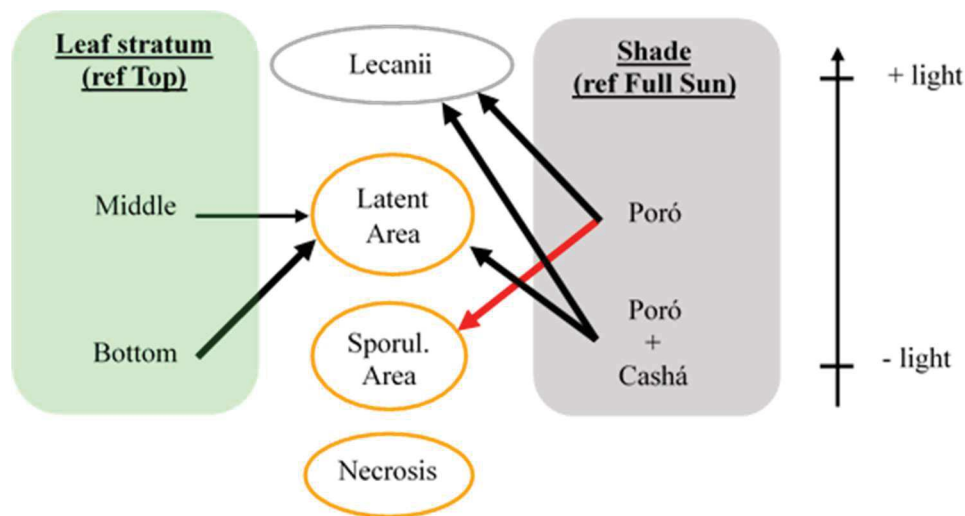


Figure 5. Main effects of shade agroforestry systems and coffee leaf strata on rust development found through the structural equation modeling analysis on laboratory data. Darker and lighter arrows represent significant ($P < 0.001$) positive and negative paths, respectively. Sporul. Area = sporulation area. Effects of the factor modalities were compared with a reference modality for each factor, indicated in parentheses. The thickness of the paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.

As regards the middle stratum effect, the higher latent rust area might also be due to the branch fruit load. As already indicated, it is known, and shown in our study, that the fruit load increases rust intensity at plot and plant levels; however, this relationship also exists at branch level (Eskes and de Souza 1981), and the most productive branches are those of the middle stratum of the coffee plant. This effect was not found in our study, because fruit load was not disaggregated as a function of the branch stratum when counting the fruiting nodes. Radiation and nutrition might explain shade effects on areas with uredospores. Toniutti et al. (2017) hypothesized that leaves fully exposed to sunlight (full sun management, in our case) have a hotter temperature regime conducive to sporulation. However, the negative effect of the Poró-based agroforestry system on infected areas was not observed with the low coffee leaf strata or the combined agroforestry system, which had denser shade cover. Another pathway is probably involved, related to nitrogen (N) recycling, which is known to be higher under the Poró system compared to the Poró-Cashá combined shade system (+40 to 94%, depending on pruning intensity) (Haggar et al. 2011). This higher N provision is less conducive to rust sporulation

according to Toniutti et al. (2017). Our study also revealed that shade promoted rust parasitism by *L. lecanii*, as shown by Vandermeer et al. (2009). Finally, the fact that the area with uredospores was similar under dense shade to that with full sun exposure could only be explained by the presence of larger latent rust areas under the shade conditions.

In terms of a rust control strategy, the Poró-based agroforestry system seemed to be better than the combined agroforestry system. Indeed, compared with a system with full sun exposure, the Poró-based agroforestry system limited rust sporulation and did not increase latent rust areas, whereas the combined agroforestry system was responsible for larger latent rust areas and did not affect rust areas with uredospores. In addition, the natural enemy of rust, *L. lecanii*, was also more abundant under the Poró-based shade than under the combined shade.

Shade trees and coffee leaf stratum effects on coffee phenology. In comparison to full sun exposure, no effect of either agroforestry systems was observed on coffee leaf phenology (Figure 1), in contradiction to previous results reporting that a higher level of shading is unfavorable for leaf growth (Campanha et al. 2004; Jaramillo-Botero et al. 2010; López-Bravo et al. 2012). However, we found a negative effect on leaf growth for lower coffee leaf strata in comparison with upper strata. This result might be explained by the lower interception of light, which reduces photosynthesis under such conditions (Charbonnier et al. 2013), and leaf area growth considering the source-sink theory (Cannell 1985; Cournede et al. 2007). Although some studies found a positive effect of low leaf strata and shade trees on leaf retention (Avelino et al. 1991; Campanha et al. 2004; López-Bravo et al. 2012; Staver et al. 2001), our analysis showed no direct effect. However, it is known that coffee yields are lower under shade because of light interception, which reduces flower initiation (DaMatta and Rena 2002). In our study, we did not create a submodel explaining fruit load, because of the poor measurement accuracy of fruit load and differences in terms of time steps that were difficult to integrate in the SEM analysis. However, we found that the plant fruit load was significantly lower ($P = 0.018$) under the Poró-based system (mean fruit load = 384) and the combined system (mean fruit load = 205) in comparison with full sun exposure (mean fruit load = 452). In our analysis, the shade effect on leaf retention was probably integrated into the fruit load effect (Figure 6). Finally, the absence of direct branch stratum effects on leaf retention suggested that this effect was possibly negligible. Differences in leaf retention are expected due to rust intensity, which is greater on lower branches.

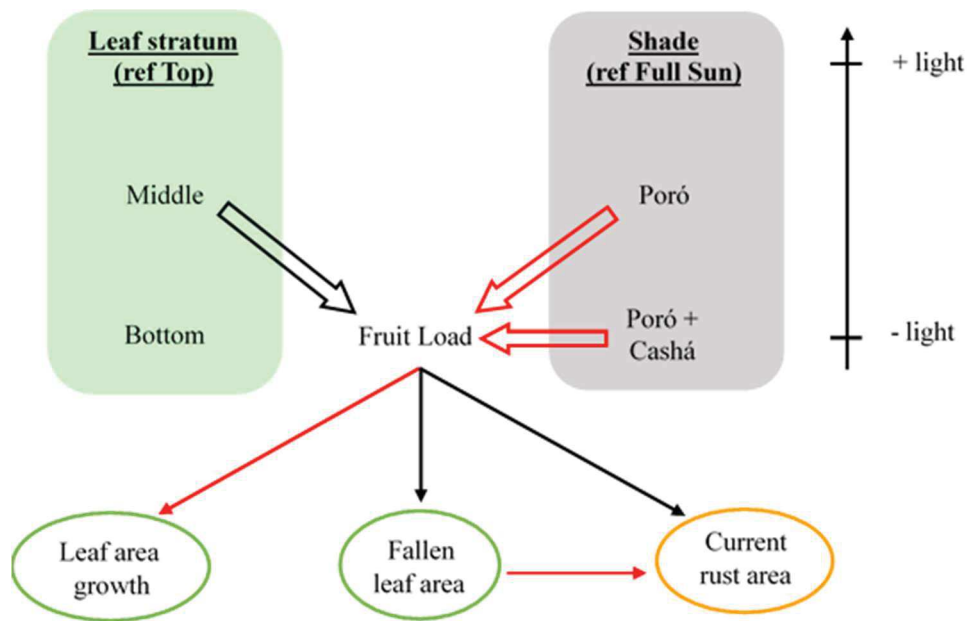


Figure 6. Hypothetical effects of shade agroforestry systems and coffee leaf strata on fruit load and observed effects of fruit load on coffee phenology and rust development found through the structural equation modeling (SEM) analysis on field data. Darker and lighter arrows represent significant ($P < 0.001$) positive and negative paths, respectively. Empty arrows represent hypothetical effects. Effects of the factor modalities were compared with a reference modality for each factor, indicated in parentheses. The thickness of the SEM paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.

Relationships between different rust life cycle stages and rust parasitism by *L. lecanii*. Over the same time step, we found mostly logical relationships between the different rust life cycle stages. Indeed, for larger latent rust areas, larger areas with uredospores and with necrosis due to rust were observed (Figure 7). Moreover, the inoculum stock was mainly explained by the fungicide treatment, the area with uredospores, and the fruit load (Table 4). This result shows that fungicide applications directly act upon sporulation intensity, in addition to indirectly acting by limiting the area with uredospores. Considering now the relationships between the rust system and a natural enemy, *L. lecanii*, over the same time step, we logically found more *L. lecanii* where rust was more abundant (Figure 7). Given *L. lecanii* hyperparasitism, the rust lesions developed necrosis. Our results also shed some additional light on the findings published on *L. lecanii* influence on rust (Jackson et al. 2012; Vandermeer et al. 2009). The statistical 1-year time lag relationship between outbreaks of *L. lecanii* and low rust intensities reported in Jackson et al. (2012), suggesting delayed natural rust regulation,

might be explained alternatively by four effects: (i) the well-known biennial coffee yield behavior (DaMatta 2004), (ii) the positive relationship between fruit load and rust intensity, which (iii) exacerbates bienniality because of yield losses due to rust (Cerdeira et al. 2017), and (iv) increases *L. lecanii* parasitism.

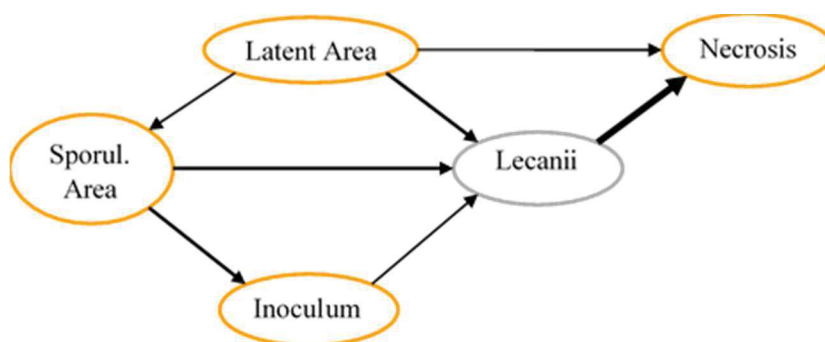


Figure 7. Main relationships between different rust life cycle stages and rust parasitism by *Lecanicillium lecanii* found through the structural equation modeling analysis on laboratory data. Arrows represent significant ($P < 0.001$) positive paths; Sporul. Area = sporulation area. The thickness of the paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.

Effect of fungicide type on coffee phenology, rust development, and rust parasitism by *L. lecanii*. All of the fungicides applied in our study were able to control rust at all of its stages except the necrosis of lesions. This is surprising, given their main properties. Copper-based fungicides, including Bordeaux mixture, mainly protect (da Cunha et al. 2004) the plant from new infections, and, therefore, should mainly reduce the latent rust area, whereas systemic fungicides mainly prevent postinfectious processes such as colonization and sporulation (Chalfoun and Carvalho 1999; Santos et al. 2002). Our results provide evidence of additional effects of copper-based fungicides on sporulation and of systemic fungicides on preventing infections. However, these fungicides had different efficiency levels (Table 4). For any rust development stage, the commercial copper-based fungicide was found to be more effective than cyproconazole, itself more effective than Bordeaux mixture (Figure 8). In 1974, Mulinge and Griffiths also observed a higher efficacy of a commercial copper-based fungicide than a systemic one against rust but did not provide any hypothesis (Mulinge and Griffiths 1974). Our result may have been related to differences in doses, application times, or rust levels when fungicides were applied. *H. vastatrix* resistance to cyproconazole cannot be excluded, even if

there is still no evidence of such a possibility (Rozo-Peña and Cristancho-Ardila 2010). For instance, Bordeaux mixture was associated with organic management, where rust levels were higher, which surely contributed to reducing its effects (Zambolim, 2016). Furthermore, our study highlighted additional, direct fungicide effects on the coffee plants. The tonic effect on coffee plant foliage resulting from copper-based fungicide sprays was mentioned in previous studies (Bock 1962; Brinate et al. 2015; Cannell 1985; da Cunha et al. 2004; Mulinge and Griffiths 1974; Van der Vossen and Browning 1978). The surprising absence of fungicide effects on rust parasitism by the fungus *L. lecanii* might be explained by the late emergence of this parasite during and after harvesting periods, when fungicides were no longer applied.

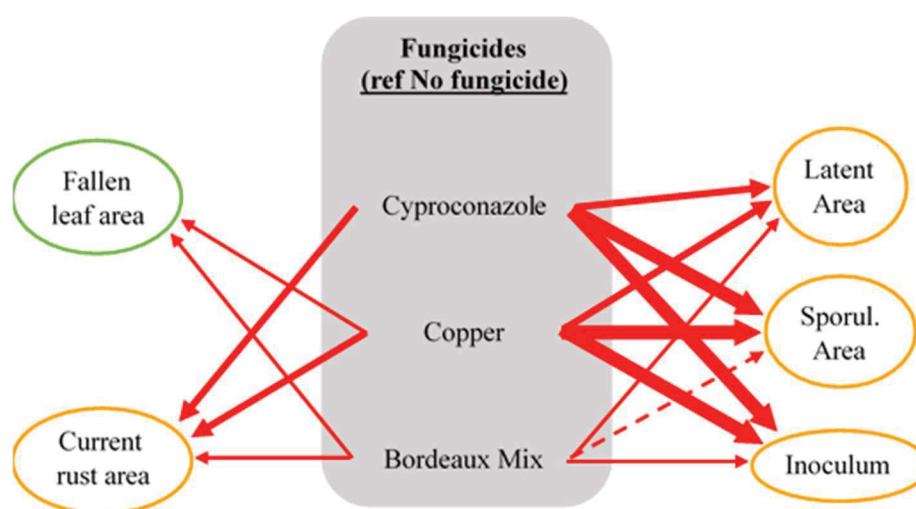


Figure 8. Main relationships between different types of fungicides, coffee phenology and rust found through the structural equation modeling analysis on field data (on the left) and laboratory data (on the right). Solid arrows represent significant ($P < 0.001$) negative paths. Dotted arrows represent less significant relationships ($0.001 < P < 0.05$). Effects of the factor modalities were compared with a reference modality, indicated in parentheses. The thickness of the paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.

Methodological features. Many methodological choices were important in our study to achieve the goals we set. First, SEM analysis allowed us to reveal multiple pathways existing between several submodels. We then selected variables that did not depend at the same time on coffee and rust systems, which led us to exclude incidence and severity indicators (Waller 1982). We decided to consider time in this analysis, in order to highlight delayed effects. By considering different rust stages in the analysis, we were able to show antagonistic effects of

shading and of the coffee leaf stratum depending on the stage, which are impossible to distinguish otherwise. This approach also led us to elaborate a way of estimating the inoculum stock in unsprayed plots, based on image analysis (Figure 2), which is less time-consuming than counting methods.

Acknowledgements

This work was developed as part of the “Programa Centroamericano de Gestión Integral de la Roca del Café” (PROCAGICA) funded by the EU (DCI-ALA/2015/365-17). We thank the Ernesto Illy Foundation and CIRAD (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) through the SAFSE project (Search for trade-offs between production and ecosystem services provided by agroforestry systems) for their financial support, CATIE for allowing access to their long-term trial on coffee-based agroforestry systems and P. Biggins for reviewing the English.

2.6. Literature cited

- Allinne, C., Savary, S., and Avelino, J. 2016. Delicate balance between pest and disease injuries, yield performance, and other ecosystem services in the complex coffee-based systems of Costa Rica. *Agric. Ecosyst. Environ.* 222:1–12.
- Avelino, J., Allinne, C., Cerda, R., Willocquet, L., and Savary, S. 2018. Multiple-disease system in coffee: From crop loss assessment to sustainable management. *Annu. Rev. Phytopathol.* 56:611–635.
- Avelino, J., Muller, R. A., Cilas, C., and Velasco, H. 1991. Développement et comportement de la rouille orangée du caféier (*Hemileia vastatrix* Berk. et Br.) dans des plantations en cours de modernisation plantées de variétés naines dans le Sud-Est du Mexique. *Café, Cacao, Thé* (Paris) 35:21–42.
- Avelino, J., Ten Hoopen, G. M., and DeClerck, F. A. J. 2011. Ecological mechanisms for pest and disease control in coffee and cacao agroecosystems of the Neotropics. Pages 91–117 in: *Ecosystem Services from Agriculture and Agroforestry Measurement and Payment*. B. Rapidel, F. A. J. DeClerck, J.-F. Le Coq, and J. Beer, eds. Earthscan Publications, London, UK.
- Avelino, J., Willocquet, L., and Savary, S. 2004. Effects of crop management patterns on coffee rust epidemics. *Plant Pathol.* 53:541–547.
- Avelino, J., Zelaya, H., Merlo, A., Pineda, A., Ordoñez, M., and Savary, S. 2006. The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations. *Ecol. Model.* 197:431–447.

- Bechtold, U., Karpinski, S., and Mullineaux, P. M. 2005. The influence of the light environment and photosynthesis on oxidative signalling responses in plant-biotrophic pathogen interactions. *Plant Cell Environ.* 28:1046–1055.
- Bock, K. R. 1962. Seasonal periodicity of coffee leaf rust and factors affecting the severity of outbreaks in Kenya Colony. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 45:289–300.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., and White, J. S. S. 2009. Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 24:127–135.
- Bote, A. D., and Jan, V. 2016. Branch growth dynamics, photosynthesis, yield and bean size distribution in response to fruit load manipulation in coffee trees. *Trees* 30:1275–1285.
- Boudrot, A., Pico, J., Merle, I., Granados, E., Vilchez, S., Tixier, P., Virginio-Filho, E. de M., Casanoves, F., Tapia, A., Allinne, C., Rice, R. A., and Avelino, J. 2016. Shade effects on the dispersal of airborne *Hemileia vastatrix* uredospores. *Phytopathology* 106:572–580.
- Brinate, S. V. B., Martins, L. D., Pereira, G. N. G., Cunha, V. V., Sotero, A. de J., Amaral, J. F. T., Junior, W. C. J., and Tomaz, M. A. 2015. Copper can influences growth, disease control and production in arabica coffee trees. *Aust. J. Crop Sci.* 9:678–683.
- Brown, J. S., Kenny, M. K., Whan, J. H., and Merriman, P. R. 1995. The effect of temperature on the development of epidemics of coffee leaf rust in Papua New Guinea. *Crop Prot.* 14:671–676.
- Calonnec, A., Burie, J.-B., Langlais, M., Guyader, S., Saint-Jean, S., Sache, I., and Tivoli, B. 2013. Impacts of plant growth and architecture on pathogen processes and their consequences for epidemic behaviour. *Eur. J. Plant Pathol.* 135:479–497.
- Campanha, M. M., Santos, R. H. S., de Freitas, G. B., Martinez, H. E. P., Garcia, S. L. R., and Finger, F. L. 2004. Growth and yield of coffee plants in agroforestry and monoculture systems in Minas Gerais, Brazil. *Agrofor. Syst.* 63:75–82.
- Cannell, M. G. R., 1985. Physiology of coffee crop. Pages 108-134 in: *Coffee, Botany, Biochemistry and Production of Beans and Beverage*. M. N. Clifford and K. C. Willson, eds. Croom Helm, London, UK.
- Capucho, A. S., Zambolim, L., Lopes, U. N., and Milagres, N. S. 2013. Chemical control of coffee leaf rust in *Coffea canephora* cv. conilon. *Australas. Plant Pathol.* 42:667–673.
- Castellanos, L., Lorenzo Nicao, M. E., Muiño, B. L., Pérez, R. H., Sánchez, D. G., and Martínez, V. L. 2012. Effect of six fungicides on *Lecanicillium (Verticillium) lecanii* (Zimm.) Zare & Gams. *J. Food Agric. Environ.* 10:1142–1145.
- Cerda, R., Avelino, J., Gary, C., Tixier, P., Lechevallier, E., and Allinne, C. 2017. Primary and secondary yield losses caused by pests and diseases: Assessment and modeling in coffee. *PLoS One.* 12:e0169133.
- Chalfoun, S. M., and Carvalho, V. L. 1999. Controle químico da ferrugem (*Hemileia vastatrix* Berk & Br.) do cafeeiro através de diferentes esquemas de aplicação. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 34:363–367.
- Charbonnier, F., le Maire, G., Dreyer, E., Casanoves, F., Christina, M., Dauzat, J., Eitel, J. U. H., Vaast, P., Vierling, L. A., and Roupsard, O. 2013. Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* L.) agroforestry system. *Agric. For. Meteorol.* 181:152–169.
- Costa, M. J., Zambolim, L., and Rodrigues, F. A. 2006. Efeito de níveis de desbaste de frutos do cafeeiro na incidência da ferrugem, no teor de nutrientes, carboidratos e açúcares redutores. *Fitopatol. Bras.* 31:564–571.

- Cournede, P.-H., Mathieu, A., Houllier, F., Barthelemy, D., and de Reffye, P. 2007. Computing competition for light in the GREENLAB model of plant growth: A contribution to the study of the effects of density on resource acquisition and architectural development. *Ann. Bot.* 101:1207–1219.
- Coutinho, T. A., Van Asch, M. A. J., and Rijkenberg, F. H. J. 1995. The effects of the fungicide Bayfidan on infection structure formation by *Hemileia vastatrix* in *Coffea arabica* cv. Caturra. *Mycol. Res.* 99:793–798.
- da Cunha, R. L., Mendes, A. N. G., and Chalfoun, S. M. 2004. Controle químico da ferrugem do cafeeiro (*Coffea arabica* L.) e seus efeitos na produção e preservação do enfolhamento. *Ciênc. Agrotec.* 28:990–996.
- DaMatta, F. M. 2004. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: A review. *Field Crops Res.* 86:99–114.
- DaMatta, F. M., Rena, A. B. 2002. Ecofisiologia de cafezais sombreados e a pleno Sol. Pages 93–136 in: *O Estado da Arte de Tecnologias na Produção de Café*. L. Zambolim, ed. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brazil.
- De Carvalho, V. L., Chalfoun, S. M., Castro, H. A., and Carvalho, V. D. 2001. Influência de diferentes níveis de produção sobre a evolução da ferrugem do cafeeiro e sobre teores foliares de compostos fenólicos. *Ciênc. Agrotec.* 25:49–54.
- De Carvalho, V. L., da Cunha, R. L., and Silva, N. R. N. 2012. Alternativas de controle de doenças do cafeeiro. *Coffee Sci.* 7:42–49.
- de Souza, A. F., Zambolim, L., de Jesus Júnior, V. C., and Cecon, P. R. 2011. Chemical approaches to manage coffee leaf rust in drip irrigated trees. *Australas. Plant Pathol.* 40:293–300.
- Eskes, A. B. 1982. The effect of light intensity on incomplete resistance of coffee to *Hemileia vastatrix*. *Neth. J. Plant Pathol.* 88:191–202.
- Eskes, A. B., and de Souza, E. Z. 1981. Ataque da ferrugem em ramos com e sem produção, de plantas do cultivar catuaí. Pages 186–188 in: *Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras*, Sao Lourenço, Minas Gerais, Brazil.
- Ferrandino, F. J. 2008. Effect of crop growth and canopy filtration on the dynamics of plant disease epidemics spread by aerially dispersed spores. *Phytopathology* 98:492–503.
- Grace, J. B. 2006. *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Haggar, J., Barrios, M., Bolaños, M., Merlo, M., Moraga, P., Munguia, R., Ponce, A., Romero, S., Soto, G., Staver, C., and Virginio-Filho, E. de M. 2011. Coffee agroecosystem performance under full sun, shade, conventional and organic management regimes in Central America. *Agrofor. Syst.* 82:285–301.
- Hindorf, H., and Omondi, C. O. 2011. A review of three major fungal diseases of *Coffea arabica* L. in the rainforests of Ethiopia and progress in breeding for resistance in Kenya. *J. Adv. Res.* 2:109–120.
- Jackson, D., Skillman, J., and Vandermeer, J. 2012. Indirect biological control of the coffee leaf rust, *Hemileia vastatrix*, by the entomogenous fungus *Lecanicillium lecanii* in a complex coffee agroecosystem. *Biol. Control.* 61:89–97.
- Jaramillo-Botero, C., Santos, R. H. S., Martinez, H. E. P., Cecon, P. R., and Fardin, M. P. 2010. Production and vegetative growth of coffee trees under fertilization and shade levels. *Sci. Agric.* 67:639–645.

- Jha, S., Bacon, C. M., Philpott, S. M., Ernesto Méndez, V., Läderach, P., and Rice, R. A. 2014. Shade coffee: Update on a disappearing refuge for biodiversity. *BioScience* 64:416–428.
- Kushalappa, A. C. 1981. Linear models applied to variation in the rate of coffee rust development. *J. Phytopathol.* 101:22–30.
- Kushalappa, A. C., Akutsu, M., and Ludwig, A. 1983. Application of survival ratio for monocyclic process of *Hemileia vastatrix* in predicting coffee rust infection rates. *Phytopathology* 73:96–103.
- Kushalappa, A. C., and Lagesse, R. M. 1981. LEAFAL: A computer program for quantitative analysis of leaf fall in coffee principally from rust. *J. Phytopathol.* 101:97–105.
- Kushalappa, A. C., and Ludwig, A. 1982. Calculation of apparent infection rate in plant diseases: Development of a method to correct for host growth. *Phytopathology* 72:1373–1377.
- Lasco, R. D., Delfino, R. J. P., and Espaldon, M. L. O. 2014. Agroforestry systems: Helping smallholders adapt to climate risks while mitigating climate change. *Wiley Interdiscip. Rev. Clim. Change.* 5:825–833.
- Lefcheck, J. S. 2016. PIECEWISESEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods Ecol. Evol.* 7:573–579.
- López-Bravo, D. F., Virginio-Filho, E. de M., and Avelino, J. 2012. Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions. *Crop Prot.* 38:21–29.
- Martins, S. J., Soares, A. C., Medeiros, F. H. V., Santos, D. B. C., and Pozza, E. A. 2015. Contribution of host and environmental factors to the hyperparasitism of coffee rust under field conditions. *Australas. Plant Pathol.* 44:605–610.
- McCook, S., and Vandermeer, J. 2015. The big rust and the red queen: Long-term perspectives on coffee rust research. *Phytopathology* 105:1164–1173.
- Mulinge, S. K., and Griffiths, E. 1974. Effects of fungicides on leaf rust, berry disease, foliation and yield of coffee. *T. Brit. Mycol. Soc.* 62:495–507.
- Perfecto, I., Rice, R. A., Greenberg, R., and Van der Voort, M. E. 1996. Shade coffee: A disappearing refuge for biodiversity. *Bioscience* 46:598–608.
- Poeydebat, C., Carval, D., Tixier, P., Daribo, M. O., and de Lapeyre de Bellaire, L. 2018. Ecological regulation of black leaf streak disease driven by plant richness in banana agroecosystems. *Phytopathology* 108:1184–1195.
- R Development Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rayner, R. W. 1962. The control of coffee rust in Kenya by fungicides. *Ann. Appl. Biol.* 50:245–261.
- Roberts, M. R., and Paul, N. D. 2006. Seduced by the dark side: Integrating molecular and ecological perspectives on the influence of light on plant defence against pests and pathogens. *New Phytol.* 170:677–699.
- Rozo-Peña, Y. I., and Cristancho-Ardila, M. A. 2010. Evaluación de la susceptibilidad de *Hemileia vastatrix* Berk. & Br., a fungicidas del grupo de los triazoles. *Cenicafé* 61:297–314.
- Salgado, B. G., Macedo, R. L. G., de Carvalho, V. L., Salgado, M., and Venturin, N. 2007. Progresso da ferrugem e da cercosporiose do cafeeiro consorciado com grevilea, com ingazeiro e a pleno sol em Lavras - MG. *Ciênc. Agrotec.* 31:1067–1074.

- Santos, J. M. F., Oliveira, S. H. F., Domingues, R. J., and Guzzo, S. D. 2002. Avaliação da eficácia de Fungicidas sistêmicos no controle da ferrugem (*Hemileia vastatrix*) do cafeeiro, sob chuva simulada. Arq. Inst. Biol. (São Paulo) 69:45-49.
- Shipley, B. 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. Ecology 90:363–368.
- Soto-Pinto, L., Perfecto, I., and Caballero-Nieto, J. 2002. Shade over coffee: Its effects on berry borer, leaf rust and spontaneous herbs in Chiapas, Mexico. Agrofor. Syst. 55:37–45.
- Staver, C., Guharay, F., Monterroso, D., and Muschler, R. G. 2001. Designing pest-suppressive multistrata perennial crop systems: Shade-grown coffee in Central America. Agrofor. Syst. 53:151–170.
- Talhinhas, P., Batista, D., Diniz, I., Vieira, A., Silva, D. N., Loureiro, A., Tavares, S., Pereira, A. P., Azinheira, H. G., Guerra-Guimarães, L., Várzea, V., and Do Céu Silva, M. 2017. The coffee leaf rust pathogen *Hemileia vastatrix*: One and a half centuries around the tropics. Mol. Plant Pathol. 18:1039–1051.
- Toniutti, L., Breitler, J.-C., Etienne, H., Campa, C., Doulebeau, S., Urban, L., Lambot, C., Pinilla, J. C. H., and Bertrand, B. 2017. Influence of environmental conditions and genetic background of Arabica coffee (*C. arabica* L) on leaf rust (*Hemileia vastatrix*) pathogenesis. Front. Plant Sci. 8:2025.
- Vaast, P., Angrand, J., Franck, N., Dauzat, J., and Genard, M. 2005. Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. Tree Physiol. 25:753–760.
- Vandermeer, J., Perfecto, I., and Liere, H. 2009. Evidence for hyperparasitism of coffee rust (*Hemileia vastatrix*) by the entomogenous fungus, *Lecanicillium lecanii*, through a complex ecological web. Plant Pathol. 58:636–641.
- Van der Vossen, H. A. M., and Browning, G. 1978. Prospects of selecting genotypes of *Coffea arabica* L. which do not require tonic sprays of fungicide for increased leaf retention and yield. J. Hort. Sci. 53:225–33.
- Villegas-García, C., and Baeza-Aragón, C. A. 1990. Diseminación de *Hemileia vastatrix* Berk. y Br. a nivel del árbol, en un foco natural. Cenicafé 41:39–49.
- Waller, J. M. 1982. Coffee rust-epidemiology and control. Crop Prot. 1:385–404.
- Wilcox, C. D., Brent, S., Dove, W., McDavid, D., and Greer, D. B. 2002. Image Tool Version 3.0. UTHSCSA, San Antonio, TX.
- Zadoks, J. C., and Schein, R. D. 1979. Epidemiology and Plant Disease Management. Oxford University Press, New York.
- Zambolim, L. 2016. Current status and management of coffee leaf rust in Brazil. Trop. Plant Pathol. 41:1–8.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., and Smith, G. M. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Statistics for Biology and Health, Vol. XXII. Springer, New York.

Chapitre 3 : Modèles prédictifs de l'apparition des symptômes de la rouille orangée du caféier basés sur des combinaisons microclimatiques identifiées dans les systèmes agroforestiers à base de café au Costa Rica

Dans ce chapitre, nous avons émis l'hypothèse qu'il est possible de prévoir les épidémies de rouille orangée et que le déroulement de celles-ci est le résultat d'interactions complexes de variables microclimatiques, agissant à différentes périodes (moments et durées). En tenant compte des résultats obtenus dans le chapitre précédent, nous avons considéré plusieurs modèles de prédiction, de différents stades de développement visibles du champignon, à savoir l'apparition des différents symptômes à l'échelle de la lésion. Cette approche nous a permis de nous affranchir de l'effet du climat sur la phénologie du caféier, ce que ne permet pas le choix d'indicateurs tels que l'incidence et la sévérité. Pour tester notre hypothèse, un essai a été mis en place au Costa Rica sur trois sites à différentes altitudes et sous différentes influences océaniques afin de couvrir d'importantes fluctuations du mésoclimat. Le microclimat y a été mesuré en continu à l'aide de stations météorologiques et un suivi hebdomadaire des lésions a été réalisé pour connaître les dates d'apparition des différents symptômes, correspondant aux différentes étapes de développement de l'épidémie. A l'aide d'un outil statistique développé sur le bananier (Bugaud et al. 2015), nous avons cherché à déterminer, sans *a priori*, les combinaisons de variables microclimatiques responsables de l'apparition des lésions, de la sporulation et de la croissance de leur aire infectieuse, afin de développer des modèles de prédiction pour chacun de ces risques.

Ce chapitre correspond à l'article :

Merle, I., Tixier, P., Virginio Filho, E.M., Cilas, C., Avelino, J. Forecast models of coffee leaf rust symptoms and signs based on identified microclimatic combinations in coffee-based agroforestry systems in Costa Rica. *Crop Protection. Accepted: 12/2019.*

Forecast models of coffee leaf rust symptoms and signs based on identified microclimatic combinations in coffee-based agroforestry systems in Costa Rica

Isabelle Merle ^{a, b, *}, Philippe Tixier ^{c, d}, Elías de Melo Virginio Filho ^e, Christian Cilas ^{b, f}, and Jacques Avelino ^{a, b, e, g}

^a CIRAD, UPR Bioagresseurs, 30501 Turrialba, Costa Rica

^b Bioagresseurs, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

^c CIRAD, UPR GECO, F-34398 Montpellier, France

^d GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

^e CATIE, 7170, Cartago, Turrialba, 30501, Costa Rica

^f CIRAD, UPR Bioagresseurs, F-34398 Montpellier, France

^g IICA AP. 55, 2200 Coronado, San José, Costa Rica

Corresponding author: E-mail: isabelle.merle@protonmail.com

3.1. Abstract

Coffee leaf rust is a polycyclic disease that causes severe epidemics impacting yield over several years. For this reason, since the 1960s, more than 20 models have been developed to predict different indicators of the disease's development and help manage it. In existing models, standardized periods of influence of the meteorological predictors of the disease are determined *a priori*, based on strong assumptions. However, the appearance of a symptom or sign can be influenced by complex combinations of meteorological variables acting at different times and for different durations. In our study, we monitored a total of 5400 coffee leaves during a year and a half, in different agroforestry systems, in order to detect the onset dates of the disease symptoms, such as lesion emergence, and signs, such as sporulation and infectious area increase. In these agroforestry systems, we also recorded microclimate. We statistically identified the complex combinations of microclimatic variables responsible for changes in lesion status to construct three models predicting lesion emergence probability, lesion sporulation probability and growth of its infectious area. Our method allowed the identification

of different microclimatic variables that fit well with the knowledge about the coffee leaf rust biology. Minimum air temperature from 20 to 18 days before a lesion emergence explained the status change from healthy to emergence of visible lesion, possibly because the short germination phase is stimulated by low temperatures. We also found a unimodal effect of rainfall over a period of 10 days, 33 days before lesion emergence, with a maximum at 10 mm. Below this threshold, uredospore dispersal is efficient, increasing the lesion appearance probability; above this threshold, wash-off effects on uredospores probably occurs, decreasing the probability of lesion emergence. In addition, we identified microclimatic variables whose influence on coffee leaf rust had not been described before. These variables are likely to be involved in the internal development phases of the disease in the coffee leaves: (1) unimodal effects of maximum air temperature in different periods on sporulation and infectious area growth (2) positive and unimodal effects of rainfall in different periods on sporulation and (3) a negative effect of leaf thermal amplitude in different periods on lesion emergence, sporulation and infectious area growth. Although these models do not provide predictors of the level of disease attack, such as incidence, they provide valuable information for warning systems and for mechanistic model development. These models could also be used to forecast risks of infection, sporulation and infectious area growth and help optimize treatment recommendations.

Keywords: *Hemileia vastatrix*, *Coffea arabica*, weather-based statistical modeling, daily temperature, daily rainfall

3.2. Introduction

The anticipation of disease outbreaks requires knowledge of the drivers that trigger them. This knowledge can then be used to develop decision-support tools to assist farmers and thus reduce risks (Krause and Massie, 1975). Forecasting the risk of an epidemic is even more important if this epidemic leads to economic and social crises due to multiyear repercussions, as in the case of perennial crops (Cerdeira et al., 2017) and if producers are highly vulnerable. This was the case in Central America in 2012 when a severe epidemic of coffee leaf rust caused the loss of about 20% of Arabica coffee production and resulted in the declaration of a state of emergency in three countries in the region (Avelino et al., 2015). In response to this crisis, immediate measures for damage assessment, plantation rehabilitation and stakeholder training

were implemented in 2013 as part of a regional project led by the Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA) and Programa Cooperativo Regional para el Desarrollo Tecnológico y Modernización de la Caficultura (PROMECAFE) in collaboration with coffee-related institutes in the region. This project was financially supported by the European Union from 2017 through the Central American Program for the Integral Management of Coffee Rust (PROCAGICA), having among its objectives the development of an early warning system for the region based on surveillance and coffee leaf rust forecasting. Despite the influence of economic and social factors on plant disease outbreaks (Almeida, 2018), meteorological anomalies were considered as one of the main triggering factors of the 2012 coffee leaf rust epidemic (Avelino et al., 2015). However, predicting disease development remains a challenge, even when focusing on meteorological variables (Cunniffe et al., 2015), and different modeling approaches can be used to develop predictive models. These approaches are often grouped into three categories: statistical models, mechanistic models and machine learning models (Siettos and Russo, 2013). The choice of an approach depends on the purpose of the model, the knowledge available on the disease and disease detection difficulties.

Statistical models depend on database analysis to describe the relationships between environmental conditions and the development of the disease characterized by symptoms, visible disease effects on the plant such as a chlorosis, and signs, physical evidence of the pathogen such as spores. These models thus have a domain of definition and are not easily generalizable. Mechanistic models have an explanatory purpose since they use equations describing the different stages of the disease's development (de Wolf and Isard, 2007). These models are therefore generalizable but require a significant amount of knowledge on the biology of the pathogen and substantial work for parameterization purposes. Finally, machine learning models make it possible to take a larger number of variables and their combinations into account for prediction but must be developed based on a learning process with a very large database. Most machine learning algorithms are considered as so-called “black box” systems, too complex to provide a biological explanation of the effects of predictors (Rudin, 2019) and often limiting the user's ability to understand the results obtained (Krause and Massie, 1975).

Another important difference between the mechanistic approach and the other approaches for developing weather-based models is that statistical models and machine learning models require assumptions on the periods of action of these meteorological variables. In the field, monitoring the development of plant diseases is based on the observation of symptoms and signs and the calculation of indicators such as incidence and severity, which depend on both the development of the disease and its host (Ferrandino, 2008). These variables are the result

of several phases of the pathogen's development cycle. For example, for a coffee rust lesion to appear on a leaf, the fungus has to complete uredospore dispersal, deposition on the upper surface of the leaf, migration to the under surface, germination, germinative tube growth, apressorium formation to enter the leaf via a stomata and tissue colonization. Since these phases have varying durations and occur at different times, the influencing meteorological variables should affect disease at different times and during varying durations. This is even truer when considering disease descriptors such as incidence and severity that include the host plant dynamic, itself under the influence of meteorological variables.

In the case of coffee leaf rust, the first proposed models were multiple linear regressions between the average of minimum and maximum temperatures over incubation times (Kushalappa and Martins, 1980) or disease latency (Kushalappa and Martins, 1980; Santacreo et al., 1983; Tronconi et al., 1995). Because these experiments were based on inoculations, it might be logical not to consider variables such as rain or humidity driving uredospore dispersal, deposition and germination phases. These equations were simple but different from one site to another, indicating that they were not generalizable. These equations also considered linear effects of temperature, while controlled studies had already shown several unimodal effects of temperature on disease development (Kushalappa et al., 1983; Nutman et al., 1963). Subsequently, the models built incorporated a wide range of meteorological variables, sometimes comparing the influence of several periods (Alfonsi et al., 1974; Kushalappa, 1981; Pinto et al., 2002) but not carrying out a complete exploration of all the possible periods (Table 1). However, these studies had revealed the importance of choosing the periods of influence of meteorological variables. In addition, variables characterizing the host and quantifying the inoculum stock were considered as a way for model improvement. Further, to improve the models, incidence curves were linearized in order to estimate the apparent infection rate of coffee leaf rust and then study the influence of weather conditions on this rate (Pedro, 1983). In those years, the most advanced model was built by Kushalappa et al. (1983, 1984). These authors developed a semi-mechanistic model in which the necessary conditions for the development of monocyclic processes were quantified and summarized in a single synthetic variable to explain the growth rate of the disease. The final modeling step was still a regression with unimodal effects of the dependent synthetic variable on the growth rate. The models developed produced recommendations regarding the appropriate dates of fungicide sprays (Kushalappa et al., 1986). The implementation of this modeling approach in Mexico led to different models from those obtained in Brazil, indicating once again their instability (Holguín, 1987).

Since 1991, most studies have focused on predicting the incidence of the disease or the infection risk rather than variables reflecting the different phases of rust development (Table 1). Since the 2000s, most models have been generated using regression trees (Avelino et al., 2006) and machine learning methods such as the support vector machine (Luaces et al., 2010), neural networks (Pinto et al., 2002), decision trees (Meira et al., 2008, 2009), fuzzy decision trees (Cintra et al., 2011) and Bayesian networks (Perez-Ariza et al., 2012). These modeling approaches have enabled inclusion of a larger number of variables (Table 1), particularly cropping practices such as fertilization and fungicide sprays (Corrales et al., 2016, 2015). However, in all cases, the periods during which the meteorological variables were considered to explain the disease were defined *a priori*, based on strong assumptions: monthly averages of meteorological variables were chosen that did not reflect the short duration of certain stages of the fungus's development. One recent study revisited mechanistic approaches, inspired by survival analysis through calculation of instantaneous risk averages as a function of meteorological variables (Bebber et al., 2016). Another recent study focusing on coffee leaf rust prediction used the same concept of linearization of coffee leaf rust incidence used by Kushalappa in 1981 and Pedro in 1983 to study the effect of three possible periods of influence of meteorological variables (Hinnah et al., 2018) (Table 1).

We propose that improving the accuracy of prediction models does not necessarily require taking more variables into account but rather identifying the precise combinations of meteorological variables that cause onset of symptoms and signs. This approach would help us arrive at a model with a balance between the simplicity to facilitate its use and the complexity to provide sufficient precision. For coffee-based agroforestry systems, another point of improvement in prediction accuracy is to understand how shade modifies the microclimatic drivers of coffee leaf rust development, as meteorological variables are monitored by stations in full sunlight. Few of the studies cited have considered the effect of shading in their model (Avelino et al., 2006; Corrales et al., 2016, 2015; de Moraes et al., 1976). This is certainly due to the major modernization of coffee plantations after the 1970s that led to the conversion of many diversified agroforestry systems into monoculture systems, as in Brazil (Jha et al., 2014). However, agroforestry is considered as a necessary practice in the future to cope with climate change: it buffers extreme temperatures and reduces soil moisture fluctuations, for example (Lin, 2007). Better understanding shade effects on microclimate could be useful to select appropriate shade trees that help cope with climate change and regulate coffee leaf rust, if the critical microclimatic variables and periods of influence of the microclimate were determined.

Table 1

Weather-based predictive models of coffee leaf rust development

Variable to forecast	Studied period for climatic variables	Number of tested variables			References
		Weather	Rust	Host and practices	
Latency period	Latency period	2	0	0	Rayner 1961 Kushalappa and Martins 1980 Santacreo et al. 1983 Tronconi et al. 1995
		2	0	1	de Moraes et al. 1976
Incubation period	Incubation period	2	0	0	Kushalappa and Martins 1980 Tronconi et al. 1995
Number of lesions per leaf	Over last 15, 30 or 45 days	3	0	1	Alfonsi et al. 1974
Proportion of rust area	Over the last 40 days	1	2	0	Kushalappa and Chaves 1980
Apparent infection rate over 28 days	Over last 14 days or from 28 to 14 days before	4	2	1	Kushalappa 1981
	Mechanistic approach	4	2	1	Kushalappa et al. 1983
		4	2	2	Kushalappa et al. 1984 Holguín 1987
Apparent infection rate over 15 days	Over last 15 days	5	0	0	Pedro 1983
Incidence	Over last 15, 30, 45 or 60 days	8	0	1	Pinto et al. 2002
	Over the year	1	1	> 40	Avelino et al. 2006
Class of monthly incidence variations	Latency period	> 10	0	2	Meira et al. 2008
		> 10	0	1	Meira et al. 2009
		> 10	1	1	Cintra et al. 2011
Class of incidence	Over last 45 days	> 10	1	2	Luaces et al. 2010
		> 20	1	2	Perez Ariza et al. 2012
	Last month and last two months	6	0	7	Corrales et al. 2015, 2016
Month average of daily infection risk	Mechanistic approach	2	0	0	Bebber et al. 2016
Apparent infection rate over 30 days	Periods of 30 days, 90 days before, 60 days before and 30 days before	> 10	0	2	Hinnah et al. 2018
Incidence	Last 28 days	4	0	6	Liebig et al., 2019

In our study, we tried to determine, without using *a priori* assumptions, which combinations of microclimatic variables are responsible for the onset of coffee leaf rust symptoms and signs. We applied a method developed in Bugaud et al. (2015), inspired by the Window Pane approach introduced by Coakley and Line (1982), and already used to find the microclimatic periods that influence abundance of banana thrips (Carval et al., 2015), pineapple acidity (Dorey et al., 2016) or the onset of symptoms and signs of cocoa moniliasis (Leandro-Muñoz et al., 2017). These identified microclimatic variables were used to build three models: risks of lesion occurrence, sporulation and infectious area growth. The separation into several models had the benefit of simplifying the interpretation of the microclimatic combinations identified as well as predicting specific risks that imply different recommendations in terms of chemical control.

3.3. Material and methods

Field locations

To observe a large range of microclimatic conditions, the trial was set up in coffee plots located in experimental sites distributed in a gradient of three altitudes over a 15-month period, from May 2017 to July 2018. The first site was the long-term trial of coffee-based agroforestry systems established by the Tropical Agricultural Research and Higher Education Center (CATIE, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza) in Turrialba, Costa Rica (9°53'44'' latitude north, 83°40'7'' longitude west) at an altitude of 600 m.a.s.l. The second site was a coffee-based agroforestry plot established by the Costa Rican Coffee Institute (ICAFE, Instituto del Café de Costa Rica) in Barva de Heredia, Costa Rica (10°2'9'' latitude north, 84°8'11'' longitude west) at an altitude of 1180 m.a.s.l. The third site was located in the plantation of a coffee grower living in Aserri (9°50'54'' latitude north, 84°6'0'' longitude west), at an altitude of 1500 m.a.s.l., that trial beginning in September 2017, four months later than the others.

Experimental design

The trial was carried out on four plots: two in Turrialba, one in Heredia and one in Aserri. The two selected plots in Turrialba had the same agronomic management except for the agroforestry practice, which offered different microclimatic conditions: one exposed to full sunlight; the other, in an agroforestry system based on poró (*Erythrina poeppigiana*). The plots

located in Heredia and Aserrí were also agroforestry systems, based on *E. poeppigiana* in Heredia and *E. poeppigiana* combined with trees of the citrus family in Aserrí. In each plot, the coffee variety planted was susceptible to most rust races and was managed without fungicides to monitor natural behavior of coffee leaf rust. Each plot consisted of a minimum of six rows of coffee plants, with 2 m between rows and a dozen coffee plants per row, with 1-m spacing. To avoid a potential border effect, we selected the six central plants of the three central rows of each plot to monitor the coffee leaf rust, totaling 18 coffee plants per plot. In January 2018, in the plots located in Turrialba and Heredia, most of the selected plants were exhausted and deteriorated by coffee leaf rust so were replaced by new ones. Since they were selected later, in September 2017, the coffee plants of the plot in Aserrí were conserved for the 2018 monitoring. As shown in Figure 1, the Heredia and Aserrí sites, under Pacific influence, faced a dry season from January to April 2018, while Turrialba site, under Caribbean influence, did not experience a significant dry season during the experiment. On average, higher elevation sites were those where the lowest daily minimum and maximum temperatures were measured.

Field monitoring of coffee leaf rust symptoms and signs and inoculum stock assessment

Every month, three branches per coffee plant (one branch in each of three coffee plant strata) were selected and, from each branch, a node of young healthy leaves was labelled. This helped us renew the stock of healthy leaves periodically. These selected pairs of leaves were then observed weekly over a two-month period and photographed weekly from the onset of the first visible symptom of the disease. The photographs were then analyzed by image processing with the ImageJ software (Schindelin et al., 2015) (Figure 2). Thanks to image processing analysis, we were able to measure the lesion surfaces (symptoms and signs), from a size of 0.001 cm². This method allowed a nondestructive monitoring of lesions over time and thus to record the history of each lesion: the week it was detected, the week the first uredospores appeared, the size of its infectious area each week. Finally, focusing on lesions rather than measuring indicators such as incidence and severity allowed us to avoid the effects of host growth dynamics on the disease. Because previous studies have shown that coffee fruit load can affect the leaf physiological resistance to the fungus (Eskes and Souza, 1981), we counted the number of fruiting nodes of each coffee plant studied.

Each month, to estimate the inoculum amount present in the plot, we selected 18 branches different from those used for coffee leaf rust symptoms and signs: one per selected coffee plant and six branches per foliar stratum. On these branches, every leaf with coffee leaf rust lesions

showing uredospores was photographed. The rust area with uredospores was measured using the ImageJ software. The total area per branch was calculated and averaged over the 18 branches selected in each plot. This average was considered as a proxy for inoculum stock (Kushalappa, 1981; Merle et al., 2019).

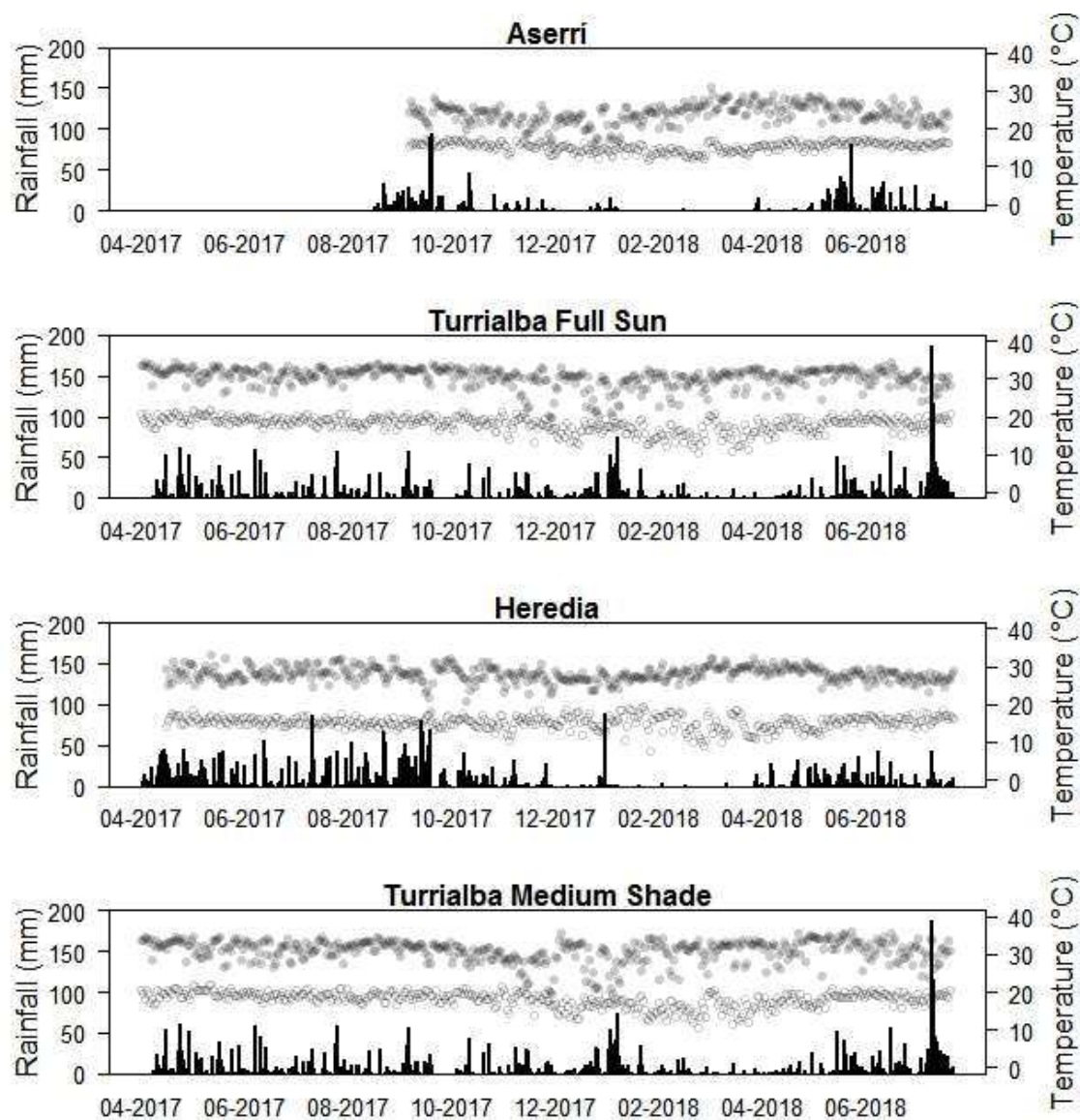


Figure 1. Graphics showing daily rainfall (black bar plot) and daily minimum (empty grey points) and maximum (solid grey points) air temperatures measured by the weather stations in the four plots from May 2017 to July 2018. In Turrialba, for both coffee plots in full sun and under medium shade, there was only one rain gauge, set in the full sun coffee plot.

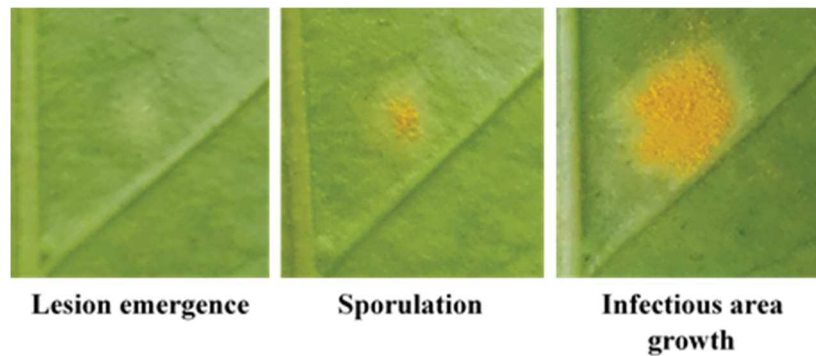


Figure 2. Symptoms and signs of *Hemileia vastatrix* on the under-side of a coffee leaf. Photographs by Steven Cerdas Hernandez taken in Turrialba the 7th, the 14th and June 28, 2017 from left to right.

Microclimatic data recording

Microclimate data were recorded using Campbell CR1000 (Campbell Scientific) data loggers placed in the center of each of the four experimental plots. Each station was equipped with a data logger connected to the following nine sensors:

- a rain gauge placed 2 m high and far from shade trees (TE525MM, accuracy 0.1 mm),
- an air temperature and relative humidity sensor positioned at 1.5 m high (HMP45C),
- four leaf wetness sensors at 1.2 m high and oriented in four different directions (Dielectric LWS),
- three T-type thermocouples (copper/constantan) giving the average temperature of three leaves each, chosen in three coffee plants and three different strata in each coffee plant (Miller, 1971).

Climatic data were recorded every 5 s by the sensors and their minimum, maximum and average values were stored every 30 min. Data were retrieved weekly from the data loggers using PC200W 4.5 Datalogger Support Software (Campbell Scientific).

Variables description

A total of 5400 leaves were monitored over all the 2-month periods, from May 2017 to July 2018. Among the total of appeared coffee leaf rust lesions, 95% ranked from the first to 25th lesion on a leaf. We therefore considered that 25 sites per leaf were available for coffee leaf rust lesion emergence. On each of the monitoring dates, each new lesion implied a change in status for a site from “healthy” to “infected”. Once the lesion appeared, this site was no longer available on the following dates because it could not become infected again. The variable

presence or absence of a new coffee leaf rust lesion per foliar site (*NewLesion*) was used as a response variable to build a model forecasting the lesion emergence probability per foliar site (Figure 2). That means that at leaf scale, the predicted number of new lesions emerged is equal to this probability multiplied by the 25 foliar sites. The date of emergence of each lesion was used to compute the lesion's age, indicated in days but with a weekly accuracy due to the monitoring frequency (*LesionAge*). At each monitoring date, a lesion with no uredospores had the possibility to change its status from “infected” to “infectious”. The variable presence or absence of uredospores (*Sporulation*) on the lesions was used to build a model forecasting the probability of uredospore emergence (Figure 2). The last model aimed to predict the infectious area (*InfectiousArea*) of the lesions. In order to reduce the error about the date of site status change, we considered that this date was the middle date between the date when the change was observed and the previous monitoring date.

These three variables describing coffee leaf rust development were explained as a function of these basic daily microclimatic variables: air minimum temperature, maximum temperature and thermal amplitude (*TaMin*, *TaMax*, *TaAmp*, respectively) as well as coffee leaf minimum temperature, maximum temperature and thermal amplitude (*TcMin*, *TcMax* and *TcAmp* respectively), relative humidity amplitude (*RHAmp*), total rainfall (*Rainfall*), rainfall duration (*FreqRain*) and leaf wetness duration from 6 am to 11 am (*FreqLW6to11*) and from noon to 6 p.m. (*FreqLW12to18*) (Table 2). By night, the leaves were always wet in our study sites because of dew. That is why we did not consider leaf wetness duration during the night. In addition, we chose to study the morning and the afternoon separately for leaf wetness to better consider the preinfectious processes: germination usually starts in the late afternoon and continues during night, and appressorium and penetration into the leaf occur soon in the morning (Rayner, 1961). Additional variables were measured because of their known effect on coffee leaf rust development: the average inoculum stock per branch at plot level, estimated weekly by linear interpolation from monthly data (*Inoculum*), the age of the lesions (*LesionAge*), the coffee leaf stratum that marked leaves belonged to (*LeafStratum*) and the number of fruiting nodes per coffee plant (*PlantFruitLoad*) (Table 2).

Table 2

Description of the three forecasted variables on rust development and their explanatory variables including microclimatic descriptors

Dependent variables	Description	Unit	Range
NewLesion	Presence/absence of a new rust lesion per leaf site	-	0 or 1
Sporulation	Presence/absence of uredospores on each rust lesion	-	0 or 1
InfectiousArea	Area with uredospores per lesion	cm ²	[0.001;0.535]
Explanatory variables	Description	Unit	Range
Inoculum	Area with uredospores per branch averaged per plot	cm ²	[0;3.9]
LesionAge	Time since the lesion emergence	days	0, 7, 14, 21, 28, 35, 42, 49
InfectiousArea _{day-7}	Past area with uredospores per lesion (7 days ago)	cm ²	[0.001;0.295]
LeafStratum	Coffee leaf stratum (Bottom; Middle; Top)	-	-
PlantFruitLoad	Plant fruiting nodes	-	[0;1793]
Rainfall	Daily rainfall	mm	[0;186.9]
FreqRain	Daily number of rainy hours	-	[0;24]
TaMin	Daily minimum air temperature	°C	[7.5;21.9]
TaMax	Daily maximum air temperature	°C	[15.5;35.9]
TaAmp	Daily amplitude of air temperature	°C	[1.9;22.9]
RHAmp	Daily amplitude of relative humidity	%	[0;87.8]
TcMin	Daily minimum leaf temperature	°C	[8.4;22.0]
TcMax	Daily maximum leaf temperature	°C	[15.5;41.3]
TcAmp	Daily amplitude of leaf temperature	°C	[1.6;28.8]
FreqLW6to11	Leaf wetness duration from 6am to 11am	h	[0;6]
FreqLW12to18	Leaf wetness duration from 12am to 6pm	h	[0;7]

Statistical analysis

We performed a two-step analysis. For each microclimatic variable (*MicroclimVar*), we first needed to identify which periods better explained each of the three studied dependent variables: *NewLesion*, *Sporulation* and *InfectiousArea*. A period is defined by a duration (D) and a time before status change (T) (from a healthy foliar site to the emergence of a lesion, from a latent lesion to an infectious lesion, from the past infectious area to the current infectious area). The method used described by Bugaud et al., in 2015, proceeds as follows: (1) we calculated, over all the possible periods (T ranges from 1 to n and, for each time T, D ranges from 1 to T), the explanatory microclimatic variables $MicroclimVar_{TxDy}$, defined as the daily averaged microclimatic variable (Table 2) over a y-days period starting x days before the symptom or sign onset (2) each of these explanatory variables was included in a generalized

linear model (GLM) to explain *NewLesion*, *Sporulation* and *InfectiousArea* with different distributions depending on the dependent variable (see Eqs. (1)–(3)); for rainfall and temperatures, which generally have a nonlinear effect, we tested their unimodal form; (3) explanation level provided by the variables was then assessed by the difference between the Akaike information criterion (AIC) of the model with the microclimatic variable and the AIC of a specific reference model without this variable (see following equations); AIC is an indicator of “relative goodness of fit of a statistical model for a given data set” (Akaike, 1973); (4) the variable whose model maximized the difference, i.e. the most explanatory variable, was retained in the second step. Considering the second selection criterion of the Window Pane approach mentioned by Pietravalle et al. (2003), consecutive periods, i.e. same duration but a starting day differing by one day or same starting day but a duration differing by one day should result in similar AIC due to autocorrelations between these periods. The last selection criterion (Pietravalle et al., 2003) was the similarity of the selected periods between related microclimatic variables such as leaf and air temperatures.

$$NewLesion \sim PastInoculum + MicroclimVar_{Tx Dy} \quad (binomial\ GLM) \quad (1)$$

$$reference\ model: NewLesion \sim PastInoculum \quad (binomial\ GLM)$$

$$Sporulation \sim LesionAge + MicroclimVar_{Tx Dy} \quad (binomial\ GLM) \quad (2)$$

$$reference\ model: Sporulation \sim LesionAge \quad (binomial\ GLM)$$

$$InfectiousArea \sim InfectiousArea_{day-7} + MicroclimVar_{Tx Dy} \quad (gaussian\ GLM) \quad (3)$$

$$reference\ model: InfectiousArea \sim InfectiousArea_{day-7} \quad (gaussian\ GLM)$$

We included a variant in this general method by incorporating in the models some variables that necessarily explain *NewLesion*, *Sporulation* or *InfectiousArea*. Hence, in the models for explaining *NewLesion*, we incorporated a variable called *PastInoculum* (see Eq. (1)). This variable represents the averaged inoculum stock available in a specific period before the observation of new coffee leaf rust lesions. This inclusion seemed appropriate as no infection can occur without inoculum. We did not choose an arbitrary period. On the contrary, we used the same method previously described to identify the best past inoculum period to explain *NewLesion* (see Eq. (4)). In the models used, we considered the coffee leaf stratum because incidence and severity, and hence quantity of uredospores, have been reported to be higher in the low coffee tree strata (Avelino et al., 1991; Villegas-García and Baeza-Aragón, 1990).

$$\begin{aligned} \text{NewLesion} &\sim \text{LeafStratum} + \text{Inoculum}_{\text{period}} && (\text{binomial GLM}) \quad (4) \\ \text{reference model: NewLesion} &\sim \text{LeafStratum} && (\text{binomial GLM}) \end{aligned}$$

Similarly, for the sporulation model, the age of the lesion (*LesionAge*) entered in the model since an older lesion has a higher probability of sporulating than a younger one (see Eq. (2)). In the last model, for *InfectiousArea* modeling, we included the past infectious area of the lesion (one week before): *InfectiousArea*_{day-7} (see Eq. (3)). This variable is the lesion infectious area (*InfectiousArea*) measured at the previous monitoring date, so it is a reference for infectious area growth.

The second step consisted of building complete generalized linear models (GLMs) for *NewLesion*, *Sporulation* and *InfectiousArea* by including the best microclimatic variables identified in Step One. Only uncorrelated predictors were included in the models. For that purpose, we analyzed the correlation between variables and discarded those with $R^2 > 0.49$ (Dormann et al., 2012). We also used biological criteria to finalize certain choices for several variables. The variable *PlantFruitLoad* was included in all of the models for its possible effects on coffee leaf rust development (López-Bravo et al., 2012).

Prior to proceeding with the complete model step, the distributions of the selected variables were studied to focus on domains of definition with a sufficient number of observations. When there were interactions between variables, a division into submodels was performed using the “party” package (Hothorn et al., 2006), which builds a tree-based regression by recursive binary partitioning. The binomial models were then evaluated using the package pROC (Robin et al., 2011) that transforms the response variable into a binary response, finding the threshold that maximizes the area under the receiver operating characteristic (ROC) curve. The classification error is then determined by the confusion matrix. We evaluated the Gaussian models by building the regression between observed and predicted data. All statistical analyses were performed with R 3.5.1 (R Development Core Team, 2018) and with an alpha level of 0.05. Eqs. (1)–(4) and their reference models (Step One) and complete models (Step Two) were fitted with the GLM function in the lme4 package (Bates et al., 2015). The maximum likelihood of parameters was approximated by the Laplace method (Bolker et al., 2009).

3.4. Results

In the graphs generated in Step One of the analysis, the largest differences in AIC indicate a strong influence of the microclimatic variable averaged on the associated period (Figures. 3–6). Due to the second selection criteria (Pietravalle et al., 2003) and our approximation of symptom or sign onset by the midpoint of the two monitoring dates, the periods of influence were visible on the graphs by areas of higher AICs rather than punctual dots. Table 3 indicates the selected periods for each microclimatic variable: a starting date for the consideration of the variable (T), in days before foliar site status change, and duration in days (D). Only uncorrelated and significant variables were kept in the models. In the final models equations, we indicated the parameter estimates with Greek letters described in Table 4.

Predictive model of the probability of lesion emergence per foliar site

By exploring the influence periods of the inoculum stock on *NewLesion*, we were able to identify the best period of influence of *PastInoculum* (Eq. (1)): between five and three weeks before the lesion appeared (Figure 3).

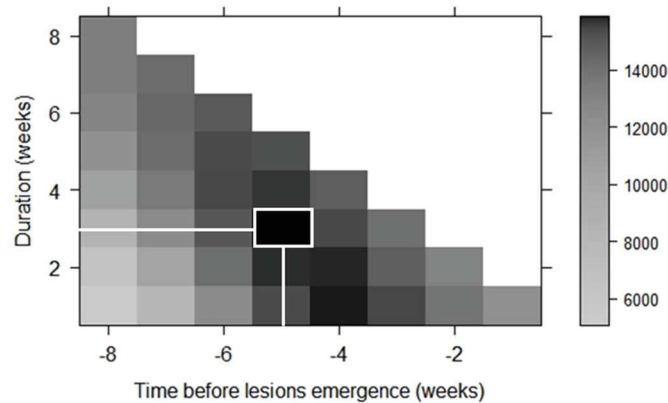


Figure 3. Inoculum stock influence on lesion emergence probability, per periods from one to eight weeks before the symptom detection (abscises) and for durations from one to eight weeks (ordinates). The scale on the right indicates the absolute difference between Akaike information criterion (AIC) of the model including the inoculum stock averaged over the considered periods (dates and durations) ($NewLesion \sim LeafStratum + Inoculum_{period}$) and AIC of its reference model without including the inoculum stock ($NewLesion \sim LeafStratum$). The highest AIC difference, labelled with a white square, indicates the period to be considered for inoculum stock that better explains the lesion emergence probability: 5 weeks before lesion emergence for 3 weeks. Code explanations are available in Table 2.

From the 26 microclimatic variables resulting from this first selection (Figure 4), only three uncorrelated variables were conserved and had a significant effect: the average daily rainfall recorded between 33 and 24 days before lesion emergence ($Rain_{T33D10}$), the average daily minimum leaf temperature recorded between 20 and 18 days before lesion emergence ($TcMin_{T20D3}$) and the average daily thermal amplitude of the leaves recorded between 20 and 10 days before lesion emergence ($TcAmp_{T20D11}$).

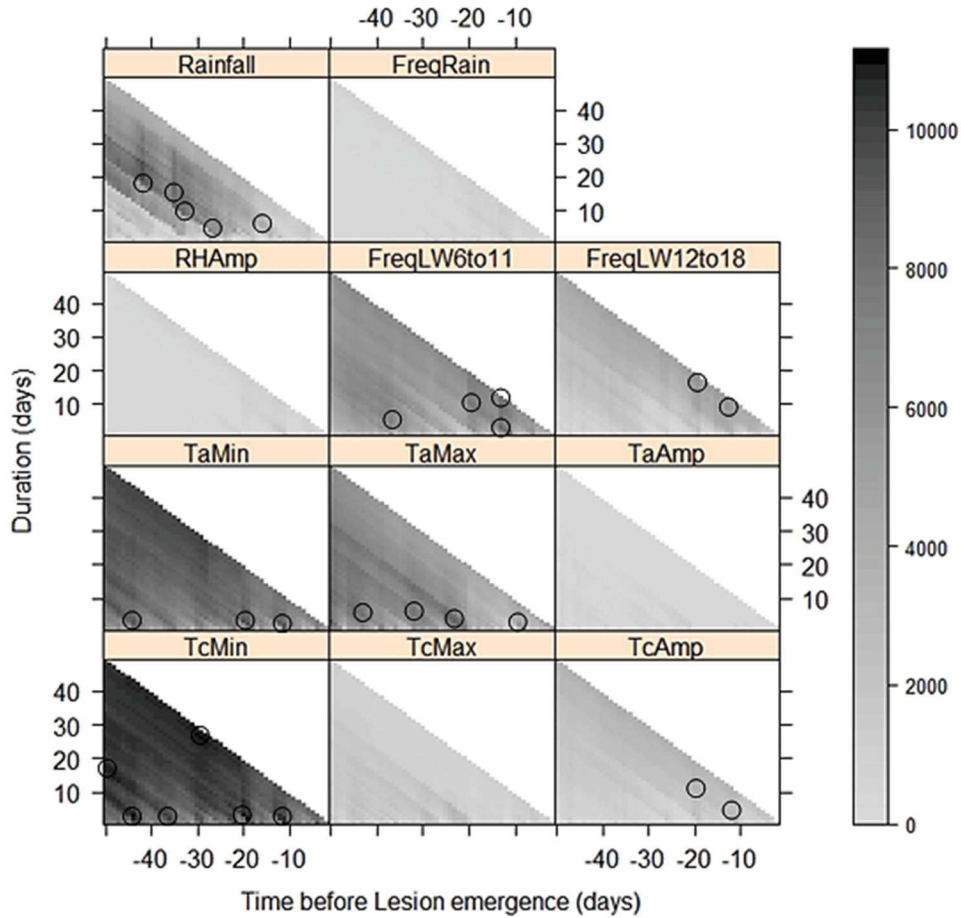


Figure 4. Influence of microclimatic variables on lesion emergence probability by foliar site, per periods from one to 50 days before the symptom detection (abscises) and for durations from one to 50 days (ordinates). The scale on the right indicates the absolute difference between Akaike information criterion (AIC) of the model including the microclimatic variable averaged over the considered periods (dates and durations) ($NewLesions \sim PastInoculum + MicroclimVar_{TxDy}$) and AIC of its reference model without including the microclimatic variable ($NewLesions \sim PastInoculum$). The highest AIC differences, labelled with black circles, indicate the periods, to be considered for the microclimatic variable, that better explain the lesion emergence probability.

Prior to design of the complete model, we removed the microclimatic data combinations not well-represented in the distributions of these variables (Figure 7). The final data sets of models A1 and A2 contained 223 945 and 347 491 observations respectively. We found interactions including the average rainfall recorded between 33 and 24 days before lesion emergence ($Rain_{T33D10}$). Because this variable had a unimodal effect, we created two models (A1 and A2) based on two rainfall classes determined by the tree-based regression built by recursive binary partitioning: ≤ 4 mm per day and > 4 mm per day.

Model A1 ($n = 223945$, $Rain_{T33D10} \leq 4$ mm):

$$NewLesion = \frac{\exp(x)}{1 + \exp(x)} \quad \text{with } x = +\alpha_{1.1} + \alpha_{1.2} \times PastInoculum + \alpha_{1.3} \times Rain_{T33D10} + \alpha_{1.4} \times TcMin_{T20D3} + \alpha_{1.5} \times TcAmp_{T20D11}$$

Model A2 ($n = 347491$, $Rain_{T33D10} > 4$ mm):

$$NewLesion = \frac{\exp(x)}{1 + \exp(x)} \quad \text{with } x = +\alpha_{2.1} + \alpha_{2.2} \times PastInoculum + \alpha_{2.3} \times Rain_{T33D10} + \alpha_{2.4} \times (Rain_{T33D10})^2 + \alpha_{2.5} \times TcMin_{T20D3} + \alpha_{2.6} \times (TcMin_{T20D3})^2 + \alpha_{2.7} \times TcAmp_{T20D11}$$

In both models, *PastInoculum* showed a positive effect on *NewLesion* ($p < 0.0001$). In model A1, the effect of the $Rain_{T33D10}$ variable was positive ($p < 0.0001$) (Figure 8A1), while its effect was unimodal with a maximum around 10 mm in model A2 ($p < 0.0001$) (Figure 8A2). $TcMin_{T20D3}$ had a positive effect on *NewLesion* in model A1 ($p < 0.0001$) and a unimodal effect with a maximum of about 19.5 °C in model A2 ($p < 0.0001$). $TcAmp_{T20D11}$ negatively affected *NewLesion* in both models ($p < 0.0486$ in model A1 and $p < 0.0001$ in model A2). Predicted values of *NewLesion* as a function of $Rain_{T33D10}$, $TcMin_{T20D3}$, $TcAmp_{T20D11}$ and *PastInoculum* within the range of observed values are presented in Figure 8 (A1 and A2 graphs). After transformation into binary responses using classification thresholds of 0.0141 for the A1 model and 0.0590 for A2 model, the confusion matrix of models A1 and A2 indicated a classification error of 0.32 and 0.24, respectively. The *PlantFruitLoad* variable was not kept in the complete model because it did not improve the classification error of each of these models. Models A1 and A2 together expressed a root mean square error of 0.032 in predicting the lesion emergence probability, by plot and by date (Figure 9A).

Predictive model of sporulation probability of a coffee leaf rust lesion

We selected 23 microclimatic variables associated with a period (Figure 5), resulting from Step One of our analysis method, as the best predictors of *Sporulation*. Among these variables, only seven were conserved after removing the highly correlated ones (Table 3).

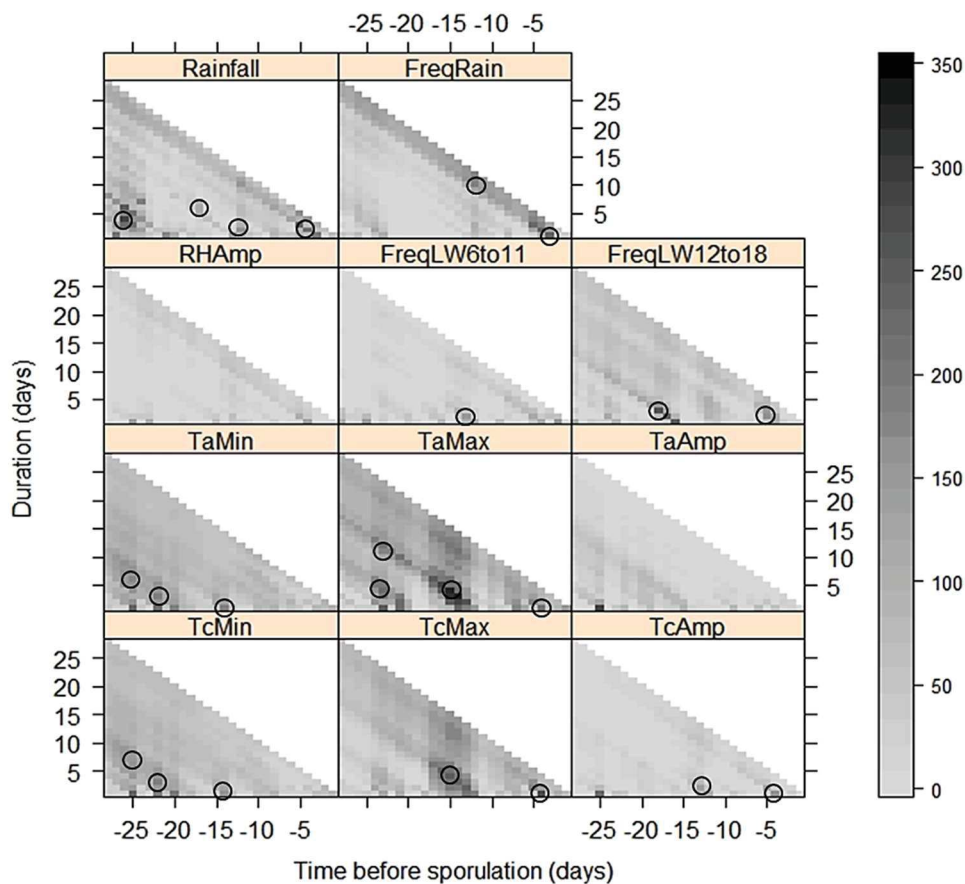


Figure 5. Influence of microclimatic variables on sporulation probability, per periods from one to 28 days before the sign detection (abscises) and for durations from one to 28 days (ordinates). The scale on the right indicates the absolute difference between Akaike information criterion (AIC) of the model including the microclimatic variable averaged over the considered periods (dates and durations) ($Sporulation \sim LesionAge + MicroclimVar_{TxDy}$) and AIC of its reference model without including the microclimatic variable ($Sporulation \sim LesionAge$). The highest AIC differences, labelled with black circles, indicate the periods, to be considered for the microclimatic variable, that better explain sporulation probability.

The complete model included four main microclimatic variables: the average daily maximum air temperature recorded between 15 and 12 days before lesion sporulation ($TaMax_{T15D4}$), the average daily rainfall recorded between 12 and 11 days before lesion sporulation ($Rain_{T12D2}$), the average daily rainfall recorded between five and three days before lesion sporulation ($Rain_{T5D3}$) and the average daily thermal amplitude of the leaves recorded four days before lesion sporulation ($TcAmp_{T4D1}$). Among the seven variables that influenced *Sporulation*, two variables were related to the pathogen and the host plant: *LesionAge* and *PlantFruitLoad*.

Model B ($n = 51539$):

$$Sporulation = \frac{\exp(x)}{1 + \exp(x)} \text{ with } x = +\beta_1 + \beta_2 \times LesionAge + \beta_3 \times (LesionAge)^2 + \beta_4 \times PlantFruitLoad + \beta_5 \times TaMax_{T15D4} + \beta_6 \times (TaMax_{T15D4})^2 + \beta_7 \times Rain_{T12D2} + \beta_8 \times Rain_{T5D3} + \beta_9 \times (Rain_{T5D3})^2 + \beta_{10} \times TcAmp_{T4D1}$$

In order to focus on a domain of definition with a sufficient number of observations, we first removed the microclimatic data combinations not well represented in the distributions, as described in Figure 7 for models A1 and A2. The final data set of model B contained 51 539 observations. *LesionAge* was the variable that most influenced *Sporulation* (Model B), with a maximum effect about 15 days before the date of foliar site status change ($p < 0.0001$). *PlantFruitLoad*, which characterizes host phenology, positively influenced *Sporulation* ($p = 0.0005$). The microclimatic variables $TaMax_{T15D4}$ and $Rain_{T5D3}$ showed a significant unimodal effect ($p < 0.0001$) on *Sporulation*, with respective maxima about 28 °C and 10 mm (Figure 8B). In addition, $Rain_{T12D2}$ had a positive effect on *Sporulation* ($p < 0.0001$), while $TcAmp_{T4D1}$ affected it negatively ($p < 0.0001$). Predicted values of *Sporulation* as a function of $TaMax_{T15D4}$, $Rain_{T5D3}$, $Rain_{T12D2}$, $TcAmp_{T4D1}$, *LesionAge* and *PlantFruitLoad*, within the range of observed values, are presented in Figure 8B. After transformation into binary responses using a classification threshold of 0.140, the classification error computed by the confusion matrix was 0.39 for this model. However, Model B expressed a root mean square error of 0.070 in predicting the sporulation probability, by plot and by date (Figure 9B).

Model forecasting coffee leaf rust lesion infectious area

For this last model, eight microclimatic variables were selected at the end of Step One (Figure 6). Of these variables, only three were kept after removing the highly correlated variables and only two had a significant effect in the complete model (Table 3).

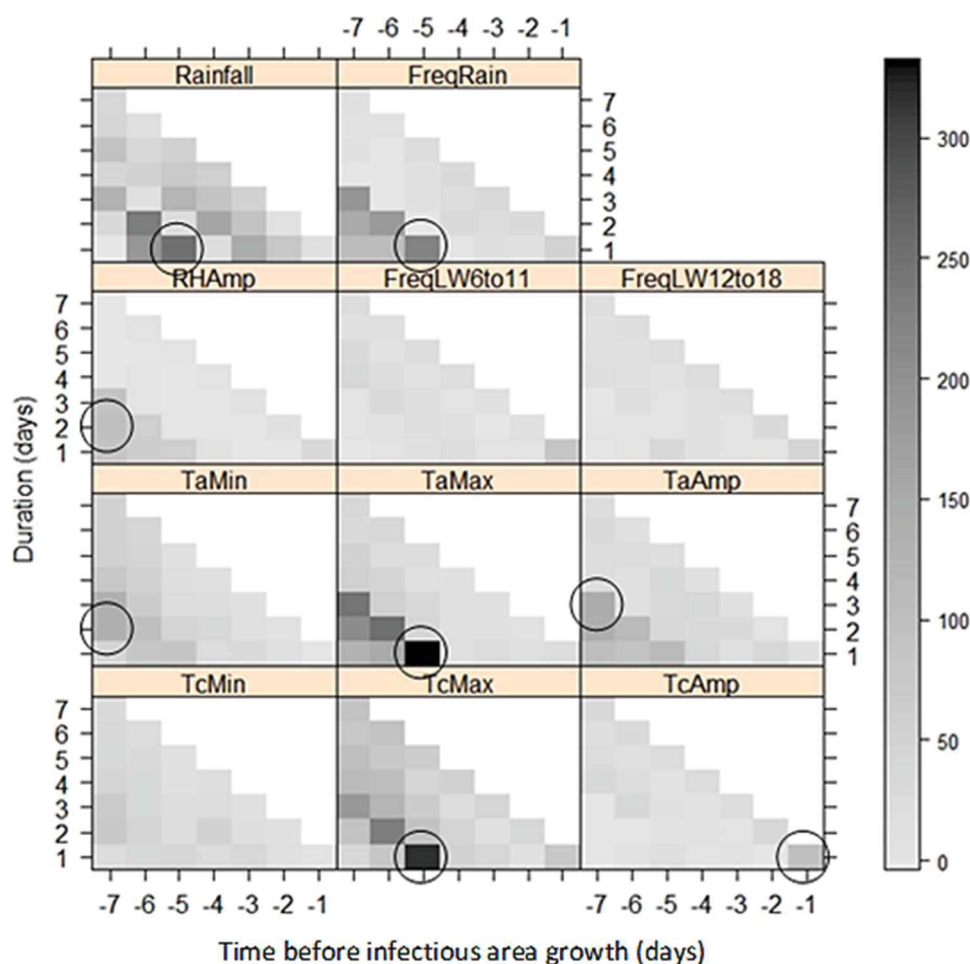


Figure 6. Influence of microclimatic variables on lesion infectious area growth, per periods from one to seven days before the lesion infectious area growth (abscises) and for durations from one to seven days (ordinates). The scale on the right indicates the absolute difference between Akaike information criterion (AIC) of the model including the microclimatic variable averaged over the considered periods (dates and durations) ($InfectiousArea \sim InfectiousArea_{day-7} + MicroclimVar_{TxDay}$) and AIC of its reference model without including the microclimatic variable ($InfectiousArea \sim InfectiousArea_{day-7}$). The highest AIC differences, labelled with black circles, indicate the periods, to be considered for the microclimatic variable, that better explain lesion infectious area growth.

Table 3

Microclimatic variables identified as the most explicative for each of the three models of rust development. The variables in bold are the ones conserved after removing the over-correlated variables ($r > 0.7$) and those underlined are the variables used in the full models.

Model	Microclimatic variables identified			
Lesion emergence probability	TaMin _{T11D1}	TcMin _{T11D1}	Rain _{T16D6}	FreqLW6to11 _{T13D3}
	TaMin _{T19D2}	<u>TcMin_{T20D3}</u>	Rain _{T26D3}	FreqLW6to11 _{T13D12}
	TaMin _{T44D3}	TcMin _{T28D25}	<u>Rain_{T33D10}</u>	FreqLW6to11 _{T20D11}
		TcMin _{T37D3}	Rain _{T35D17}	FreqLW6to11 _{T37D5}
	TaMax _{T9D2}	TcMin _{T44D3}	Rain _{T42D19}	
	TaMax _{T23D3}	TcMin _{T50D17}		FreqLW12to18 _{T13D10}
	TaMax _{T32D6}			FreqLW12to18 _{T19D16}
	TaMax _{T44D6}	TcAmp _{T11D2}		
		<u>TcAmp_{T20D11}</u>		
Sporulation probability	TaMin _{T14D1}	TcMin _{T14D1}	<u>Rain_{T5D3}</u>	FreqLW6to11 _{T13D2}
	TaMin _{T22D3}	TcMin _{T22D3}	<u>Rain_{T12D2}</u>	
	TaMin _{T25D7}	TcMin _{T25D6}	<u>Rain_{T17D5}</u>	FreqLW12to18 _{T5D2}
			Rain _{T26D4}	FreqLW12to18_{T18D3}
	TaMax _{T4D1}	TcMax _{T4D1}		
	<u>TaMax_{T15D4}</u>	TcMax _{T15D4}		FreqRain _{T3D1}
	TaMax _{T23D4}			FreqRain _{T12D10}
	TaMax _{T23D12}	<u>TcAmp_{T4D1}</u>		
Lesion infectious area		<u>TcAmp_{T13D2}</u>		
Lesion infectious area	TaMin_{T7D2}	TaAmp _{T7D3}	<u>TcAmp_{T1D1}</u>	Rain _{T5D1}
	<u>TaMax_{T5D1}</u>	TcMax _{T5D1}	RHAmp _{T7D2}	FreqRain _{T5D1}

Microclimatic variables (MV): TaMin; TaMax; TaAmp; TcMin; TcMax; TcAmp; RHAmp; FreqLW6to11; FreqLW12to18 are described in Table 2 and Rain is a shorter term for Rainfall. MV_{TxDy}: averaged daily microclimatic variable over a y-days period starting x days before the symptom or sign onset.

InfectiousArea was mainly explained by *InfectiousArea_{day-7}*. *TaMax_{T5D1}* had a unimodal effect, with a maximum of about 28 °C ($p < 0.0001$) (Figure 8C). *InfectiousArea* was also affected negatively by *TcAmp_{T1D1}* ($p < 0.0001$). *PlantFruitLoad* had no significant effect.

$$\begin{aligned}
 \text{Model C } (n = 16363): \text{ InfectiousArea} = & + \gamma_1 \\
 & + \gamma_2 \times \text{InfectiousArea}_{\text{day-7}} \\
 & + \gamma_3 \times \text{TaMax}_{\text{T5D1}} - \gamma_4 \times (\text{TaMax}_{\text{T5D1}})^2 \\
 & + \gamma_5 \times \text{TcAmp}_{\text{T1D1}}
 \end{aligned}$$

As we did for models A1 and A2, as shown in Figure 7, we selected domains of definition of $TaMax_{T5D1}$ and $TcAmp_{T1D1}$ in order to include combinations that represented the data well in model C. These definition domains are shown in Figure 8C. The final data set of model C contained 16 363 observations. Since this model had a Gaussian response, we did not use the confusion matrix. Model C expressed a root mean square error of 0.012 in predicting the lesion infectious area, by plot and by date (Figure 9C).

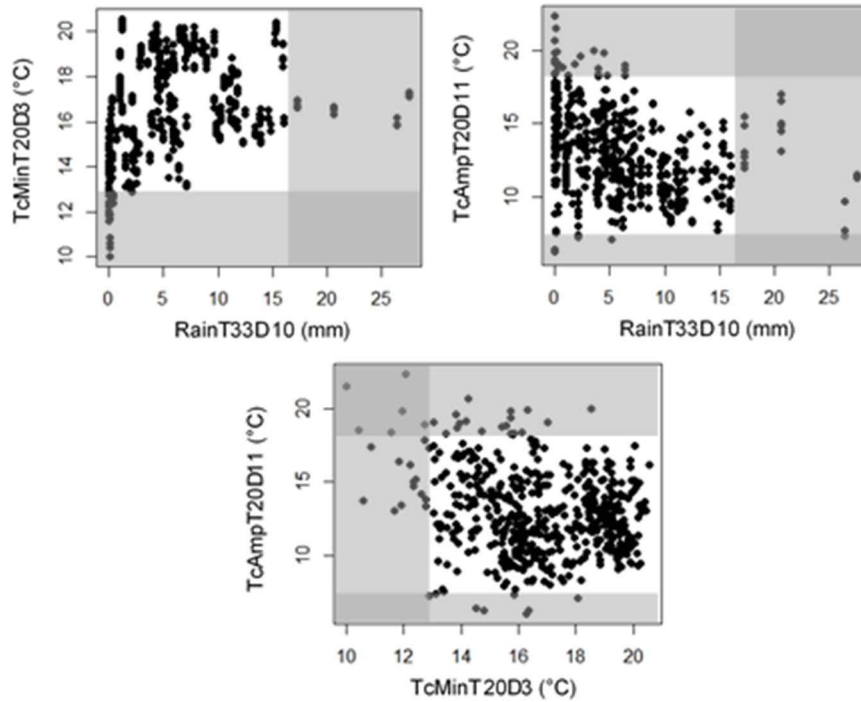


Figure 7. Graphs displaying the distributions of the microclimatic variables used to develop the complete model forecasting the lesion emergence probability by foliar site. Grey areas are removed ranges due to under representation of data. $TcMinT20D3$: averaged daily minimum leaf temperature over a period of three days starting 20 days before lesion emergence; $RainT33D10$: averaged daily rainfall over a period of 10 days starting 33 days before lesion emergence; $TcAmpT20D11$: averaged daily amplitude of leaf temperature over a period of 11 days starting 20 days before lesion emergence.

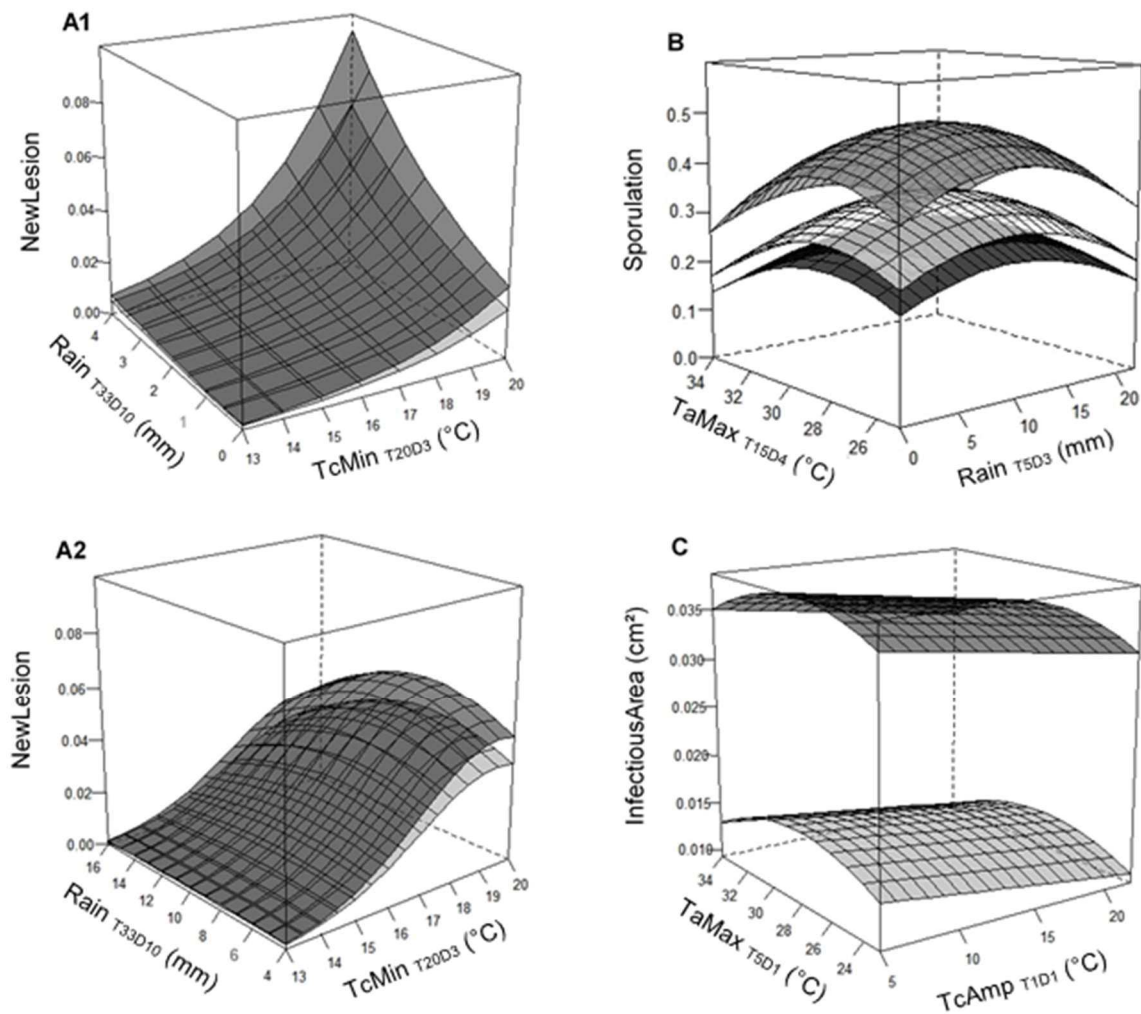


Figure 8. Predictions of models A1 and A2 (graphs A1 and A2) for the lesion emergence probability of one of the 25 leaf sites considered, model B for sporulation probability (graph B) and model C for lesion infectious area growth (graph C). Graphs A1 and A2 were presented among model's variation ranges of $Rain_{T33D10}$ and $TcMin_{T20D3}$, while $TcAmp_{T20D11}$ (ranges [6.2:17.9] in model A1 and [7.1:17.3] in model A2) was fixed to its mean and $PastInoculum$ (range [0:1.1] in model A1 and [0:3.8] in model A2) to its first (clear grey) and third quantiles (dark grey). Graph B was represented among variation ranges of $TaMin_{T15D4}$ and $Rain_{T5D3}$, while $Rain_{T12D2}$ (range [0:28.3]), $TcAmp_{T4D1}$ (range [5.9:18.9]) and $PlantFruitLoad$ (range [0:1150]) were fixed to their mean and $LesionAge$ (range [0:50]) was fixed to seven (clear grey), fifteen (grey) and 23 days (dark grey). Graph C was presented among variation ranges of $TaMax_{T5D1}$ and $TcAmp_{T1D1}$ and $InfectiousArea_{day-7}$ (range [0:0.295]) was fixed to its first (clear grey) and third quantiles (dark grey). All the variables are described in Tables 2 and 4.

Table 4

Description of the parameters estimate of the models A1, A2, B and C

Model	Parameter	Value [$\pm$ Standard error]	Unit
A1	$\alpha_{1.1}$	- 11.41 [± 0.22]	-
	$\alpha_{1.2}$	+ 1.84 [± 0.065]	cm^{-2}
	$\alpha_{1.3}$	+ 0.33 [± 0.015]	mm^{-1}
	$\alpha_{1.4}$	+ 0.38 [± 0.0099]	$^{\circ}\text{C}^{-1}$
	$\alpha_{1.5}$	- 0.017 [± 0.0089]	$^{\circ}\text{C}^{-1}$
A2	$\alpha_{2.1}$	- 32.57 [± 1.22]	-
	$\alpha_{2.2}$	+ 1.15 [± 0.010]	cm^{-2}
	$\alpha_{2.3}$	+ 0.16 [± 0.015]	mm^{-1}
	$\alpha_{2.4}$	- 0.0091 [± 0.00077]	mm^{-2}
	$\alpha_{2.5}$	+ 3.08 [± 0.14]	$^{\circ}\text{C}^{-1}$
	$\alpha_{2.6}$	- 0.079 [± 0.0039]	$^{\circ}\text{C}^{-2}$
	$\alpha_{2.7}$	- 0.10 [± 0.0043]	$^{\circ}\text{C}^{-1}$
B	β_1	- 19.69 [± 2.11]	-
	β_2	+ 0.30 [± 0.0047]	days^{-1}
	β_3	- 0.010 [± 0.00021]	days^{-2}
	β_4	+ 0.00016 [± 0.000044]	-
	β_5	+ 1.24 [± 0.14]	$^{\circ}\text{C}^{-1}$
	β_6	- 0.022 [± 0.0024]	$^{\circ}\text{C}^{-2}$
	β_7	+ 0.018 [± 0.0019]	mm^{-1}
	β_8	+ 0.065 [± 0.0070]	mm^{-1}
	β_9	- 0.0032 [± 0.00037]	mm^{-2}
	β_{10}	- 0.045 [± 0.0043]	$^{\circ}\text{C}^{-1}$
C	γ_1	- 0.068 [± 0.0081]	-
	γ_2	+ 1.30 [± 0.0045]	cm^{-2}
	γ_3	+ 0.0057 [± 0.00057]	$^{\circ}\text{C}^{-1}$
	γ_4	- 0.00010 [± 0.000010]	$^{\circ}\text{C}^{-2}$
	γ_5	- 0.00021 [± 0.000030]	$^{\circ}\text{C}^{-1}$

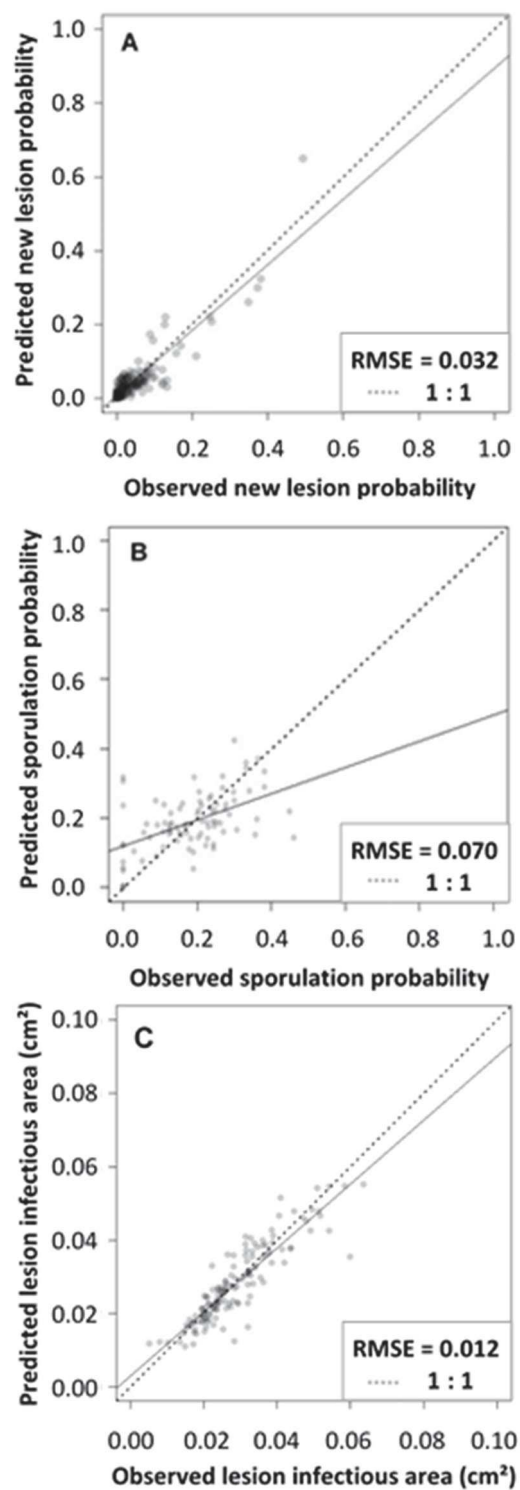


Figure 9. Regressions between predicted values and observed averaged values by plot and date for new lesion emergence probability by foliar site (A), sporulation probability (B) and lesion infectious area (C).

3.5. Discussion

By modeling foliar site status changes, i.e. lesion level changes, we were able to determine, with no assumptions, complex combinations of microclimatic variables that influence several disease processes. In addition, this approach helped us isolate disease growth from the host dynamics, which is not possible when studying synthetic disease descriptors as incidence or severity (Ferrandino, 2008). As already demonstrated by other studies (Bugaud et al., 2015; Carval et al., 2015; Dorey et al., 2016; Leandro-Muñoz et al., 2017), our results show the importance of exploring different periods of influence of microclimatic variables, as these can vary according to the considered variable and their specific effect. Short duration periods, some only days long, have been identified for several microclimatic variables. These would have been masked if we had considered long periods determined in advance. We showed that the periods of influence of microclimatic variables follow on logically according to their specific effect on disease development instead of overlapping (Figure 10). Not all of the favourable conditions for disease growth need to be met at the same time and during the same period.

Our two models on lesion emergence probability incorporated more adjusted microclimatic variables than the empirical models obtained so far. These variables are consistent with the knowledge of the factors affecting the biology of the fungus. Based on the best estimated inoculum predictor for lesion emergence probability — the period from five to three weeks before the lesion emergence — the incubation period would be at least 21 days. In addition, the period from 20 to 18 days before a lesion emergence in which an influence of the minimum leaf temperature was observed could be related to the uredospore germination and penetration. Indeed, germination is stimulated by the previous exposition to low temperatures recorded at night, and the duration of three days could evoke a survival time of the uredospores (Nutman et al., 1963). This hypothesis would imply that the incubation period would be around three weeks, a result in agreement with the findings of Leguizamón-Caycedo et al. (1998), who measured incubation periods ranging from 18 to 24 days depending on the level of shade in their studies on the Caturra coffee variety in Colombia.

In our study, the unimodal effect of the average rainfall between 33 and 24 days before lesion emergence could therefore correspond to the dissemination phase of the uredospores. We hypothesize that uredospore release and deposition occur with rainfall below 10 mm, in accordance with previous works (Bock, 1962; Nutman et al., 1960). However, above 10 mm,

uredospore wash-off by rain probably occurs, decreasing the probability of lesion emergence. Uredospore wash-off by rain has already been recognized as a strong limitation for *H. vastatrix* propagation (Avelino et al., 2019; Savary et al., 2004) and in other pathosystems (Sache, 2000). Under the conditions of our trial, in agroforestry systems, dispersal is mainly carried out by rain through raindrop impact on leaves, rather than by wind (Boudrot et al., 2016). The presence of trees in agroforestry systems and in the landscape helps intercept wind, limiting its effect (Avelino et al., 2012; Boudrot et al., 2016; Pezzopane et al., 2011). In other conditions, however, wind has been considered as the main factor affecting uredospore dispersal (Becker et al., 1975).

Once the uredospore is located on the underside surface of the leaf, where the stomata that serve as entry doors to the fungus are located, uredospore germination, germ tube growth and appressorium formation phases require the presence of water and low light intensity (Rayner, 1961). In our study, the water required for these phases was not a limiting factor since the leaves were always wet at night because of dew. The last microclimatic variable included in our two models on lesion emergence probability was the average thermal amplitude of the leaves between 20 and 10 days before symptom onset. This finding possibly illustrates the influence of leaf temperature on the colonization phase of the fungus (Kushalappa and Eskes, 1989; Ribeiro, 1978). The values of the lesion emergence probability are in general low: 75% of the values below a probability of 0.04 (Figure 9A). However, as we subdivided the coffee leaf into 25 foliar sites for potential lesion emergence, this model calculates a probability of occurrence of a lesion per site and not per leaf. A probability of 0.04 at the foliar site scale represents a probability 25 times higher at the leaf scale, therefore a probability equal to one for a leaf to become diseased and express the symptoms.

Given the complexity of investigating internal leaf-development phases (McCain and Hennen, 1984), most studies have focused on studying the latency period. In the case of coffee leaf rust, this period includes the incubation period and the time required by the pathogen to colonize the leaf and produce its first infectious entities via stomata. In our predictive model on sporulation, the most important variable was the age of the lesion, with an optimal age of 15 days to sporulate (Figure 8C). Microclimatic variables were secondary. This result indicates that once into the leaf, the pathogen was less dependent on external conditions for its growth and sporulation. The optimal age of a lesion for sporulation is the time that the pathogen requires to colonize the mesophyll sufficiently and to accumulate in the substomatal spaces from which the uredospore precursor cells will be differentiated and released (McCain and Hennen, 1984).

This optimal lesion age can also be the time needed to accumulate the necessary nutrients for the development of these cells.

Few studies have investigated the microclimatic factors that influence the processes of sporulation and growth of the lesion infectious area independently from the infection phase. We hypothesized that the microclimatic periods that we identified were related with stomata functioning that, in turn, affected the occurrence of the subprocesses of coffee leaf rust sporulation (Guggenheim and Harr, 1978). The positive rainfall influence between 12 and 11 days and between five and three days before lesion sporulation can be explained by the opening of the stomata under high humidity conditions (Butler, 1977). Stomata opening facilitates the release of sporogenous cells (Guggenheim and Harr, 1978), with a number of emerging sporogenous cells increased with a larger ostiole opening (McCain and Hennen, 1984). In addition, daily leaf temperature amplitude four days before lesion sporulation negatively affected sporulation, possibly because high temperatures, increasing thermal amplitude, promote stomata closure, due to CO₂ accumulation in the substomatal areas (Heath and Orchard, 1957). Another possible hypothesis is the lethal effect of high temperatures on fungus internal development (Ribeiro, 1978). Finally, the unimodal effect of the daily maximum air temperatures from 15 to 12 days before lesion sporulation, with an optimal temperature around 28 °C, can be explained by negative effects of low temperatures (Toniutti et al., 2017) and high temperatures on sporulation. This effect could also be related to the colonization phase, as 28 °C is the maximum temperature limit for the latent period (Waller, 1982). Finally, the negative part of the unimodal effect of rainfall, from five to three days before lesion sporulation, is not easy to interpret. It can be assumed that days with heavy rainfall will generally be related to lower maximum temperatures, less favourable to sporulation.

The last variable included in the sporulation model was the plant fruit load, estimated by the number of fruiting nodes per plant, which was found to have a positive effect on the sporulation probability of the lesions. This result is compatible with the hypothesis of a migration, from leaves to fruits, of phenolic compounds involved in the plant's defense mechanisms (Chalfoun and Carvalho, 1987).

Despite these interesting results, our model appeared rather inaccurate since the model explained only 26% of the sporulation probability. This low precision is possibly due to a high variability in leaf temperature within the same coffee layer (Miller, 1971) that our measurements did not capture. Indeed, the radiation received by the leaves can vary greatly, especially in the lower strata, which benefit from the partial and irregular shade provided by the upper stratum of the coffee plants and that of neighboring coffee plants (Butler, 1977).

Another hypothesis to explain the inaccuracy could be our consideration of plant fruit load in the model without taking into account the development stage of fruits. Indeed, within fruit development, there is a progressive migration from leaves to fruits of phenolic compounds known for their role in plant defense mechanisms (de Carvalho et al., 2001; Kushalappa and Eskes, 1989).

With regard to the model predicting lesion infectious area growth, the variable that logically emerged as the main factor was the past lesion infectious area measured at the last monitoring date. However, this growth was dependent on microclimate variations. Infectious area was larger when maximum air temperature was about 28 °C five days before area measurement and leaf temperature amplitude the day before was lower. These short duration effects are probably related to brief phenomena such as stomata opening, releasing more spores. These effects could be similar to those of maximum air temperature and leaf temperature amplitude on sporulation onset.

It is important to focus on the predictive potential of the models in terms of time of anticipation. In all of the models we developed, some weather variables had an effect close to the onset of symptoms and signs. In the case of the models predicting the probability of lesion emergence, the earliest influencing variables, the inoculum amount between five and three weeks before lesion emergence and the average rainfall intensity between 30 and 24 days before, can be used to calculate intervals of lesion emergence probability or provide possible scenarios. In contrast, weather does not have an early influence on sporulation and infectious area growth. In these cases, the use of meteorological forecasts with a confidence interval, instead of meteorological measurements, could be used in our models to compute response intervals and suggest possible future scenarios.

Our models require monitoring of variables such as the inoculum stock, lesion age and past lesion infectious area. These variables are good predictors, respectively, of infection levels (Kushalappa, 1981), sporulation probability and lesion infectious area and significantly contribute to the accuracy of plant disease prediction models (Krause and Massie, 1975), therefore deserving to be assessed in coffee leaf rust surveillance activities.

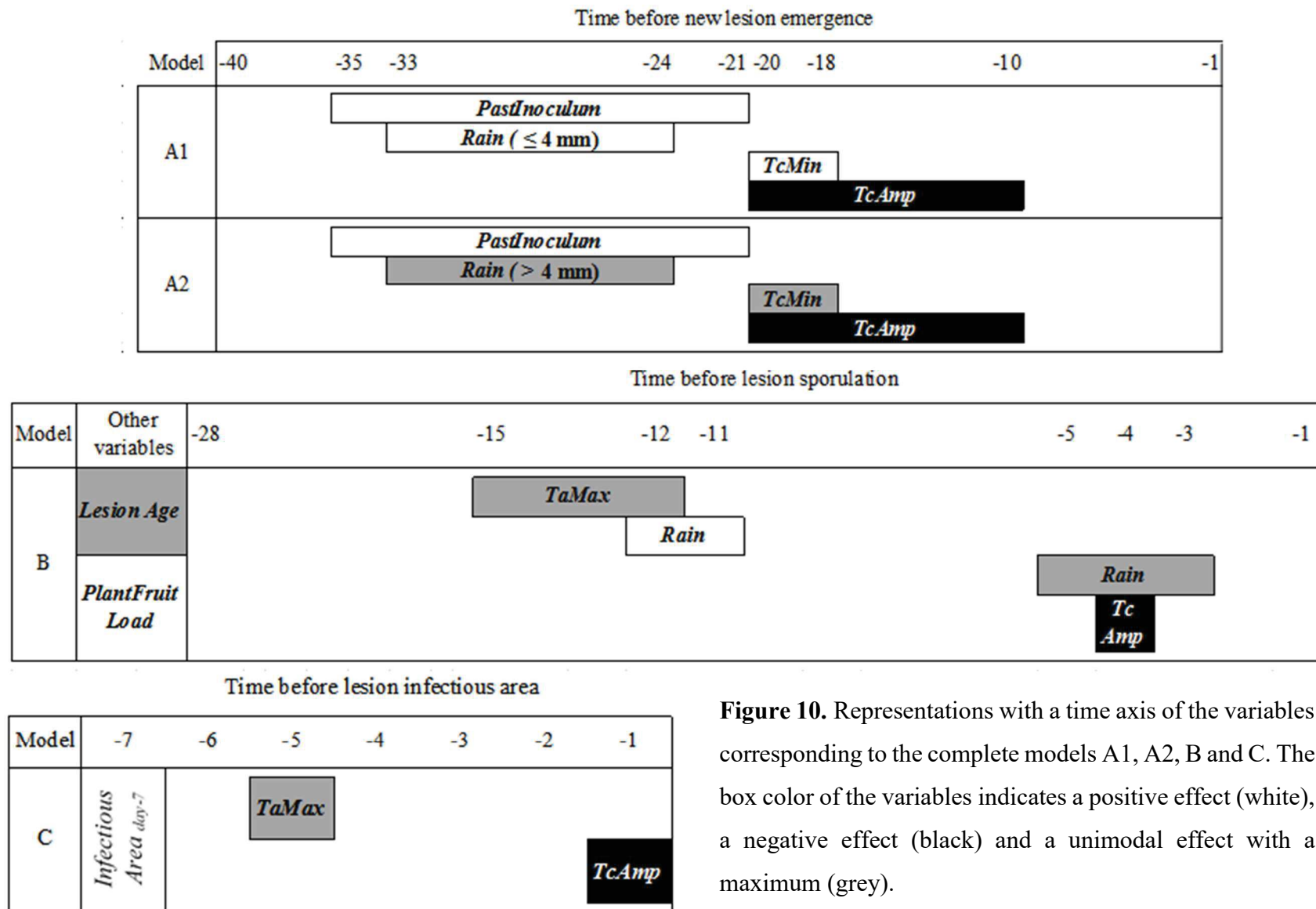


Figure 10. Representations with a time axis of the variables corresponding to the complete models A1, A2, B and C. The box color of the variables indicates a positive effect (white), a negative effect (black) and a unimodal effect with a maximum (grey).

3.6. Conclusion

Our statistical analysis permitted determination, without *a priori* assumptions, of periods of influence per microclimatic variable that vary according to their specific effect on coffee leaf rust development stages instead of hypothetical periods of influence identical for all meteorological variables. This process-based approach, such as mechanistic models, improved our understanding of coffee leaf rust development and enabled building models forecasting the onset of coffee leaf rust symptoms and signs. It is likely that these models can be used in Central American coffee areas with meteorological variables that fit within our domains of validity to predict different risks in terms of coffee leaf rust development stages. These different development stages imply different fungicide type recommendations: protectant fungicides to prevent infection; curative fungicides to suppress colonization and sporulation. However, the accuracy of the sporulation probability model still needs to be improved to consider its application, by incorporating missing variables, as possibly fruit phenology. Due to their simplicity, these models have the advantage that they can be easily evaluated with other datasets and improved. Their use, combined with a crop model in a simulator, could even make it possible to compare the simulated incidences with incidences measured by the monitoring programs of the different Central American countries. The combinations of microclimatic variables that we determined as influencing coffee leaf rust growth also represent valuable information for the development of a mechanistic model. Finally, it would be important to study how agroforestry systems and their management can help regulate coffee leaf rust by modifying potential favourable microclimate conditions to this disease in the understory.

Acknowledgements

For their valuable technical work, we thank Alejandra Barquero, Hugo Mendez and Steven Cerdas. This work was developed as part of the “Programa Centroamericano de Gestión Integral de la Roca del Café” (PROCAGICA) funded by the EU (DCI-ALA/2015/365-17). We thank the Ernesto Illy Foundation and CIRAD (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) for their financial support, CATIE, ICAFE and the coffee grower Enrique Montenegro for allowing access to their coffee-based agroforestry systems, and R.Scheck for reviewing the English.

3.7. Literature cited

- Akaike, H., 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov, B.N., Csáki, F. (Eds.), 2nd International Symposium on Information Theory. Tsahkadsor, Armenia, USSR. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 267–281.
- Alfonsi, R.R., Ortolani, A.A., Pinto, H.S., Pedro Junior, M.J., Brunini, O., 1974. Associação entre nível de infecção da ferrugem do cafeeiro, variáveis climáticas e área foliar, observadas em *Coffea arabica*. In: Congresso Brasileiro Sobre Pesquisas Cafeeiras, pp. 80–83.
- Almeida, R.P.P., 2018. Emerging plant disease epidemics: biological research is key but not enough. PLoS Biol. 16, e2007020 <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2007020>.
- Avelino, J., Muller, R.A., Cilas, C., Velasco Pascual, H., 1991. Development and behavior of coffee orange rust (*Hemileia vastatrix* Berk. and Br.) in plantations undergoing modernization, planted with dwarf varieties in South-East Mexico. Cafe Cacao The 35 (1), 21–37.
- Avelino, J., Zelaya, H., Merlo, A., Pineda, A., Ordoñez, M., Savary, S., 2006. The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations. Ecol. Model. 197, 431–447. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.013>.
- Avelino, J., Romero-Gurdián, A., Cruz-Cuellar, H.F., Declerck, F.A., 2012. Landscape context and scale differentially impact coffee leaf rust, coffee berry borer, and coffee root-knot nematodes. Ecol. Appl. 22, 584–596.
- Avelino, J., Cristancho, M., Georgiou, S., Imbach, P., Aguilar, L., Bornemann, G., Läderach, P., Anzueto, F., Hruska, A.J., Morales, C., 2015. The coffee rust crises in Colombia and Central America (2008–2013): impacts, plausible causes and proposed solutions. Food Secur. 7, 303–321. <https://doi.org/10.1007/s12571-015-0446-9>.
- Avelino, J., Badaroux, J., Boudrot, A., Brenes Loaiza, M.A., Granados, E., Henrion, M., Lopez, D., Merle, I., Pico Rosado, J.T., Segura, B., Vilchez Mendoza, S.J., Smith, M., De Melo, E., 2019. Shade effects on coffee rust (*Hemileia vastatrix*). In: Dupraz Christian, G.M., Gerry, Lawson (Eds.), Proceedings of the 4th World Congress on Agroforestry. Book of Abstracts, 05-20/05-22 2019, Montpellier, France.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. J. Stat. Softw. 67 <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Bebber, D.P., Castillo, Á.D., Gurr, S.J., 2016. Modelling coffee leaf rust risk in Colombia with climate reanalysis data. Philos. Trans. R. Soc. Biol. Sci. 371, 20150458. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0458>.
- Becker, S., Mulinge, S.K., Kranz, J., 1975. Evidence that uredospores of *Hemileia vastatrix* Berk. and Br. are wind-borne. Phytopathol. Z. 82, 359–360.
- Bock, K.R., 1962. Dispersal of uredospores of *Hemileia vastatrix* under field conditions. Trans. Br. Mycol. Soc. 45, 63–74. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(62\)80035-7](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(62)80035-7).
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.-S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. Trends Ecol. Evol. 24, 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>.
- Boudrot, A., Pico, J., Merle, I., Granados, E., Vilchez, S., Tixier, P., Filho, E. de M.V., Casanoves, F., Tapia, A., Allinne, C., Rice, R.A., Avelino, J., 2016. Shade effects on the dispersal of airborne *Hemileia vastatrix* uredospores. Phytopathology 106, 572–580. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-15-0058-R>.

- Bugaud, C., Joannès-Dumec, C., Louisor, J., Tixier, P., Salmon, F., 2015. Preharvest temperature affects chilling injury in dessert bananas during storage. *J. Sci. Food Agric.* 96, 2384–2390. <https://doi.org/10.1002/jsfa.7354>.
- Butler, D.R., 1977. Coffee leaf temperatures in a tropical environment. *Acta Bot. Neerl.* 26, 129–140. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1977.tb01106.x>.
- Carval, D., Cotté, V., Notaro, M., Ryckewaert, P., Tixier, P., 2015. Spatiotemporal population dynamics of the banana rind thrips, *Elixothrips brevisetis* (Bagnall) (Thysanoptera: Thripidae). *J. Appl. Entomol.* 139, 510–518. <https://doi.org/10.1111/jen.12190>.
- Cerda, R., Avelino, J., Gary, C., Tixier, P., Lechevallier, E., Allinne, C., 2017. Primary and secondary yield losses caused by pests and diseases: assessment and modeling in coffee. *PLoS One* 12, e0169133.
- Chalfoun, S.M., de Carvalho, V.D., 1987. Efeito da produção e da composição química de folhas de cafeeiros sobre a intensidade de ataque de ferrugem (*Hemileia vastatrix* Berk & Br.). In: 14º Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, 1º Congresso Latinoamericano de Tecnologia Cafeeira, Ministerio da Indústria e do Comercio. Instituto Brasileiro do Café, Campinas, pp. 121–122.
- Cintra, M.E., Meira, C.A.A., Monard, M.C., Camargo, H.A., Rodrigues, L.H.A., 2011. The use of fuzzy decision trees for coffee rust warning in Brazilian crops. In: 2011 11th International Conference on Intelligent Systems Design and Applications. IEEE, Cordoba, Spain, pp. 1347–1352. <https://doi.org/10.1109/ISDA.2011.6121847>.
- Coakley, S.M., Line, R.F., 1982. Prediction of stripe rust epidemics on winter wheat using statistical models. *Phytopathology* 72, 1006.
- Corrales, D.C., Figueroa, A., Ledezma, A., Corrales, J.C., 2015. An empirical multi-classifier for coffee rust detection in Colombian crops. In: Gervasi, O., Murgante, B., Misra, S., Gavrilova, M.L., Rocha, A.M.A.C., Torre, C., Taniar, D., Apduhan, B.O. (Eds.), *Computational Science and its Applications – ICCSA 2015*. Springer International Publishing, Cham, pp. 60–74. https://doi.org/10.1007/978-3-319-21404-7_5.
- Corrales, D.C., Casas, A.F., Ledezma, A., Corrales, J.C., 2016. Two-level classifier ensembles for coffee rust estimation in Colombian crops. *Int. J. Agric. Environ. Inf. Syst.* 7, 41–59. <https://doi.org/10.4018/IJAEIS.2016070103>.
- Cunniffe, N.J., Koskella, B., Metcalf, E., Jessica, C., Parnell, S., Gottwald, T.R., Gilligan, C.A., 2015. Thirteen challenges in modelling plant diseases. *Epidemics* 10, 6–10. <https://doi.org/10.1016/j.epidem.2014.06.002>.
- de Carvalho, V.L., Chalfoun, S.M., Castro, H.A., de Carvalho, V.D., 2001. Influência de diferentes níveis de produção sobre a evolução da ferrugem do cafeeiro e sobre teores foliares de compostos fenólicos. *Ciênc. Agrotec.* 25, 49–54.
- de Moraes, S.A., Sugimori, M.H., Ribeiro, I.J.A., Ortolani, A.A., Pedro Jr., M.J., 1976. Incubation period of *Hemileia vastatrix* B. et Br. in three regions of Sao Paulo State. *Summa Phytopathol.* 2, 32–38.
- de Wolf, E.D., Isard, S.A., 2007. Disease cycle approach to plant disease prediction. *Annu. Rev. Phytopathol.* 45, 203–220. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.070505.143329>.
- Dorey, E., Fournier, P., Léchaudel, M., Tixier, P., 2016. A statistical model to predict titratable acidity of pineapple during fruit developing period responding to climatic variables. *Sci. Hortic.* 210, 19–24. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.07.014>.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Garcia Marquéz, J. R., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E.,

- Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2012. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 35, 1–20.
- Esques, A.B., De Souza, E.Z., 1981. Ataque da ferrugem em ramos com e sem produção, de plantas do cultivar catuaí. In: Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, Sao Lourenço, Minas Gerais, (Brasil). IBC, pp. 186–188.
- Ferrandino, F.J., 2008. Effect of crop growth and canopy filtration on the dynamics of plant disease epidemics spread by aerially dispersed spores. *Phytopathology* 98, 492–503. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-98-5-0492>.
- Guggenheim, R., Harr, J., 1978. Contributions to the biology of *Hemileia vastatrix* II. SEM-investigations on sporulation of *Hemileia vastatrix* on leaf surfaces of *Coffea arabica*. *J. Phytopathol.* 92, 97–101. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.1978.tb03590.x>.
- Heath, O.V.S., Orchard, B., 1957. Midday closure of stomata. Temperature effects on the minimum intercellular space carbon dioxide concentration “T”. *Nature* 180, 180–181.
- Hinnah, F.D., Sentelhas, P.C., Meira, C.A.A., Paiva, R.N., 2018. Weather-based coffee leaf rust apparent infection rate modeling. *Int. J. Biometeorol.* 62, 1847–1860. <https://doi.org/10.1007/s00484-018-1587-2>.
- Holguín, F., 1987. Estudios epidemiológicos de la roya del café en México. In: X Simposio Latinoamericano sobre Caficultura, IICA: Tapachula, Chiapas, (México), pp. 32–39.
- Hothorn, T., Hornik, K., Zeileis, A., 2006. Unbiased recursive partitioning: a conditional inference framework. *J. Comput. Graph. Stat.* 15, 651–674. <https://doi.org/10.1198/106186006X133933>.
- Jha, S., Bacon, C.M., Philpott, S.M., Ernesto Méndez, V., Läderach, P., Rice, R.A., 2014. Shade coffee: update on a disappearing refuge for biodiversity. *Bioscience* 64, 416–428.
- Krause, R.A., Massie, L.B., 1975. Predictive systems: modern approaches to disease control. *Annu. Rev. Phytopathol.* 13, 31–47. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.13.090175.000335>.
- Kushalappa, A.C., 1981. Linear models applied to variation in the rate of coffee rust development. *J. Phytopathol.* 101, 22–30. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.1981.tb03317.x>.
- Kushalappa, A.C., Chaves, G.M., 1980. An analysis of the development of coffee rust in the field. *Fitopatol. Bras.* 5, 95–103.
- Kushalappa, A.C., Esques, A.B., 1989. Advances in coffee rust research. *Annu. Rev. Phytopathol.* 27, 503–531.
- Kushalappa, A.C., Martins, C.P., 1980. Incubation and generation periods for *Hemileia vastatrix* on coffee in Viçosa, Minas Gerais. *Fitopatol. Bras.* 5, 177–183.
- Kushalappa, A.C., Akutsu, M., Ludwig, A., 1983. Application of survival ratio for monocyclic process of *Hemileia vastatrix* in predicting coffee rust infection rates. *Phytopathology* 73, 96–103. <https://doi.org/10.1094/Phyto-73-96>.
- Kushalappa, A.C., Akutsu, M., Oseguera, S.H., Chaves, G.M., Melles, C.A., Miranda, J.M., Bartolo, G.F., 1984. Equations for predicting the rate of coffee rust development based on net survival ratio for macrocyclic process of *Hemileia vastatrix*. *Fitopatol. Bras.* 9, 255–271.
- Kushalappa, A.C., Hernández, T.A., Lemos, H.G., 1986. Evaluation of simple and complex coffee rust forecasts to time fungicide application. *Fitopatol. Bras.* 11, 515–526.
- Leandro-Muñoz, M.E., Tixier, P., Germon, A., Rakotobe, V., Phillips-Mora, W., Maximova, S., Avelino, J., 2017. Effects of microclimatic variables on the symptoms and signs onset of

- Moniliophthora roreri*, causal agent of Moniliophthora pod rot in cacao. PLoS One 12, e0184638. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184638>.
- Leguizamón-Caycedo, J., Orozco-Gallego, L., Gómez-Gómez, L., 1998. Períodos de incubación (PI) y de latencia (PL) de la roya del cafeto en la zona central cafetera de Colombia. CENICAFE 49, 325–339.
- Liebig, T., Ribeyre, F., Läderach, P., Poehling, H.-M., van Asten, P., Avelino, J., 2019. Interactive effects of altitude, microclimate and shading system on coffee leaf rust. J. Plant Interact. 14, 407–415. <https://doi.org/10.1080/17429145.2019.1643934>.
- Lin, B.B., 2007. Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. Agric. For. Meteorol. 144, 85–94.
- López-Bravo, D.F., Virginio-Filho, E. de M., Avelino, J., 2012. Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions. Crop Protect. 38, 21–29. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.03.011>.
- Luaces, O., Rodrigues, L.H.A., Meira, C.A.A., Quevedo, J.R., Bahamonde, A., 2010. Viability of an alarm predictor for coffee rust disease using interval regression. In: International Conference on Industrial, Engineering and Other Applications of Applied Intelligent Systems. Springer, pp. 337–346.
- McCain, J.W., Hennen, J.F., 1984. Development of the uredinial thallus and sorus in the orange rust fungus, *Hemileia vastatrix*. Phytopathology 74, 714–721.
- Meira, C.A., Rodrigues, L.H., Moraes, S.A., 2008. Análise da epidemia da ferrugem do cafeeiro com árvore de decisão. Trop. Plant Pathol. 33, 114–124.
- Meira, C.A.A., Rodrigues, L.H.A., Moraes, S.A. de, 2009. Modelos de alerta para o controle da ferrugem-do-cafeeiro em lavouras com alta carga pendente. Pesq. Agropec. Bras. 44, 233–242.
- Merle, I., Pico, J., Granados, E., Boudrot, A., Tixier, P., Virginio Filho, E.M., Cilas, C., Avelino, J., 2019. Unraveling the complexity of coffee leaf rust behavior and development in different *Coffea arabica* agro-ecosystems. Phytopathology. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-03-19-0094-R>. In press.
- Miller, P.C., 1971. Sampling to estimate mean leaf temperatures and Transpiration rates in vegetation canopies. Ecology 52, 885–889. <https://doi.org/10.2307/1936038>.
- Nutman, F.J., Roberts, F.M., Bock, K.R., 1960. Method of uredospore dispersal of the coffee leaf-rust fungus, *Hemileia vastatrix*. Trans. Br. Mycol. Soc. 43 [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(60\)80033-2](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(60)80033-2), 509-IN6.
- Nutman, F.J., Roberts, F.M., Clarke, R.T., 1963. Studies on the biology of *Hemileia vastatrix* Berk. & Br. Trans. Br. Mycol. Soc. 46, 27–44. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(63\)80005-4](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80005-4).
- Pedro, M.J., 1983. Effects of meteorological factors on the development of coffee leaf rust. EPPO Bull. 13, 153–155. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.1983.tb01592.x>.
- Perez-Ariza, C.B., Nicholson, A.E., Flores, M.J., 2012. Prediction of coffee rust disease using bayesian networks. In: Sixth European Workshop on Probabilistic Graphical Models. Granada (Spain), pp. 259–266.
- Pezzopane, J.R.M., Souza, P.S. de, Rolim, G.D.S., Gallo, P.B., 2011. Microclimate in coffee plantation grown under grevillea trees shading. Acta Sci. Agron. 33, 201–206. <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v33i2.7065>.

- Pietravalle, S., Shaw, M.W., Parker, S.R., van den Bosch, F., 2003. Modeling of relationships between weather and *Septoria tritici* epidemics on winter wheat: a critical approach. *Phytopathology* 93, 1329–1339.
- Pinto, A.C.S., Pozza, E.A., de Souza, P.E., Pozza, A.A.A., Talamini, V., Boldini, J.M., Santos, F.S., 2002. Description of epidemics of coffee rust with neural networks. *Fitopatol. Bras.* 27, 517–524. <https://doi.org/10.1590/S0100-41582002000500013>.
- R Development Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rayner, R.W., 1961. Germination and penetration studies on coffee rust (*Hemileia vastatrix* B. & Br.). *Ann. Appl. Biol.* 49, 497–505. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1961.tb03641.x>.
- Ribeiro, I.J.A., 1978. Efeito de alta temperatura no desenvolvimento de *Hemileia vastatrix* em cafeeiro suscetível. *Bragantia* 37, 11–16.
- Robin, X., Turck, N., Hainard, A., Tiberti, N., Lisacek, F., Sanchez, J.-C., Müller, M., 2011. pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves. *BMC Bioinf.* 12, 77. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-77>.
- Rudin, C., 2019. Stop explaining black box machine learning models for high stakes decisions and use interpretable models instead. *Nat. Mach. Intell.* 1 (5), 206.
- Sache, I., 2000. Short-distance dispersal of wheat rust spores by wind and rain. *Agronomie* 20, 757–767.
- Santacreo, R., Polanco, E., Oseguera, S., 1983. Periodo de incubación y generación de *Hemileia vastatrix* Berk. & Br. en tres zonas cafetaleras de Honduras, Centro América. In: VI Simposio Latinoamericano sobre Caficultura, IICA: Panamá (Panamá), pp. 109–127.
- Savary, S., Janeau, J.L., Alloreant, D., Escalante, M., Avelino, J., Willocquet, L., 2004. Effects of simulated rainfall events on spore dispersal and spore stocks in three tropical pathosystems. *Phytopathology* 94, S92.
- Schindelin, J., Rueden, C.T., Hiner, M.C., Eliceiri, K.W., 2015. The ImageJ ecosystem: an open platform for biomedical image analysis: the IMAGEJ ecosystem. *Mol. Reprod. Dev.* 82, 518–529. <https://doi.org/10.1002/mrd.22489>.
- Siettos, C.I., Russo, L., 2013. Mathematical modeling of infectious disease dynamics. *Virulence* 4, 295–306. <https://doi.org/10.4161/viru.24041>.
- Toniutti, L., Breitler, J.-C., Etienne, H., Campa, C., Doulbeau, S., Urban, L., Lambot, C., Pinilla, J.-C.H., Bertrand, B., 2017. Influence of environmental conditions and genetic background of arabica coffee (*C. arabica* L) on leaf rust (*Hemileia vastatrix*) pathogenesis. *Front. Plant Sci.* 8 <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02025>.
- Tronconi, N., Palma, M.R., Suazo, G., Zaldívar, R., Agurcia, R.D., 1995. Periodo de incubación y generación de *Hemileia vastatrix* Berk & Br. en Honduras. In: V Seminario Nacional de Investigación y de Transferencia en Caficultura, IHCAFE: Tegucigalpa (Honduras), pp. 165–173.
- Villegas-García, C., Baeza-Aragón, C.A., 1990. Diseminación de *Hemileia vastatrix* Berk. y Br. a nivel del árbol, en un foco natural. *CENICAFE* 41, 39–49.
- Waller, J.M., 1982. Coffee rust-epidemiology and control. *Crop Protect.* 1, 385–404. [https://doi.org/10.1016/0261-2194\(82\)90022-9](https://doi.org/10.1016/0261-2194(82)90022-9).

Chapitre 4 : Estimation du microclimat dans différents systèmes agroforestiers à base de café à l'aide des caractéristiques des arbres d'ombrage et de données de stations météorologiques placées en plein soleil

Dans ce chapitre, nous avons cherché à obtenir des modèles d'estimation simples du microclimat en systèmes agroforestiers. Etant donné l'emplacement en plein soleil d'un réseau de stations météorologiques, ces modèles permettraient ensuite d'estimer le microclimat à partir des données de ces stations et de caractéristiques simples des systèmes agroforestiers. Nous pourrions donc prédire le développement de la rouille grâce aux modèles prédictifs basés sur le microclimat, développés dans le chapitre trois. L'objectif a été d'élaborer des modèles d'estimation du microclimat sous ombrage mais aussi de modéliser des variables liées au développement de maladies foliaires fongiques et rarement mesurées par des stations météorologiques :

- Les températures journalières maximale et minimale de l'air sous ombrage,
- Les températures journalières maximale et minimale des feuilles et la durée journalières d'humectation des feuilles.

Pour répondre à cet objectif, un essai a été mis en place au Costa Rica de juillet 2018 à janvier 2019 dans sept sites installés à différentes altitudes de 740 m à 1400 m. Dans chacun des sites, une parcelle de référence en plein soleil et des parcelles de caféiers en systèmes agroforestiers mono-spécifiques ont été sélectionnées. Pendant des périodes de trois semaines, chaque parcelle d'un site était équipée d'une station météorologique munie de capteurs mesurant les précipitations, la température de l'air, l'humidité relative, la température des feuilles de caféiers dans les strates foliaires, haute, moyenne et basse et l'humectation des feuilles. A chaque nouvelle installation sur un site, la pente de la parcelle, la hauteur des arbres et l'ouverture de la canopée étaient mesurées.

Ce chapitre correspond à l'article :

Merle, I., Villarreyna Acuña, R., Ribeyre, F., Cilas, C., Avelino, J., 2019. Microclimate estimation under different coffee-based agroforestry systems using full sun weather data and shade trees characteristics. *En preparation*

Microclimate estimation under different coffee-based agroforestry systems using full sun weather data and shade trees characteristics

Isabelle Merle ^{a, b, *}, Rogelio Villarreyna Acuña ^c, Fabienne Ribeyre ^{b, d}, Olivier Roupsard ^{e, f},
Christian Cilas ^{b, d}, and Jacques Avelino ^{a, b, c, g}

^a CIRAD, UPR Bioagresseurs, 30501 Turrialba, Costa Rica

^b Bioagresseurs, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

^c CATIE, 7170, Cartago, Turrialba, 30501, Costa Rica

^d CIRAD, UPR Bioagresseurs, F-34398 Montpellier, France

^e Eco&Sols, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

^f CIRAD, UMR Eco&Sols, F-34060 Montpellier, France

^g IICA AP. 55, 2200 Coronado, San Jose, Costa Rica

Corresponding author: E-mail: isabelle.merle@protonmail.com

4.1. Abstract

In Central America, coffee cultivation is mainly carried out in agroforestry systems. The practice of agroforestry is considered as an interesting option to improve the resilience of agroecosystems. This practice modifies microclimate that, in turn, influences coffee growth and development. Indeed, presence of shade trees buffers air, leaf and soil temperatures, increases leaf wetness and soil humidity, reduces wind speed and solar radiation and intercept and redistribute rainfall. Considering the diversity of tree species, their characteristics and management choices offer tools for optimizing these systems in Central America. However, these microclimate modifications are a challenge when trying to predict the development of a plant disease of the understory crop, based on meteorological variables normally monitored in full sun exposed weather stations. In addition, critical variables for plant disease development, as leaf wetness duration and leaf temperatures, are not usually measured in these weather stations. In our study, we investigated the influence of meteorological data provided by nearby weather stations in full sun exposure and agroforestry system characteristics to explain microclimatic variables in the understory coffee crop. We aimed to build models explaining

daily minimum and maximum leaf temperatures, daily leaf wetness duration, and minimum and maximum air temperatures in single shade tree species agroforestry systems, common in Central America, that were characterized by their shade tree height, canopy openness and light gap distribution. The models developed were simple equations allowing interpretation of shade tree height, canopy openness and light gap distribution effects on microclimate and therefore useful for agroforestry system design and management. Higher shade trees had a buffer effect, reducing the daily maximum air. Presence of shade trees also increased the daily minimum coffee leaf temperature and decreased the daily maximum coffee leaf temperature but their height did not affect these temperatures. These effects seemed to be related to dense and homogenous canopy that provide a higher buffer effect. The coffee leaf stratum had an effect on the daily maximum, with a top layer intercepting radiations for the lower strata, but had not effect on the daily minimum leaf temperature detected by night. Considering the daily leaf wetness duration estimation model, differences were found between some agroforestry system with a trend of the higher trees to provide conditions for leaf drying. All of the variables studied were mainly explained by one or several meteorological variables provided by the reference weather stations in full sun exposure. The more accurate models also had the potential to be incorporated into an early warning system for coffee pests and diseases in the region.

Keywords: daily extreme temperatures, daily leaf wetness duration, modeling, shade tree height, light gap distribution

4.2. Introduction

Agroforestry is a cropping practice consisting in combining one or more tree species with a crop production based on annual or perennial plants. While the word agroforestry is recent, it is actually a traditional practice for some crops such as coffee. Since the 1970s, the modernization of coffee cultivation has led to a significant conversion of traditional diversified agroforestry systems into agroforestry systems with fewer tree species and even monoculture systems (Perfecto et al. 1996; Jha et al. 2014). These modernized full sun systems have increased yields through the introduction of high-yielding varieties and increased use of chemical inputs. However, production costs have also increased significantly, which probably explains why in regions where smallholders are mostly represented, such as Central America,

coffee is still mainly grown under shade (Fernandez 1984). In this area, more than 40 species of trees are used in coffee agroforestry systems (Dix et al. 1999).

Agroforestry offers many benefits: food security through income diversification and self-consumption of products of the farm (wood, fruit), improved coffee quality, reduction of coffee production bienniality, biodiversity conservation, pollination, disease and pest regulation, improved soil water status, light-use-efficiency and carbon sequestration (Perfecto et al. 1996; Muschler 2001; DaMatta 2004; Lin 2007; Jha et al. 2014; Charbonnier et al. 2017; Avelino et al. 2018; Schnabel et al. 2018). Therefore, this practice is considered to be an agroecological practice that promotes the resilience of agroecosystems (Hillel and Rosenzweig 2010; Lasco et al. 2014). However, disadvantages to its use have also been reported since shade trees compete with coffee plants for light, nutrients (Campanha et al. 2004; Stigter 2015) and even for water in certain conditions (Padovan et al., 2015), thus hampering blossoming and the achievement of high yields (DaMatta and Rena 2002). Agroforestry also influences the dynamics of coffee diseases and pests mainly through its effects on the microclimate (Schroth et al. 2000; Staver et al. 2001; Avelino et al. 2011; Allinne et al. 2016). Most studies have demonstrated the overall effect of coffee-based agroforestry systems on different microclimate variables (Butler 1977; Barradas and Fanjul 1986; Gutierrez and Vaast 2002; Morais et al. 2006; Siles et al. 2010; Pezzopane et al. 2011; Coltri et al. 2019). Air, leaf and soil temperatures are buffered, leaf wetness and soil humidity are increased, wind speed and solar radiation are reduced, and rainfall is intercepted and redistributed (Monteith et al. 1991; Stigter 2015; Vezy et al. 2018). Few studies have modeled the effects on microclimate of different characteristics of these agroforestry systems such as planting density and shade tree height, or canopy opening rate and light gap distribution (van Oijen et al. 2010a; Vezy et al. 2020). At present, simulation models based on physical phenomena are available to simulate flows involved in the major coffee growth mechanisms of photosynthesis, respiration and transpiration (van Oijen et al. 2010a; Rodríguez et al. 2011; Charbonnier et al. 2013; Vezy et al. 2018, 2020), and even coffee canopy temperature under shade trees (Vezy et al., 2018). However, these process models are based on physical phenomena whose descriptors, such as the global radiation extinction coefficient of the trees and tree leaf area index (Taugourdeau et al. 2014), are difficult to measure. Some studies developed simple equations to forecast minimum night crop temperature with the aim to predict frost event (Georg 1978; Lhomme and Guillioni 2004) but these models were still using parameters difficult to measure. Alternatively, to process models that are useful for research but difficult to apply widely, empirical equations using only easy-to-measure characteristics would offer several interesting perspectives and allow large scale applications.

Indeed, in order to regulate microclimate to the seasonal needs of the crop and regulate diseases and pests, management practices such as shade tree pruning could adjust these easy-to-measure characteristics. In addition, the ability to estimate microclimate under different agroforestry systems based on their characteristics and data from weather stations established in full sun exposure would improve the accuracy of crop growth model predictions and pest and disease predictions (Merle et al. *accepted 2019*), an important achievement prior to their introduction in a warning system (van Maanen and Xu 2003).

In our study, we investigated the relative importance of different simple agroforestry system characteristics to explain microclimate in the understory, considering meteorological data provided by nearby weather stations in full sun exposure. For this purpose, we set up six trials in six sites in an altitudinal gradient, where the microclimate of several agroforestry systems was recorded along with that of a full sun condition. We focused on different single shade tree species agroforestry systems, common in Central America. Shade tree height, canopy openness and light gap distribution.

4.3. Material and methods

Location of the studied coffee-based single-specific agroforestry systems

This study was carried out in Costa Rica from July 2018 to January 2019 in seven coffee plantations distributed in a gradient ranging from 740 to 1400 m a.s.l. The selection of these plantations was based on the possibility to establish a full sun-exposed coffee plot used as a reference and a minimum of two coffee plots in single shade tree species agroforestry systems considering a minimum plot radius of 20 m. Four plantations have been selected in Cartago province and three in San Jose province (Table 1).

The first plantation in Cartago province was located in Pavones at an altitude of 740 m a.s.l. and included two plots with the Catimor coffee variety grown in single shade tree species agroforestry systems with *Erythrina poeppigiana* and *Cordia alliodora*. The second site was located in Palomo at an altitude of 770 m a.s.l. and included a plot planted with the Catimor coffee variety grown in an agroforestry system with *C. alliodora*. Due to its altitude close to that of the Pavones site and the availability of only one agroforestry system, this site was not studied over the whole duration of the test (Figure 1). The third plantation studied in Cartago province was located near the town of El Guayabo at an altitude of 840 m a.s.l. and provided three plots with the Catimor coffee variety cultivated in single shade tree species agroforestry

systems with *E. poeppigiana*, *Musa* spp. and *Gliricidia sepium*. The last plantation studied in this province was located near the village of Cachí at an altitude of 1140 m a.s.l. and had two plots with the Caturra coffee variety cultivated in agroforestry systems with the species *E. poeppigiana* and *Musa* spp alone.

In the province of San José, two plantations have been selected at altitudes of 1000 m a.s.l. and 1400 m a.s.l. near the town of San Marcos. In the 1000 m a.s.l. plantation, three plots were studied: one plot with the Obata coffee variety grown in agroforestry systems based on *Vochysia guatemalensis* and two plots with the Catuaí rojo coffee variety grown in agroforestry systems based on *Musa* spp. and *E. poeppigiana* alone. Finally, the last site of the province of San José was located near the town of Aserrí at an altitude of 1270 m a.s.l. and the plots studied were three single shade tree species agroforestry systems with *Acrocarpus fraxinifolius*, *E. poeppigiana* and *Musa* spp. In this site, the Catimor variety was grown in the shaded plot with *A. fraxinifolius* and the variety Catuaí rojo in the two other plots. Most of the studied shade tree species are commonly found in agroforestry systems in Central America (Staver et al. 2001; van Oijen et al. 2010b).

Table 1. Studied coffee plots, GPS data, altitude and shade tree species

Site (Province)	GPS data	Altitude (m.a.s.l.)	Shade tree species
Pavones (Cartago)	9°54'34'' N 83°37'55'' W	740	- <i>Erythrina poeppigiana</i> <i>Cordia alliodora</i>
Palomo (Cartago)	9°59'27'' N 83°38'14'' W	770	- <i>C. alliodora</i>
El Guayabo (Cartago)	9°57'25'' N 83°39'50'' W	840	- <i>E. poeppigiana</i> <i>Gliricidia sepium</i> <i>Musa</i> spp.
San Marcos (San Jose)	9°35'36'' N 83°01'29'' W	1000	- <i>E. poeppigiana</i> <i>Musa</i> spp. <i>Vochysia guatemalensis</i>
Cachí (Cartago)	9°48'38'' N 83°49'20'' W	1140	- <i>E. poeppigiana</i> <i>Musa</i> spp.
Aserrí (San Jose)	9°46'8'' N 84°06'30'' W	1270	- <i>E. poeppigiana</i> <i>Inga edulis</i>
San Marcos (San Jose)	9°39'29'' N 83°02'44'' W	1400	- <i>Acrocarpus fraxinifolius</i> <i>E. poeppigiana</i> <i>Musa</i> spp.

Microclimatic data recording

In each site, except for the one at an altitude of 770 m a.s.l. (Palomo site) where the weather stations were set for only one three-weeks recording period, weather stations were installed in the plots in three separate moments of recording periods of three weeks in the year in order to take into account seasonal climate variations (Figure 1).

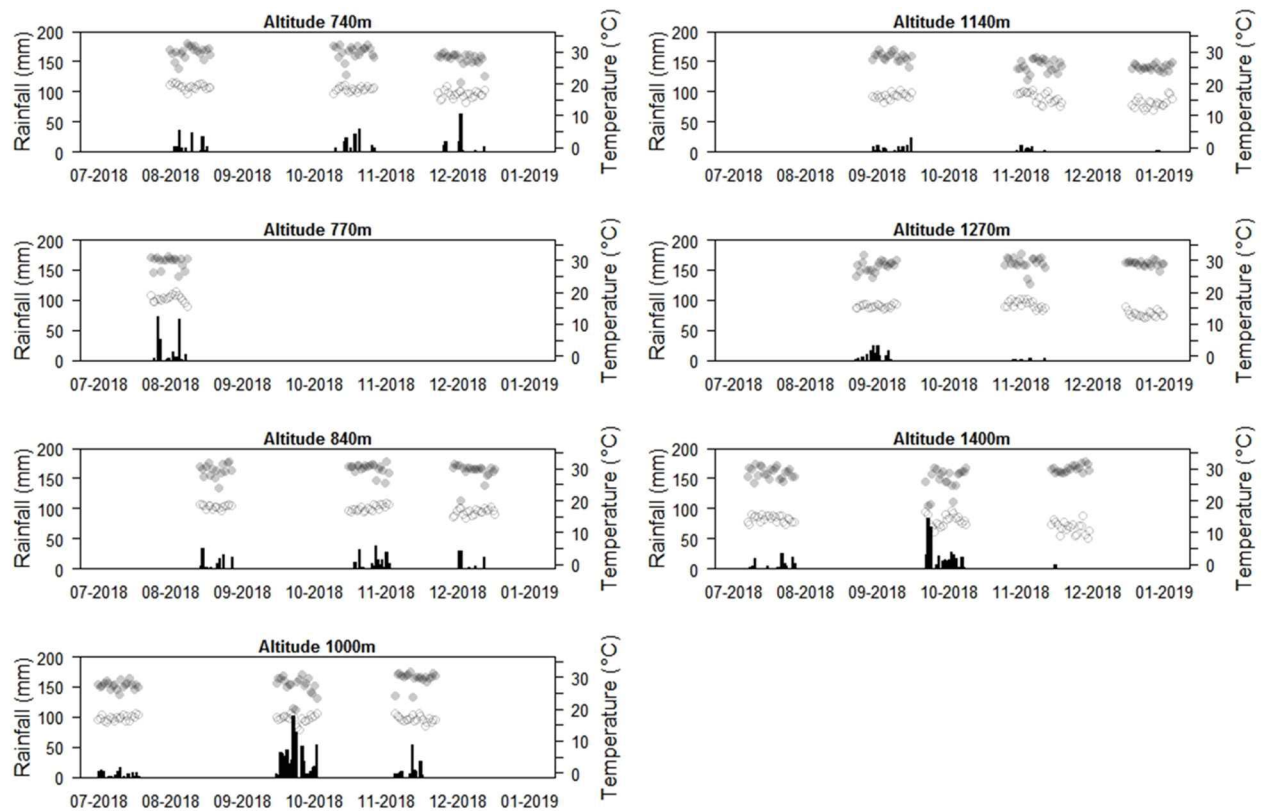


Figure 1. Daily rainfall (black bar plot), daily minimum (empty points) and maximum (complete points) temperatures recorded by the weather stations placed in the reference plot of each study site from July 2018 to January 2019.

Each of the weather stations included of eleven to twelve sensors connected to a Campbell CR1000 or Campbell CR1000X (Campbell Scientific) datalogger that recorded data every five seconds and stored them every fifteen minutes. The stations were placed in the center of each plot and included an air temperature and relative humidity sensor positioned at 1.5 meters high (HMP45C), four leaf wetness sensors at 1.2 meter high, oriented in four opposite directions (Dielectric LWS) and six T-type thermocouples (copper/constantan) placed at three different heights of two coffee plants. Each thermocouple was subdivided into four secondary

thermocouples placed in contact with leaf lamina on the underside of four leaves from the same stratum (Miller 1971). Therefore, the leaf temperature measurements were an average of four leaves. Only the stations located in the reference plots with full sun exposure had a rain gauge placed above coffee trees at 2 meters high (TE525MM, accuracy 0.1mm). Data retrieval from the dataloggers were performed weekly using PC200W 4.5 Datalogger Support Software (Campbell Scientific).

Plot shade tree height and canopy openness characterization

The height of the shade trees and canopy openness, above the coffee plants equipped with thermocouples, were measured at the beginning of each new installation period on a site. We measured the shade tree height with a clinometer. Canopy openness (%) was calculated by using hemispherical photographs analyzed with the Gap Light Analyzer software (Frazer et al. 1999). The hemispherical photographs were taken using a GoPro camera placed above the coffee plants and equipped with a fish eye lens allowing the capture of images with an ultra-wide angle (Figure 2). The software then estimated the percentage of canopy openness for different angles by manually classifying the pixels with a software feature that manages the contrast level. Given that this classification is arbitrary, it was operated by one single person (Weiss et al. 2004).

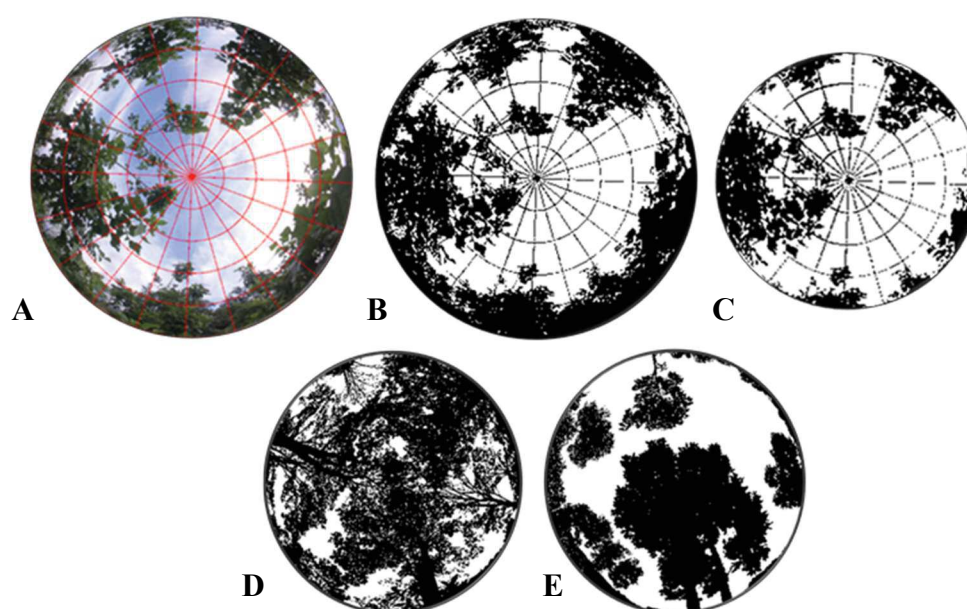


Figure 2. Hemispherical photographs analyzed with Gap Light Analyzer software (A) that classified the pixels using contrast level (B) to compute the canopy openness of four lines of gap fractions from the zenith (C). Examples of regular light gap distribution (D) and irregular light gap distribution (E). Photographs by Rogelio Villarreyña Acuña

Variables description

Considering our objective of using the models in warning systems based on a network of weather stations installed in full sun exposure, we decided to work on daily variables, which is the most common format used to collect weather data. Leaf wetness duration and leaf temperatures are important for predicting fungal foliar diseases (Magarey et al. 2005). However, leaf wetness and leaf temperature are not usually measured in full sun weather stations. For that reason, in addition to modeling microclimate in the understory of agroforestry systems as a function of shade tree characteristics, we decided to model these microclimatic variables as a function of others, usually recorded in weather stations. Specifically, we chose to develop five models for: the daily number of hours of leaf wetness (*HoursLW*), the minimum and maximum daily leaves temperatures (*MinTleaf* and *MaxTleaf* respectively), the minimum and maximum daily air temperatures under agroforestry systems (*MinTairShade* and *MaxTairShade* respectively).

To explain these five microclimatic variables, we chose to use meteorological variables, provided by the reference weather station in full sun exposure installed in each site: minimum and maximum daily air temperatures (*MinTairSun* and *MaxTairSun* respectively), daily average relative humidity (*RHSun*) and total daily precipitation (*RainfallSun*).

The plots were classified according to one factor characterizing their agroforestry system. The first factor, named *classAgroforSyst*, included eight modalities representing the combination of two levels of canopy openness, two levels of light gaps distribution, and two levels of shade tree height (Table 2). A ninth modality, representing plots in full sun exposure, has been created for the models explaining the variables *HoursLW*, *MinTleaf* and *MaxTleaf*. The canopy openness was considered low when strictly less than 50% and high when greater or equal to 50%. To characterize level of light gaps distribution we chose four lines of gap fractions from the zenith rather than the larger angle to exclude the tops of neighboring coffee plants and only characterize the shade provided by the trees (Figure 2 C). As an estimation of light gaps distribution, we then used the standard error between the ratios of the canopy openness and the area of the 80 gap-fractions included in the four lines. The higher was the standard error, the more irregular was the light gap distribution. To create two classes for the variables of light gaps distribution and shade tree height we used the *party* package (Hothorn et al., 2006), which builds a tree-based regression by recursive binary partitioning (Table 2).

The *MinTleaf* and *MaxTleaf* variables had the particularity of being measured on three foliar strata of the coffee plant, so we studied the effect of coffee leaf strata in these two models (*CoffeeLeafStratum: Bottom, Middle, Top*).

Table 2

Description of the five microclimatic response variables and their tested explanatory variables, including microclimatic quantitative variables provided by a weather station exposed to full sun and plot characteristics factors

Response variables	Description	Unit	Range
HoursLW	Daily hours of leaf wetness	-	[0; 24]
MinTleaf	Daily minimum leaf temperature	°C	[7.3; 20.4]
MaxTleaf	Daily maximum leaf temperature	°C	[17.7; 48.8]
MinTairShade	Daily minimum air temperature under agroforestry	°C	[8.0; 20.4]
MaxTairShade	Daily maximum air temperature under agroforestry	°C	[18.4; 34.1]
Explanatory variables	Description	Unit	Range
Microclimatic quantitative variables			
MinTairSun	Daily minimum air temperature in full sun exposure	°C	[8.1; 20.4]
MaxTairSun	Daily maximum air temperature in full sun exposure	°C	[18.4; 32.7]
RHSun	Daily average relative humidity in full sun exposure	%	[61; 100]
RainfallSun	Daily rainfall in full sun exposure	mm	[0; 103]
Characteristics factors			
classAgroforSyst	Type of agroforestry system: Shade tree height ≥ 7 m, canopy openness $\geq 50\%$ and light gaps distribution (> 2.6) Shade tree height ≥ 7 m, canopy openness $\geq 50\%$ and light gaps distribution (≤ 2.6) Shade tree height ≥ 7 m, canopy openness $< 50\%$ and light gaps distribution (> 2.6) Shade tree height ≥ 7 m, canopy openness $< 50\%$ and light gaps distribution (≤ 2.6) Shade tree height < 7 m, canopy openness $\geq 50\%$ and light gaps distribution (> 2.6) Shade tree height < 7 m, canopy openness $\geq 50\%$ and light gaps distribution (≤ 2.6) Shade tree height < 7 m, canopy openness $< 50\%$ and light gaps distribution (> 2.6) Shade tree height < 7 m, canopy openness $< 50\%$ and light gaps distribution (≤ 2.6) Full sun exposure (modality specific to HoursLW , MinTleaf and MaxTleaf)		
CoffeeLeafStratum	Coffee leaf stratum: Bottom; Middle; Top (specific to MinTleaf and MaxTleaf)		

Statistical analysis

For each of the five variables *HoursLW*, *MinTleaf*, *MaxTleaf*, *MinTairShade* and *MaxTairShade*, we first studied the distributions of the microclimatic variables to focus on domains of definition with a sufficient number of observations. Then, we used the boosted regression trees analysis to evaluate the linearity of relationships and obtain a relative ranking of all the variables tested for each model (Table 2). This machine learning algorithm is

increasingly used in ecological modeling due to the flexibility of regression trees that allows complex ecological responses to be modeled (Elith et al., 2008; Bhatt et al., 2013). The model consisted of a linear combination of regression trees. The relative importance of each variable was estimated using the number of times a variable was selected for splitting, weighted by the squared improvement of the model following each splitting, and averaged over all regression trees (Friedman, 2001; Williams et al., 2010). The linearity of the dependence is checked using the partial dependence function showed the marginal effect of each variate on the count response after averaging the effects of all other variates (Bhatt et al., 2013).

The five response variables were then fitted to a Gaussian distribution using generalized linear models (GLM) and keeping the variables of greatest relative level of influence (Table 3), the sum of whose influence accounted for 95% of the response. To compare factor's modalities effects, we used the Tukey's multiple comparison post hoc test.

In order to assess the validity of the equations on an independent dataset, two plots were excluded from the entire construction of the model (BRT and GLM), the plot of the site at the altitude of 770 m and the plot of the banana agroforestry system at the altitude of 1140 m. On these two plots, the predicted and observed values were then compared by simple regressions. The extreme values excluded from model building stage were similarly used for evaluation purposes. All statistical analyses were performed with R 3.6.1 (R Development Core Team 2019) and with an alpha level of 0.05. Boosted regressions trees were performed using the *gbm* package version 2.1.5 (Greenwell et al, 2019) and the *dismo* package (Hijmans et al., 2017). GLM were fitted using *lme4* package version 1.1-21 (Bates et al., 2015), and we performed the Tukey's multiple comparison post hoc test using *multcomp* package version 1.4-12 (Hothorn et al. 2020).

4.4. Results

Model of the daily minimum and maximum leaf temperature

The results of the exploratory analysis carried out using the boosted regression tree approach enabled us to classify, in order of importance, the variables tested in the models explaining the minimum and maximum daily leaf temperatures (*MinTleaf* and *MaxTleaf* respectively) (Table 3). Thus, *MinTleaf* was described mainly by *MinTairSun*, then in decreasing order of importance by the variables *classAgroforSyst*, *MaxTairSun*, *RHSun*, *RainfallSun*, and *CoffeeLeafStratum*. With respect to the *MaxTleaf* variable, the maximum

value of the full sun temperature (*MaxTairSun*) was the most important variable but unlike the *MinTleaf* variable, the following variables also had a major weight: *CoffeeLeafStratum*, *classAgroforSyst*, *MinTairSun*, *RainfallSun* and *RHSun*.

Table 3

Relative levels of influence (%) of each explanatory variable on the dependent variables provided by the boosted regression tree analysis

Explanatory variables	Response variables				
	MinTleaf	MaxTleaf	MinTairShade	MaxTairShade	HoursLW
MinTairSun	73.6	13.9	95.3	9.2	6.5
MaxTairSun	5.2	26.4	1.4	78.6	9.5
RHSun	4.3	8.4	1.5	3.2	66.3
RainfallSun	3.6	11.6	0.6	2.2	5.2
classAgroforSyst	11.5	19.3	1.2	6.8	12.5
CoffeeLeafStratum	1.8	20.4	-	-	-

Considering only the variables with the highest level of influence and representing about 95% of the response variable, we have selected the variables *MinTairSun*, *classAgroforSyst*, *MaxTairSun*, and *RHSun* for the model explaining *MinTleaf*. From these variables, subsequent model development phase resulted in the conservation of three variables that had a significant effect on *MinTleaf*: *MinTairSun*, *RHSun* and *classAgroforSyst*.

Considering quantitative microclimatic variables, *MinTairSun* and *RHSun* had a positive effect on *MinTleaf* ($p < 0.001$ for both *MinTairSun* and *RHSun*). In terms of factors, the *CoffeeLeafStratum* variable had no significant effect while we found a significant influence of *classAgroforSyst* showing a positive effect of all of the agroforestry systems compared to the full sun exposure ($p \leq 0.001$). The result of the pair-wise comparison of the different modalities of *classAgroforSyst* did not show differences related to any of the three characteristics: shade tree height, canopy openness and light gaps distribution (Table 4).

$$MinTleaf = \alpha_1 + \alpha_2 \times MinTairSun + \alpha_3 \times RHSun + \alpha_4$$

Table 4Description of the parameters estimate of the models *MinTleaf* and *MaxTleaf*

Model	Parameter	Unit	Value [$\pm$ standard error] ^a	Factor modalities differences ^b
MinTleaf	α_1	-	0.32 [$\pm$ 0.21]	-
	α_2	°C ⁻¹	0.89 [$\pm$ 0.0069]	-
	α_3	-	0.011 [$\pm$ 0.0026]	-
	α_4	-	0 if <i>classAgroforSyst</i> is I	d
			0.35 [$\pm$ 0.086] if <i>classAgroforSyst</i> is B	a
			0.58 [$\pm$ 0.081] if <i>classAgroforSyst</i> is F	abc
			0.60 [$\pm$ 0.073] if <i>classAgroforSyst</i> is G	abc
			0.68 [$\pm$ 0.043] if <i>classAgroforSyst</i> is A	bc
			0.84 [$\pm$ 0.041] if <i>classAgroforSyst</i> is C	be
			0.66 [$\pm$ 0.034] if <i>classAgroforSyst</i> is E	c
			0.91 [$\pm$ 0.054] if <i>classAgroforSyst</i> is D	e
			1.10 [$\pm$ 0.086] if <i>classAgroforSyst</i> is H	e
MaxTleaf	β_1	-	17.71 [$\pm$ 1.40]	-
	β_2	°C ⁻¹	0.93 [$\pm$ 0.026]	-
	β_3	°C ⁻¹	-0.061 [$\pm$ 0.029]	-
	β_4	-	-0.15 [$\pm$ 0.012]	-
	β_5	-	-4.80 [$\pm$ 0.22] if <i>classAgroforSyst</i> is D	a
			-3.73 [$\pm$ 0.34] if <i>classAgroforSyst</i> is B	ab
			-3.87 [$\pm$ 0.34] if <i>classAgroforSyst</i> is H	ac
			-2.66 [$\pm$ 0.17] if <i>classAgroforSyst</i> is A	b
			-3.13 [$\pm$ 0.16] if <i>classAgroforSyst</i> is C	bc
			-1.68 [$\pm$ 0.14] if <i>classAgroforSyst</i> is E	d
			-1.65 [$\pm$ 0.29] if <i>classAgroforSyst</i> is G	d
			0.55 [$\pm$ 0.32] if <i>classAgroforSyst</i> is F	e
			0 [$\pm$] if <i>classAgroforSyst</i> is I	e
	β_6	-	0 if <i>CoffeeLeafStratum</i> is <i>Bottom</i>	a
			2.30 [$\pm$ 0.11] if <i>CoffeeLeafStratum</i> is <i>Middle</i>	b
			5.71 [$\pm$ 0.11] if <i>CoffeeLeafStratum</i> is <i>Top</i>	c

^a: A: Shade tree height ≥ 7 m, canopy openness $\geq 50\%$, irregular light gaps distribution (> 2.6)B: Shade tree height ≥ 7 m, canopy openness $\geq 50\%$, regular light gaps distribution (≤ 2.6)C: Shade tree height ≥ 7 m, canopy openness $< 50\%$, irregular light gaps distribution (> 2.6)D: Shade tree height ≥ 7 m, canopy openness $< 50\%$, regular light gaps distribution (≤ 2.6)E: Shade tree height < 7 m, canopy openness $\geq 50\%$, irregular light gaps distribution (> 2.6)F: Shade tree height < 7 m, canopy openness $\geq 50\%$, regular light gaps distribution (≤ 2.6)G: Shade tree height < 7 m, canopy openness $< 50\%$, irregular light gaps distribution (> 2.6)H: Shade tree height < 7 m, canopy openness $< 50\%$, regular light gaps distribution (≤ 2.6)

I: Full sun exposure

^b: by model and by factor, the modalities that do not share a letter are significantly different

To explain *MaxTleaf* we selected all the tested variables because the least influential variable had a relative influence of 8% (Table 3). In this model, the variables retained for their significant effect were *MaxTairSun* for its positive effect ($p < 0.001$), *RHSun* for its negative effect ($p < 0.001$), *MinTairSun* for its negative effect ($p = 0.034$), and the factors *CoffeeLeafStratum* and *classAgroforSyst*. Indeed, the variable *RainfallSun* had not significant effect ($p = 0.84$). We found significant differences between the three modalities of *CoffeeLeafStratum* with a positive effect of the upper strata (Table 4). The pair-wise comparison of the different modalities of *classAgroforSyst* highlighted that the modality with low shade trees, high canopy openness and regular light gaps distribution was not significantly different from the modality of full sun exposure unlike the others modalities.

$$MaxTleaf = \beta_1 + \beta_2 \times MaxTairSun + \beta_3 \times MinTairSun + \beta_4 \times RHSun + \beta_5 + \beta_6$$

The minimum leaf temperature estimation model gave better prediction results with a root mean square error of 0.79 between predicted and observed values (Figure 3A) compared to 3.15 for the maximum leaf temperature estimation model (Figure 4A). The evaluation of these models on the extreme values extracted from the definition domain also showed a better predictive accuracy of the *MinTleaf* estimation model compared to the *MaxTleaf* estimation model with root mean square errors between predicted and observed values of 1.06 and 3.22 respectively (Figures 3B and 4B). The validation on the independent dataset illustrated the same trend with root mean square errors of 0.75 for *MinTleaf* and 2.90 for *MaxTleaf* (Figures 3C and 4C).

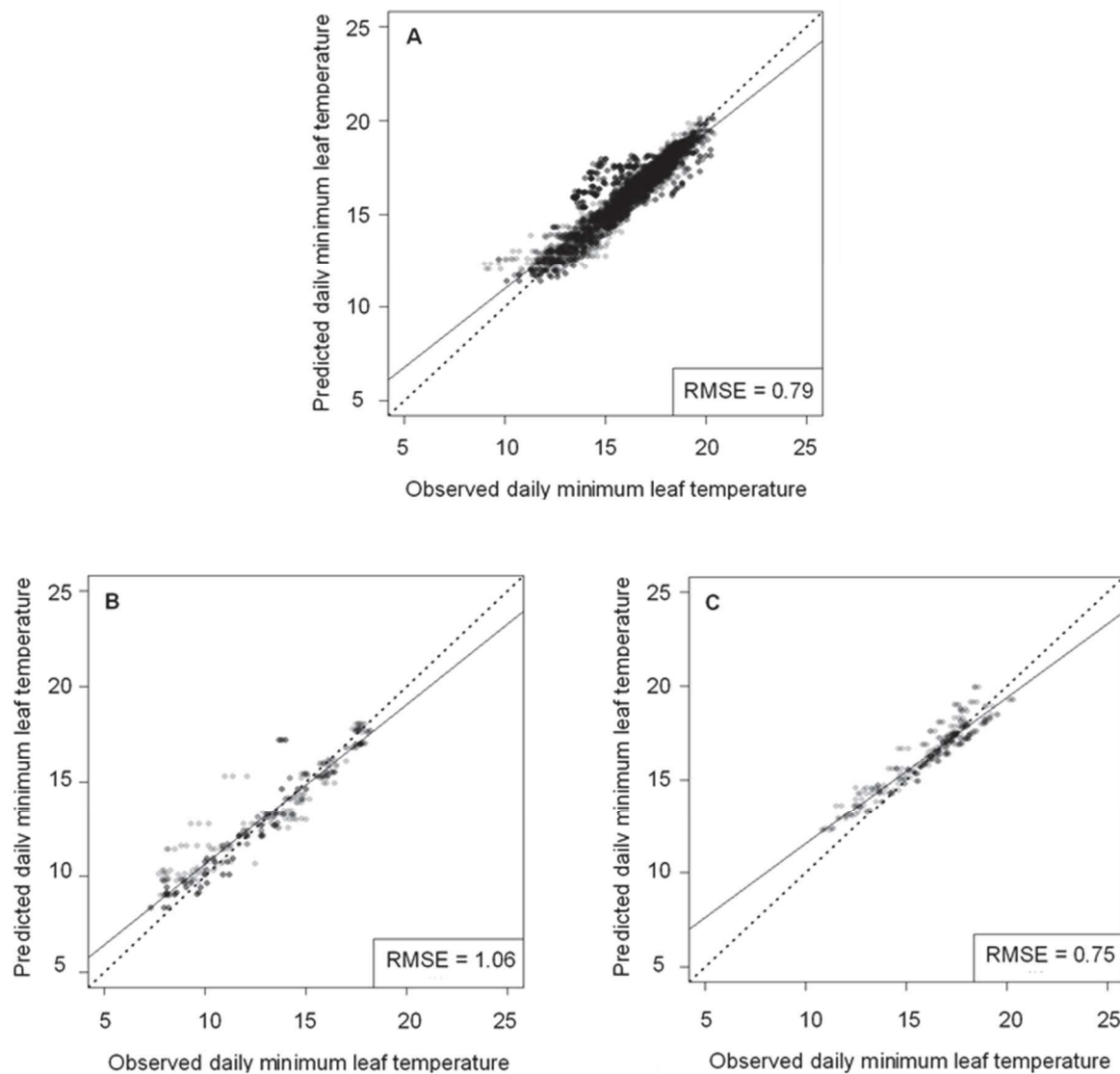


Figure 3. Graphs illustrating predicted daily minimum leaf temperature as a function of the observed values on the dataset used to build the model (A), on the extremes values from the domain of definition excluded from model building stage (B) and on the independent dataset including the site at an altitude of 770 m a.s.l. and the coffee plot with banana agroforestry system in the site at an altitude of 1140 m a.s.l. (C); RMSE = root mean square error

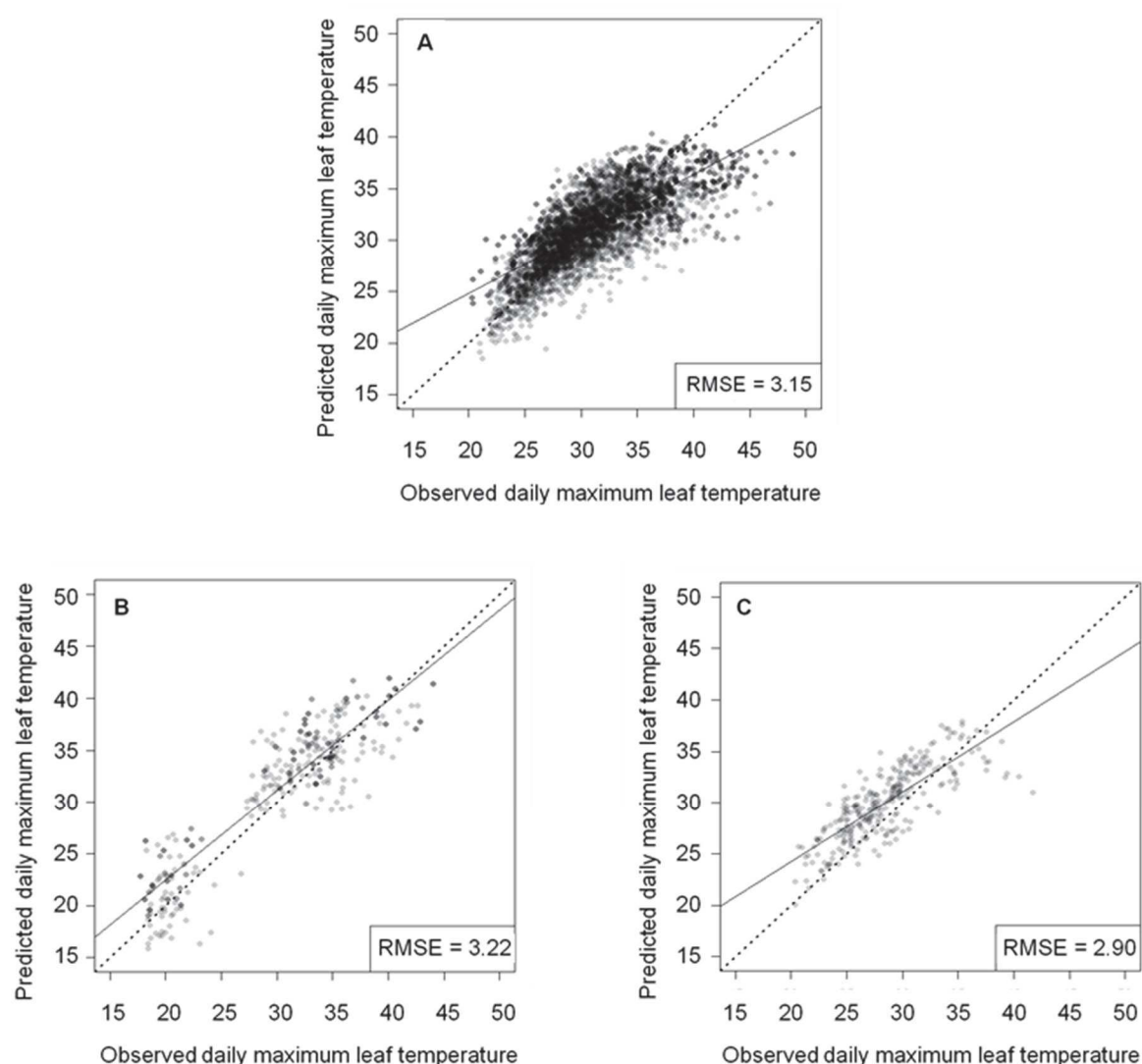


Figure 4. Graphs illustrating predicted daily maximum leaf temperature as a function of the observed values on the dataset used to build the model (A), on the extremes values from the domain of definition excluded from model building stage (B) and on the independent dataset including the site at an altitude of 770 m a.s.l. and the coffee plot with banana agroforestry system in the site at an altitude of 1140 m a.s.l. (C); RMSE = root mean square error

Model of the daily minimum and maximum air temperature under agroforestry systems

By using the boosted regression tree approach, we determined the relative importance of the variables tested in the models explaining the minimum and maximum daily air temperatures in agroforestry systems (*MinTairShade* and *MaxTairShade* respectively) (Table 3). Like the *MinTleaf* variable, *MinTairShade* was almost exclusively explained by the *MinTairSun* variable

with a relative importance rate about 95%. The variables *MinTairSun*, *RHSun*, *RainfallSun* and *classAgroforSyst* had negligible effects. Therefore, the only variable selected was *MinTairSun* and its effect on *MinTairShade* was significantly positive ($p < 0.001$) (Table 5).

Table 5

Description of the parameters estimate of the models *MinTairShade*, *MaxTairShade* and *HoursLW*

Model	Parameter	Unit	Value [$\pm$ standard error] ^a	Factor modalities differences ^b
MinTairShade	γ_1	-	1.23 [$\pm$ 0.14]	-
	γ_2	$^{\circ}\text{C}^{-1}$	0.94 [$\pm$ 0.0087]	-
MaxTairShade	δ_1	-	4.97 [$\pm$ 0.61]	-
	δ_2	$^{\circ}\text{C}^{-1}$	0.77 [$\pm$ 0.021]	-
	δ_3	-	0 if classAgroforSyst is A	a
			-0.36 [$\pm$ 0.16] if classAgroforSyst is D	a
			-1.13 [$\pm$ 0.22] if classAgroforSyst is B	b
			0.41 [$\pm$ 0.13] if classAgroforSyst is C	c
			1.57 [$\pm$ 0.12] if classAgroforSyst is E	d
			1.86 [$\pm$ 0.22] if classAgroforSyst is F	d
HoursLW	ε_4	-	1.58 [$\pm$ 0.17] if classAgroforSyst is G	d
			1.33 [$\pm$ 0.23] if classAgroforSyst is H	d
			-32.52 [$\pm$ 1.98]	-
			0.62 [$\pm$ 0.014]	-
			-0.20 [$\pm$ 0.036]	-
			0 if classAgroforSyst is I	a
			0.71 [$\pm$ 0.42] if classAgroforSyst is G	a
			-0.71 [$\pm$ 0.50] if classAgroforSyst is H	abc
			-0.65 [$\pm$ 0.47] if classAgroforSyst is F	acd
			-2.66 [$\pm$ 0.49] if classAgroforSyst is B	b
			-1.30 [$\pm$ 0.25] if classAgroforSyst is A	bc
			-1.58 [$\pm$ 0.20] if classAgroforSyst is E	bc
			-0.88 [$\pm$ 0.23] if classAgroforSyst is C	c
			-2.08 [$\pm$ 0.32] if classAgroforSyst is D	bd

^a: A: Shade tree height $\geq 7\text{m}$, canopy openness $\geq 50\%$, irregular light gaps distribution (> 2.6)

B: Shade tree height $\geq 7\text{m}$, canopy openness $\geq 50\%$, regular light gaps distribution (≤ 2.6)

C: Shade tree height $\geq 7\text{m}$, canopy openness $< 50\%$, irregular light gaps distribution (> 2.6)

D: Shade tree height $\geq 7\text{m}$, canopy openness $< 50\%$, regular light gaps distribution (≤ 2.6)

E: Shade tree height $< 7\text{m}$, canopy openness $\geq 50\%$, irregular light gaps distribution (> 2.6)

F: Shade tree height $< 7\text{m}$, canopy openness $\geq 50\%$, regular light gaps distribution (≤ 2.6)

G: Shade tree height $< 7\text{m}$, canopy openness $< 50\%$, irregular light gaps distribution (> 2.6)

H: Shade tree height $< 7\text{m}$, canopy openness $< 50\%$, regular light gaps distribution (≤ 2.6)

I: Full sun exposure

^b: by model and by factor, the modalities that do not share a letter are significantly different

$$MinTairShade = \gamma_1 + \gamma_2 \times MinTairSun$$

The comparison of predicted and observed values gave root mean square errors of 0.46 on the data used to build the model, 0.96 on the extreme data excluded from the data set and 0.71 on the independent data set (Figures 5A, B and C).

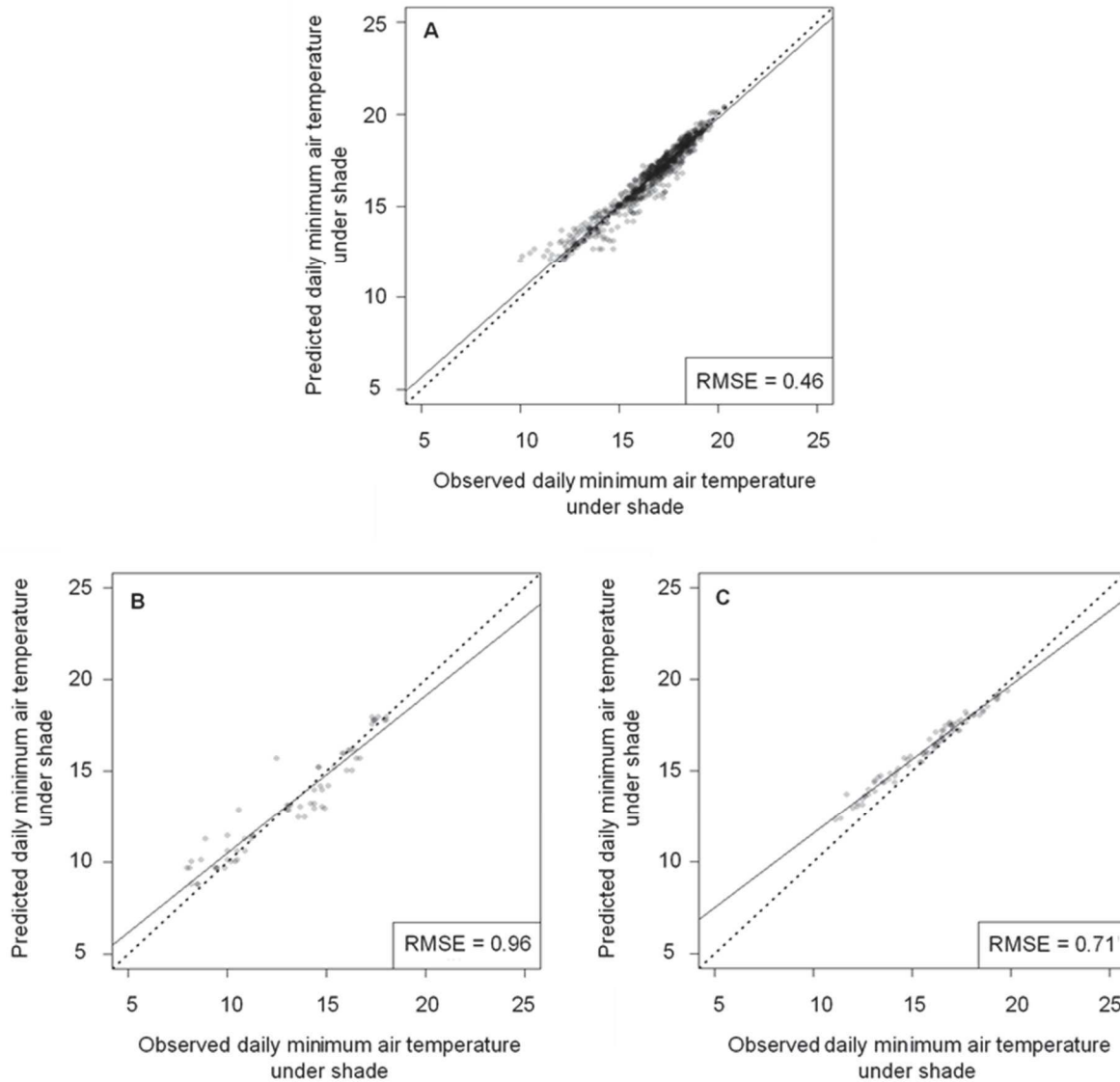


Figure 5. Graphs illustrating predicted daily minimum air temperature under shade as a function of the observed values on the dataset used to build the model (A), on the extremes values from the domain of definition excluded from model building stage (B) and on the independent dataset including the site at an altitude of 770 m a.s.l. and the coffee plot with banana agroforestry system in the site at an altitude of 1140 m a.s.l. (C); RMSE = root mean square error

The exploratory analysis showed that the *MaxTairSun* variable described about 79% of the *MaxTairShade* variable. The variables *MinTairSun* and *classAgroforSyst* represented together a relative influence around 17% and the other variables had importance levels below 5% (Table 3). These three explanation variables were selected to build the *MaxTairShade* estimation model but *MinTairSun* did not show a significant effect ($p = 0.056$). Thus, *MaxTairSun* had a positive effect ($p < 0.001$) and the effect of the factor *classAgroforSyst* illustrated a clear negative effect of higher shade trees (Table 5).

$$MaxTairShade = \delta_1 + \delta_2 \times MaxTairSun + \delta_3$$

This model exhibited better results in terms of prediction accuracy than the model of estimation of *MaxTleaf*. Indeed, the root mean square error between predicted and observed values used to build the model was 1.11 (Figure 6A) while it was 3.15 for the *MaxTleaf* model (Figure 4A). In addition, the validation on extremes values, excluded from the analysis, and on the independent dataset showed that predicted and observed were link by root mean square errors of 1.22 and 1.23 respectively (Figures 6B and C).

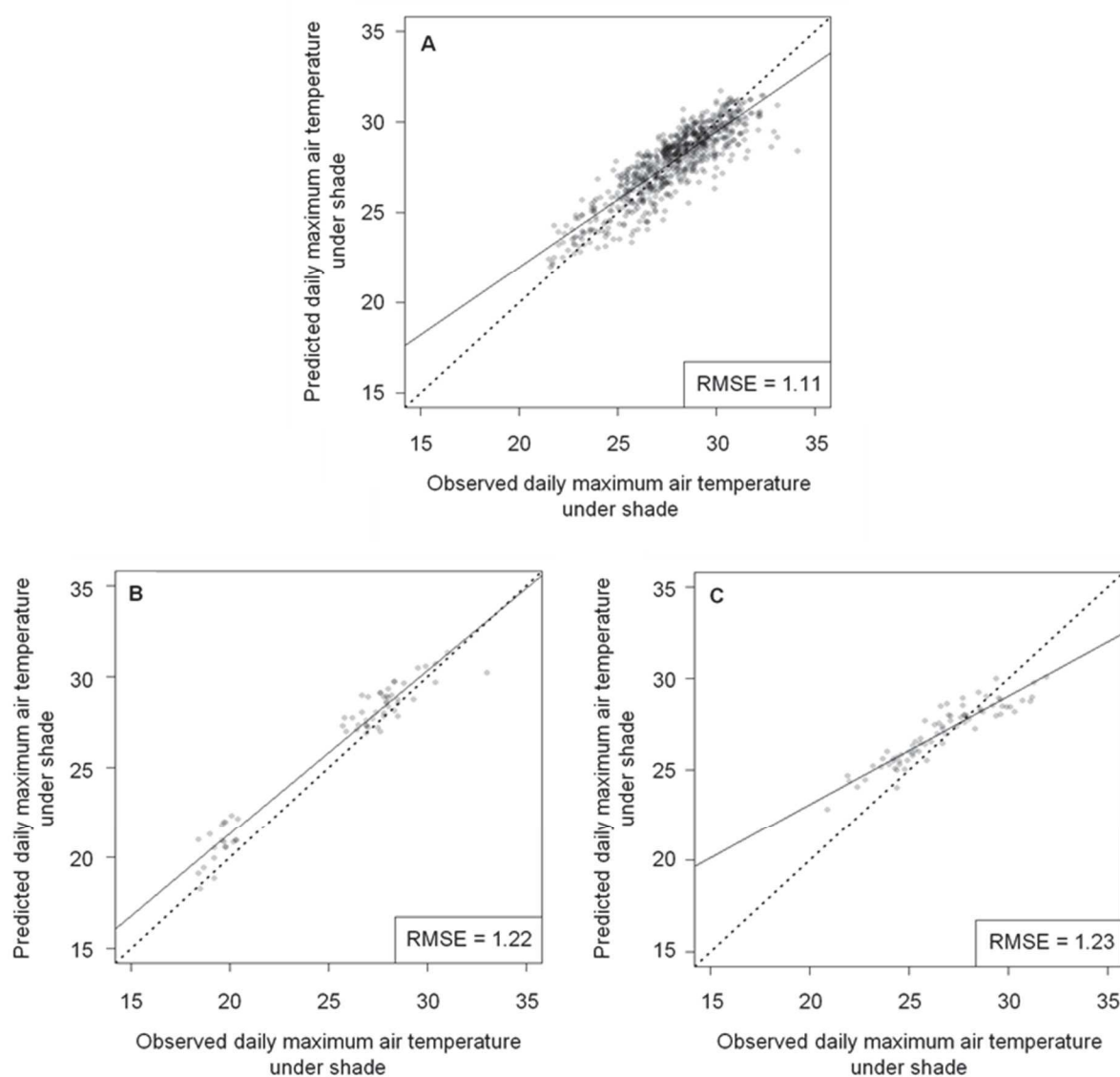


Figure 6. Graphs illustrating predicted daily maximum air temperature under shade as a function of the observed values on the dataset used to build the model (A), on the extremes values from the domain of definition excluded from model building stage (B) and on the independent dataset including the site at an altitude of 770 m a.s.l. and the coffee plot with banana agroforestry system in the site at an altitude of 1140 m a.s.l. (C); RMSE = root mean square error

Model of the daily number of hours of leaf wetness

The exploratory phase of the analysis revealed that the variable *HoursLW* was mainly explained by the variables *RHSun*, *classAgroforSyst*, *MaxTairSun* and *MinTairSun* (Table 3). The variable *RainfallSun* had only about 5% of relative influence on the variable.

Model building stage for *HoursLW* resulted in the conservation of three variables with significant effect. *RHSun* had a positive effect ($p < 0.001$), *MaxTairSun* had a negative effect ($p < 0.001$), and *classAgroforSyst* showed a trend of higher shade trees to decrease more the number of hours with leaf wetness than systems with smaller shade trees. Indeed, among agroforestry systems with smaller shade trees, the system a high canopy openness and an irregular light gaps distribution was the only one showing a significant difference with the full sun exposed system whereas all of the systems with high shade trees had a significant negative effect compared with full sun exposure (Table 5).

$$HoursLW = \varepsilon_1 + \varepsilon_2 \times RHSun + \varepsilon_3 \times MaxTairSun + \varepsilon_4$$

Comparison of the model's predictions with the observed values provided root mean square errors of 2.66 with the data used for its development (Figure 7A), of 2.74 with the extreme values excluded from model (Figure 7B), and 2.22 with the independent dataset (Figure 7C).

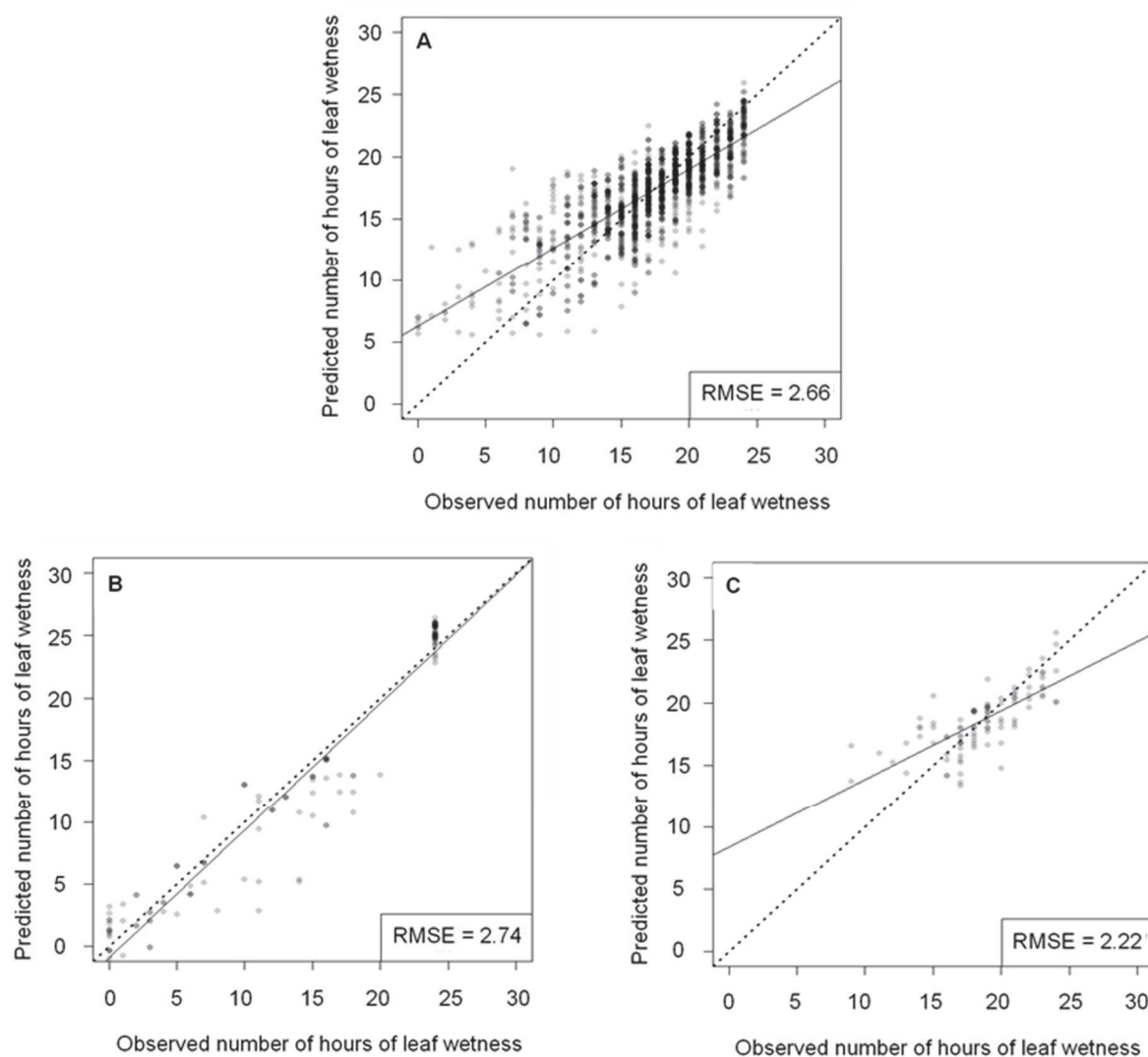


Figure 7. Graphs illustrating predicted daily number of hours of leaf wetness as a function of the observed values on the dataset used to build the model (A), on the extremes values from the domain of definition excluded from model building stage (B) and on the independent dataset including the site at an altitude of 770 m a.s.l. and the coffee plot with banana agroforestry system in the site at an altitude of 1140 m a.s.l. (C); RMSE = root mean square error

4.5. Discussion

Estimated minimum and maximum daily leaf temperatures and daily leaf wetness duration in full sun and in single-species agroforestry systems

The main drivers of coffee leaf minimum and maximum temperature were the air temperatures measured by the reference weather stations in full sun exposure.

The positive effect of the daily mean relative humidity in full sun on the minimum daily leaf temperature could be due to the fact that relative humidity is higher on cloudless days and the absence of cloud leads to a stronger cooling of temperatures at night. The buffer effect of the presence of shade trees compared to full sun exposure on the minimum temperature of coffee leaves we found, has already been observed (Morais et al. 2006; Soma 2015). We also noticed that agroforestry systems having a low canopy openness with a regular light gaps distribution showed a higher buffer effect, increasing daily minimum coffee leaf temperature. We suggest that this effect is due to the canopy homogeneity preventing exchanges with the outside air. The fact that the coffee leaf stratum had no effect on the daily minimum leaf temperature while a strong effect was found on daily maximum leaf temperature is certainly due to the absence of radiations by night when the minimum temperature was detected.

The maximum daily leaf temperature was partly explained by a weak negative effect of the minimum daily air temperature in full sun and a negative effect of the relative humidity in full sun. The latter effect could be related to the fact that lower relative humidity induced stomata closure that stopped plant transpiration resulting in leaf heating (Lange et al. 1971). The effect of minimum air temperature is possibly due to cloudy days responsible for an increase in this minimum temperature and a decrease of the maximum temperature because of a lower level of radiations. The maximum daily leaf temperature was also increased in full sun exposed plots or agroforestry systems with small trees providing a high and regular canopy openness, and in upper coffee leaf strata. These two effects were related to the buffer effect provided by shade trees (Muschler 1998; Siles et al. 2010; Soma 2015; Vezy et al. 2018) or by the upper coffee layer protecting the lower ones from radiations (Siles et al. 2010; Ngao et al. 2017). A dense canopy with a regular light gaps distribution made it possible to isolate a layer of air that was less easily heated than system with an irregular canopy openness (Renaud and Rebetez, 2009). This phenomenon resulted in a lower temperature of the air surrounding the

leaves. On the other hand, the upper strata seemed to protect the lowest stratum from light radiation and thus reduce their maximum daily temperature.

The high variability observed in the model estimating the maximum leaf temperature compared to the minimum leaf temperature model was certainly due to the very heterogeneous sunlight conditions interacting with the coffee leaves angle and orientation in the plant (Miller 1971; Butler 1977). Another phenomenon that could partially explain this variability is the increase of air turbulence or decrease of wind speed depending on the agroforestry system that are responsible for air conductance changes (Stigter et al. 2002; Pezzopane et al. 2011).

The daily leaf wetness duration was mainly explained by a positive effect of the daily average relative humidity in full sun as described by other studies (Smith 1958; Shaw 1973; Sentelhas et al. 2008). Actually, rainfall did not show an effect on this variable because the free water on leaves was not only explained by rainfall but also by dew. Our equation, gave less accurate results probably because we used the daily average rather than the number of hours of relative humidity above 90%. Despite its imprecision, our equation had the advantage of estimating the daily coffee leaf wetness duration in full sun as Sentelhas et al. (2006), but also in agroforestry systems. The maximum air temperature in full sun was found to have a negative effect on the daily leaf wetness duration. The effect of maximum air temperature on leaf wetness drying would be enhanced at high maximum temperatures because the day would certainly have more hours of temperatures conducive to leaf wetness drying. The presence of trees should hinder leaf drying by intercepting light (Charbonnier et al. 2013) and reducing wind speed (Stigter et al. 2002; Pezzopane et al. 2011). However, higher shade trees demonstrated a trend to decrease the number of hours of leaf wetness. This phenomenon could be due to wind turbulences enhancing leaf drying under agroforestry systems with higher shade trees.

Estimation of minimum and maximum daily air temperatures in single-species agroforestry systems

As with the models of coffee leaf temperatures developed, the minimum and maximum daily air temperatures in the agroforestry system were mainly determined by the minimum and maximum daily air temperatures in full sun, respectively.

In the case of the minimum air temperature under shade, the minimum temperature or the air in full sun was the only variable that showed a significant effect probably because

characteristics of the agroforestry systems have a weak effect by night when this temperature was detected.

With respect to the daily air maximum temperature under shade, the strong global buffering effect of trees on the maximum air temperature under shade is well known (Barradas and Fanjul 1986; Siles et al. 2010; Sida et al. 2018). However, in our study, it seemed to be mostly explained by one factor of agroforestry systems: shade tree height. Tall trees made it possible to isolate a larger layer of air, which will therefore heat up less easily than the shallow layer of air delimited under the low trees. Here again, the minimum air temperature model in agroforestry systems showed better accuracy than the maximum air temperature model in agroforestry systems (Ferrez et al. 2011). This difference was probably due to large variations in the level of light radiation from one day to the next, which had less impact on the minimum air temperature, recorded at night.

4.6. Conclusion

In our study, simple equations were developed to estimate five variables that are useful in predicting the development of plant fungal diseases (Magarey et al. 2005) in both full sun exposed plantations and agroforestry systems. These models are based on (1) meteorological variables commonly provided by reference weather stations placed in full sun and (2) easily measurable characteristics in agroforestry systems. Models estimating the daily maximum leaf temperature and the daily leaf wetness duration did not show high accuracy but highlighted the importance of indicating the presence and height of shade trees to reduce estimation error. By identifying tree height, canopy openness and light gap distribution as the main agroforestry systems factors influencing the studied microclimatic variables, our equations offer opportunities to optimize agroforestry systems design and management. It would be interesting to complete these results by carrying out this type of study in diversified systems with several shade tree species and incorporate these equations into a local disease warning system that would improve prediction by taking into account the cropping system of each coffee producer.

Acknowledgements

For their valuable technical work, we thank Alejandra Barquero, Hugo Mendez and Steven Cerdas. This work was developed as part of the “Programa Centroamericano de Gestión Integral de la Roya del Café” (PROCAGICA) funded by the EU (DCI-ALA/2015/365-17). We thank the Ernesto Illy Foundation and CIRAD (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) for their financial support. We would like to thank in particular the coffee growers who were involved in the project for their help, for allowing access to their plots and for their willingness to participate in the trial we have installed.

4.7. Literature cited

- Allinne C, Savary S, Avelino J (2016) Delicate balance between pest and disease injuries, yield performance, and other ecosystem services in the complex coffee-based systems of Costa Rica. *Agric Ecosyst Environ* 222:1–12. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.001>
- Avelino J, Allinne C, Cerda R, et al (2018) Multiple-Disease System in Coffee: From Crop Loss Assessment to Sustainable Management. *Annu Rev Phytopathol* 56:611–635. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080417-050117>
- Avelino J, Ten Hoopen GM, Declerck FAJ (2011) Ecological Mechanisms for Pest and Disease Control in Coffee and Cacao Agroecosystems of the Neotropics. In: *Ecosystem services from agriculture and agroforestry : measurement and payment*, Earthscan Publications. pp 91–117
- Barradas VL, Fanjul L (1986) Microclimatic characterization of shaded and open-grown coffee (*Coffea arabica* L.) plantations in Mexico. *Agric Forest Meteorol* 38:101–112. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(86\)90052-3](https://doi.org/10.1016/0168-1923(86)90052-3)
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1) :1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Bhatt S, Gething PW, Brady OJ, Messina JP, Farlow AW, Moyes CL, Drake JM, Brownstein JS, Hoen, AG, Sankoh O, Myers MF, George DB, Jaenisch T, Wint GRW, Simmons CP, Scott TW, Farrar JJ, and Hay SI (2013) The global distribution and burden of dengue. *Nature* 496: 504.
- Butler DR (1977) Coffee Leaf Temperatures in a Tropical Environment. *Acta Bot Neerl* 26:129–140. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1977.tb01106.x>
- Campanha MM, Santos RHS, de Freitas GB, et al (2004) Growth and yield of coffee plants in agroforestry and monoculture systems in Minas Gerais, Brazil. *Agroforest Syst* 63:75–82. <https://doi.org/10.1023/B:AGFO.0000049435.22512.2d>
- Charbonnier F, le Maire G, Dreyer E, et al (2013) Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* L.) agroforestry system. *Agric Forest Meteorol* 181:152–169. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.07.010>

- Charbonnier F, Roupsard O, le Maire G, Guillemot J, Casanoves F, Lacointe A, Vaast P, Allinne, C, Audebert L, Cambou A, Clement-Vidal A, Defrenet E, Duursma RA, Jarri L, Jourdan C, Khac E, Leandro P, Medlyn BE, Saint-Andre L, Thaler P, Van den Meersche K, Aguilar AB, Lehner P, Dreyer E (2017) Increased light-use efficiency sustains net primary productivity of shaded coffee plants in agroforestry system. *Plant Cell Environ* 40:1592-1608.
- Coltri PP, Pinto HS, Gonçalves RR do V, et al (2019) Low levels of shade and climate change adaptation of Arabica coffee in southeastern Brazil. *Heliyon* 5:e01263. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e01263>
- DaMatta FM (2004) Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. *Field Crop Res* 86:99–114. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.09.001>
- DaMatta FM, Rena AB (2002) Ecofisiologia de cafezais sombreados e a pleno Sol. Pages 93-136 in: Zambolim L (ed), *O Estado da Arte de Tecnologias na Produção de Café*, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Dix ME, Bishaw B, Workman SW, Barnhart MR, Klopfenstein NB, and Dix AM (1999) Pest management in energy- and laborintensive agroforestry systems. In: Buck LE, Lassoie JP, Fernandes ECM (eds) *Agroforestry in sustainable agricultural systems*. CRC Press, Boca Raton, U.S.A., pp 131–155
- Elith J, Leathwick JR, Hastie T (2008) A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 77 :802– 813.
- Fernandez CE (1984). “Central America coffee rust project,” in *Coffee Rust in the Americas*. Fulton, R. H., Ed. The American Phytopathological Society, St. Paul, MN, 84–92.
- Ferrez J, Davison AC, Rebetez M (2011) Extreme temperature analysis under forest cover compared to an open field. *Agricultural and Forest Meteorology* 151:992–1001. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.03.005>
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman, KP (1999). *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation*. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Friedman JH (2001) Greedy function approximation: a gradient boosting machine. *Ann. Stat.* 1189–1232.
- Georg JG (1978) Techniques of frost prediction. In: Bagdonas A, Georg JC, Gerber JF (Eds.), *Techniques of Frost Prediction and Methods of Frost and Cold Protection*. WMO No. 487, Technical Note No. 157, WMO, Geneva, pp. 2–45.
- Greenwell B, Boehmke B, Cunningham J, GBM Developers (2019) *gbm: Generalized Boosted Regression Models*. R package version 2.1.5. <https://CRAN.R-project.org/package=gbm>
- Gutierrez PS, Vaast P (2002) Comportamiento fisiológico del café asociado con *Eucalyptus deglupta*, *Terminalia ivorensis* o sin sombra. *Agroforesteria en las Americas* 9:44–49
- Hijmans RJ, Phillips S, Leathwick J, Elith J (2017) *dismo: Species Distribution Modeling*. R package version 1.1-4. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>
- Hillel D, and Rosenzweig C (2010). *Handbook of Climate Change and Agroecosystems: Impacts, Adaptation, and Mitigation*. ICP Series on Climate Change Impacts, Adaptation, and Mitigation: Volume 1. Imperial College Press. 439pp.
- Hothorn T, Hornik K, Zeileis A (2006) Unbiased recursive partitioning: a conditional inference framework. *J. Comput. Graph. Stat.* 15:651–674.

- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*. 50:346–363.
- Jha S, Bacon CM, Philpott SM, et al (2014) Shade Coffee: Update on a Disappearing Refuge for Biodiversity. *BioScience* 64:416–428. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu038>
- Lange OL, Lösch R, Schulze ED, Kappen L (1971) Responses of stomata to changes in humidity. *Planta* 100:76–86
- Lasco RD, Delfino RJP, Espaldon MLO (2014) Agroforestry systems: helping smallholders adapt to climate risks while mitigating climate change: Agroforestry systems. *Wiley Interdiscip Rev Clim Change* 5:825–833. <https://doi.org/10.1002/wcc.301>
- Lhomme JP, Guilioni L (2004) A simple model for minimum crop temperature forecasting during nocturnal cooling. *Agricultural and Forest Meteorology* 123:55–68. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2003.11.001>
- Lin BB (2007) Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. *Agric Forest Meteorol* 144:85–94. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.12.009>
- Magarey RD, Sutton TB, Thayer CL (2005) A Simple Generic Infection Model for Foliar Fungal Plant Pathogens. *Phytopathology* 95:92–100. <https://doi.org/10.1094/PHTO-95-0092>
- Merle I, Tixier P, Virginio Filho EM, Cilas C, Avelino J (2020) Forecast models of coffee leaf rust symptoms and signs based on identified microclimatic combinations in coffee-based agroforestry systems in Costa Rica. *Crop Protection. Special issue*.
- Miller PC (1971) Sampling to Estimate Mean Leaf Temperatures and Transpiration Rates in Vegetation Canopies. *Ecology* 52:885–889. <https://doi.org/10.2307/1936038>
- Monteith JL, Ong CK, Corlett JE (1991) Microclimatic interactions in agroforestry systems. *Forest Ecol Manag* 45:31–44. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(91\)90204-9](https://doi.org/10.1016/0378-1127(91)90204-9)
- Morais H, Caramori PH, Ribeiro AM de A, et al (2006) Microclimatic characterization and productivity of coffee plants grown under shade of pigeon pea in Southern Brazil. *Pesq agropec bras* 41:763–770. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2006000500007>
- Muschler R (1998) Tree-crop Compatibility in Agroforestry: Production and Quality of Coffee Grown under Managed Tree Shade in Costa Rica. PhD thesis, University of Florida, Gainesville, Florida, USA, 219 pp
- Muschler RG (2001) Shade improves coffee quality in a sub-optimal coffee-zone of Costa Rica. *Agroforestry Systems* 85:131–139. <https://doi.org/10.1023/A:1010603320653>
- Ngao J, Adam B, and Saudreau M (2017) Intra-crown spatial variability of leaf temperature and stomatal conductance enhanced by drought in apple tree as assessed by the RATP model, *Agricultural and Forest Meteorology*, 237–238, 340–354, <http://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.02.036>, 2017.
- Padovan MP, Cortez VJ, Navarrete LF, Navarrete ED, Deffner AC, Centeno LG, Munguía R, Barrios M, Vichez-Mendoza JS, Vega-Jarquín C, Costa AN, Brook RM, Rapidel B (2015). Root distribution and water use in coffee shaded with *Tabebuia rosea* Bertol. and *Simarouba glauca* DC. compared to full sun coffee in sub-optimal environmental conditions. *Agrofor. Syst.* 89 :857–868
- Perfecto I, Rice RA, Greenberg R, Van der Voort ME (1996) Shade Coffee: A Disappearing Refuge for Biodiversity. *BioScience* 46:598–608. <https://doi.org/10.2307/1312989>

- Pezzopane JRM, Souza PS de, Rolim GDS, Gallo PB (2011) Microclimate in coffee plantation grown under grevillea trees shading. *Acta Sci Agron* 33:201–206. <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v33i2.7065>
- R Development Core Team (2019) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Renaud V, Rebetez, M (2009) Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland during the exceptionally hot summer of 2003, *Agricultural and Forest Meteorology*, 149:873-880
- Ridgeway G, (2007) “Generalized Boosted Models: A Guide to the gbm Package.” R package vignette, URL <http://CRAN.R-project.org/package=gbm>.
- Rodríguez D, Cure JR, Cotes JM, et al (2011) A coffee agroecosystem model: I. Growth and development of the coffee plant. *Ecol Model* 222:3626–3639. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.08.003>
- Schnabel F, Virginio Filho EM, Xu S, Fisk ID, Roupsard O, Haggard J (2017) Shade trees: a determinant to the relative success of organic versus conventional coffee production. *Agroforest Syst*, 1–15 <https://doi.org/10.1007/s10457-017-0100-y>
- Schroth G, Krauss U, Gasparotto L, et al (2000) Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics. *Agroforest Syst* 50:199–241
- Sentelhas PC, Dalla Marta A, Orlandini S, et al (2008) Suitability of relative humidity as an estimator of leaf wetness duration. *Agric Forest Meteorol* 148:392–400. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2007.09.011>
- Sentelhas PC, Gillespie TJ, Gleason ML, et al (2006) Evaluation of a Penman–Monteith approach to provide “reference” and crop canopy leaf wetness duration estimates. *Agric Forest Meteorol* 141:105–117. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.09.010>
- Shaw RH (1973) Dew duration in central Iowa. *Iowa State J Res*, 47 :219-227.
- Sida TS, Baudron F, Kim H, and Giller KE (2018) Climate-smart agroforestry: *Faidherbia albida* trees buffer wheat against climatic extremes in the Central Rift Valley of Ethiopia, *Agricultural and Forest Meteorology*, 248 :339-347, <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.10.013>.
- Siles P, Harmand J-M, Vaast P (2010) Effects of *Inga densiflora* on the microclimate of coffee (*Coffea arabica* L.) and overall biomass under optimal growing conditions in Costa Rica. *Agroforest Syst* 78:269–286. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9241-y>
- Smith LP (1958) The duration of surface wetness. *Proc Int Hortic Congr*, 15 :478-484.
- Soma M (2015) On the relationship between structure and canopy temperature in stands: comparing Shaded and Full-Sun situations in a coffee agroforestry trial in Costa Rica. CIRAD-CATIE, Agro ParisTech, Nancy
- Staver C, Guharay F, Monterroso D, Muschler RG (2001) Designing pest-suppressive multistrata perennial crop systems: shade-grown coffee in Central America. *Agroforest Syst* 53:151–170
- Stigter CJ (2015) Agroforestry and micro-climate change. *Tree-Crop Interactions: Agroforestry in a Changing Climate* CABI 119–145
- Stigter CJ, Mohammed AE, Nasr Al-amin NK, et al (2002) Agroforestry solutions to some African wind problems. *J Wind Eng Ind Aerod* 90:1101–1114. [https://doi.org/10.1016/S0167-6105\(02\)00224-6](https://doi.org/10.1016/S0167-6105(02)00224-6)

- Taugourdeau S, le Maire G, Avelino J, Jones JR, Ramirez LG, Quesada MJ, Charbonnier F, Gomez-Delgado F, Harmand J-M, Rapidel B, Vaast P, Roupsard O (2014) Leaf area index as an indicator of ecosystem services and management practices: An application for coffee agroforestry. *Agric Ecosyst Environ* 192:19-37.
- van Maanen A, Xu X-M (2003) Modelling plant disease epidemics. In: Xu X, Bailey JA, Cooke BM (eds) *Epidemiology of Mycotoxin Producing Fungi*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 669–682
- van Oijen M, Dautzat J, Harmand J-M, et al (2010a) Coffee agroforestry systems in Central America: II. Development of a simple process-based model and preliminary results. *Agroforest Syst* 80:361–378. <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9291-1>
- van Oijen M, Dautzat J, Harmand J-M, et al (2010b) Coffee agroforestry systems in Central America: I. A review of quantitative information on physiological and ecological processes. *Agroforest Syst* 80:341–359. <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9294-y>
- Vezy R, Christina M, Roupsard O, et al (2018) Measuring and modelling energy partitioning in canopies of varying complexity using MAESPA model. *Agric Forest Meteorol* 253–254:203–217. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.02.005>
- Vezy R, le Maire G, Christina M, Georgiou S, Imbach P, Hidalgo HG, Alfaro EJ, Blitz-Frayret C, Charbonnier F, Lehner P, Loustau D, Roupsard O, (2020) DynACof: A process-based model to study growth, yield and ecosystem services of coffee agroforestry systems. *Environmental Modelling & Software* 124, 104609.
- Weiss M, Baret F, Smith GJ, Jonckheere I, Coppin P (2004) Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination: Part II. Estimation of LAI, errors and sampling. *Agric For Met* 121:37-53.
- Williams GJ, Aeby GS, Cowie ROM, and Davy SK (2010) Predictive Modeling of Coral Disease Distribution within a Reef System. *PLoS ONE* 5(2): e9264. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009264>

Chapitre 5 : Discussion générale

L'objectif de cette thèse était d'élaborer des modèles statistiques basés sur le climat pour prédire le développement de la rouille orangée du caféier en Amérique Centrale. Ces modèles auront pour finalité d'être incorporés dans un système d'avertissement de la maladie dans cette région.

Au cours de notre démarche d'élaboration des modèles, il a été nécessaire de choisir entre différentes variables, pour caractériser la maladie, et différentes approches de modélisation. Puis, dans l'optique de l'utilisation de ces modèles en Amérique Centrale, nous avons eu besoin d'appréhender les défis qu'implique la culture du café en agroforesterie.

Dans un premier temps, nous avons comparé deux types de variables permettant de caractériser les maladies : les indicateurs d'incidence et sévérité, et le relevé de symptômes. Cette évaluation a été réalisée dans le cas particulier des maladies foliaires sur plantes pérennes. Nous avons montré que grâce à des méthodes d'analyses descriptives récentes, il est possible de mettre en évidence des arguments supplémentaires pour orienter son choix vers l'un ou l'autre de ces types de variables.

Dans un deuxième temps, nous avons proposé une option d'amélioration des modèles prédictifs, basés sur les variables météorologiques, en considérant la simplicité des modèles comme un atout majeur à leur utilisation future. Nous avons tout d'abord relevé les principaux avantages et inconvénients des méthodes de modélisation en prédiction des pathologies végétales. Puis, nous avons exploré un autre axe d'amélioration que ces méthodes, celui de la précision des prédicteurs. Ainsi, nous avons développé plusieurs modèles, tenant compte des différents stades de développement des lésions et basés sur des variables microclimatiques identifiées sans *a priori*.

Dans un dernier temps, nous avons proposé de détailler l'effet sur le microclimat de caractéristiques simples à mesurer dans les systèmes agroforestiers. Cette approche nous a permis de développer des équations d'estimation du microclimat, sous différents couverts végétaux communs en Amérique Centrale, et de proposer des pistes de régulation de la maladie de la rouille orangée par la conception et la gestion des systèmes agroforestiers.

5.1. Caractériser les maladies foliaires sur plantes pérennes : le choix entre des indicateurs et le suivi des symptômes

Par définition, l'incidence et la sévérité sont des indicateurs qui dépendent à la fois de la progression de la maladie mais aussi de la phénologie de la plante hôte. Ces indicateurs peuvent être mesurés à différentes échelles (Madden et al. 2007). Dans le cas des plantes annuelles, l'incidence représente une proportion entre le nombre d'individus malades et l'effectif total de plantes. Cet indicateur représente donc bien l'avancement des épidémies sur plantes annuelles.

Par contre, dans le cas des plantes pérennes, l'incidence et la sévérité ne sont plus mesurées à l'échelle de la plante mais à l'échelle des organes. Cette distinction entraîne des biais dans l'utilisation de l'incidence et de la sévérité pour caractériser la progression des maladies. Parmi ces biais, dans le cas des maladies sur feuilles, la croissance foliaire et la défoliation de l'hôte peuvent entraîner un effet de dilution sur l'incidence mesurée de la maladie (Ferrandino 2008). En effet, la maladie peut progresser moins vite que la plante ne crée de nouvelles feuilles à certains moments de l'année. Un autre désavantage de l'indicateur d'incidence est son imprécision à représenter la gravité d'une épidémie, dans le cas des maladies provoquant de multiples lésions, puisqu'un organe est compté comme infecté avec une seule lésion comme avec plusieurs dizaines. Dans ces cas particuliers, la sévérité illustrerait davantage le niveau de l'épidémie mais c'est un indicateur plus difficile à mesurer que l'incidence (Agrios 2005). Enfin, l'incidence et la sévérité résultent de l'enchaînement des différentes phases de développement de l'agent pathogène. Ce constat et la considération de l'effet de l'hôte complexifient l'interprétation biologique de l'influence de facteurs tels que le climat, qui agit à la fois sur la croissance de la plante et à chacun des stades du développement de la maladie. Malgré ces inconvénients, l'incidence étant plus simple et rapide à évaluer, elle reste l'indicateur de mesure des maladies le plus couramment utilisé.

La caractérisation des maladies foliaires par suivi des symptômes consiste à compter des lésions et suivre leurs étapes de développement : lésions latentes, lésions infectieuses, lésions nécrosées (Madden et al. 2007). Cette méthode a l'avantage de tenir compte du cycle de développement des maladies et de s'affranchir de l'effet de la croissance de la plante hôte, ce qui permet d'apporter une interprétation biologique aux effets des traitements étudiés. De plus, le contrôle des pathologies végétales par les fongicides peut faire appel à différents types de fongicides ciblant différents stades de développement du champignon. Prédire des risques en

fonction du cycle de développement de la maladie permet donc d'adapter les préconisations de traitement. Dans la pratique, suivre les symptômes d'une maladie ne peut pas être réalisé à grande échelle (van Maanen et Xu 2003) et les stades de développement peuvent s'avérer difficiles à évaluer à l'œil nu. C'est pourquoi cette méthode est beaucoup moins considérée pour caractériser la progression des maladies foliaires sur plantes pérennes.

Dans le cas de la rouille orangée, c'est l'incidence qui est principalement utilisée pour caractériser le niveau d'avancement des épidémies. Pourtant ses symptômes facilement détectables en font une maladie idéale pour envisager de prédire l'apparition de ces symptômes plutôt que l'incidence (Figure 1). De plus, l'effet de dilution de la maladie a plusieurs fois été mentionné comme un biais dans l'estimation de la progression de la rouille, notamment en raison du fort effet de la maladie sur la défoliation des branches du caféier (López-Bravo et al. 2012). Pour prendre en compte l'effet de l'hôte sur l'incidence, des méthodes de mesure ont d'ailleurs été proposées pour suivre, en même temps, la croissance foliaire, la défoliation et l'aire de rouille par feuille (Figure 11, Chapitre 1) (Kushalappa 1981). Les variables prédites étaient ensuite corrigées en tenant compte de la croissance et de la défoliation du caféier (Kushalappa 1984).

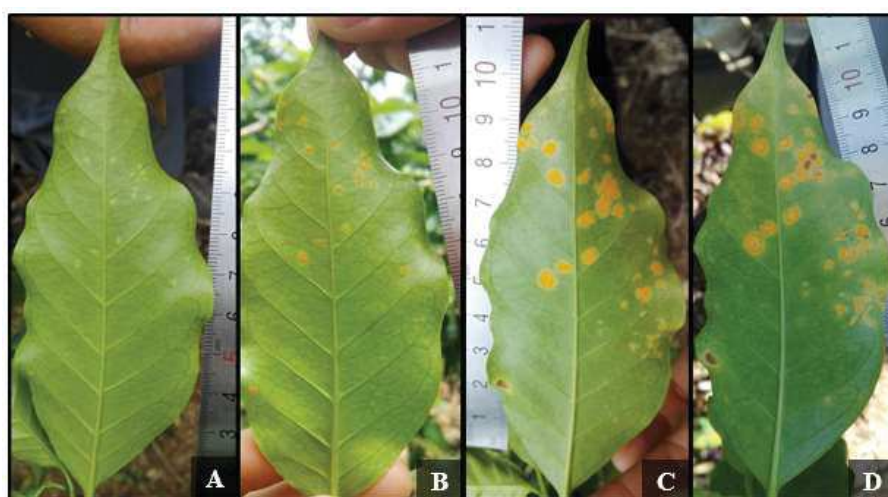


Figure 7 Série de photographies représentant à des intervalles d'une ou deux semaines (une semaine de A à B et de C à D, deux semaines de B à C), la même feuille de caféier, infectée par la rouille. Photographies de Steven Cerdas Hernandez

En mettant en place un essai couplant un suivi non-destructif, inspiré de la méthode proposée par Kushalappa (1981), à une collecte de feuilles, permettant de caractériser plus finement les stades de développement de la maladie, nous avons entrepris de comparer les résultats obtenus par le suivi d'une variable à ceux obtenus par le suivi de plusieurs variables caractérisant la rouille. Pour mettre en évidence les liens de cause à effet entre les variables obtenues par le suivi non-destructif et la collecte de feuilles, nous avons choisi d'appliquer l'analyse en modèles d'équations structurelles (SEM) (Grace 2006). Cette méthode avait déjà permis de mettre en évidence des effets indirects ou antagonistes dans une étude récente sur une maladie foliaire du bananier (Poeydebat et al. 2018). Les résultats obtenus sur les données du suivi non-destructif ont permis d'intégrer, au sein d'un modèle quantitatif, les liens de causes à effets décrivant la dynamique temporelle du pathosystème :

- La croissance végétative du caféier obéissant à la théorie de source-puits (Cannell 1985 ; Vaast et al. 2005 ; Cournede et al. 2007 ; Bote et Jan 2016),
- La différence de croissance foliaire entre les strates du caféier,
- L'effet négatif de la charge fructifère sur la résistance physiologique de la plante (de Carvalho et al. 2001 ; Avelino et al. 2006 ; Costa et al. 2006 ; López-Bravo et al. 2012),
- La densité foliaire augmentant la probabilité de progression de la rouille (Bock 1962a ; Kushalappa 1981 ; Kushalappa et al. 1983 ; Avelino et al. 2006),
- Le différentiel de niveau de rouille entre les strates du caféier (Villegas-García et Baeza-Aragón 1990 ; Martins et al. 2015),
- L'effet de dilution du niveau d'incidence par le renouvellement foliaire (Kushalappa 1981),
- La défoliation du caféier provoquée par la présence de rouille (Kushalappa et Lagesse 1981 ; Brown et al. 1995),
- Le contrôle de la rouille par les traitements fongicides (Mulinge et Griffiths 1974 ; Waller 1982 ; Chalfoun et de Carvalho 1999 ; de Carvalho et al. 2012 ; Capucho et al. 2013),
- La rétention des feuilles favorisée par les fongicides cupriques (Mulinge et Griffiths 1974 ; Brinate et al. 2015),
- L'influence du système agroforestier sur le développement de la maladie (Staver et al. 2001 ; Soto-Pinto et al. 2000 ; Roberts et Paul 2006 ; Avelino et al. 2006 ; Salgado et al. 2007 ; Allinne et al. 2016).

Bien que beaucoup de ces mécanismes aient déjà été démontrés ou mentionnés, c'est la première fois qu'ils étaient tous incorporés dans un même modèle et dans une même visualisation graphique (Figure 1, Chapitre 2), permettant de mettre en évidence des effets antagonistes, des effets indirects et des mécanismes en cascade. La très forte interdépendance entre la croissance du caféier et celle de la rouille, mise en évidence par ce résultat, a confirmé la difficulté pour les indicateurs d'incidence et de sévérité de ne rendre compte que de la progression de la maladie. De plus, la comparaison des résultats obtenus par le suivi non-destructif à ceux obtenus par la collecte des feuilles a fait ressortir des résultats antagonistes importants vis-à-vis de la dynamique de développement de la maladie. En se basant, par exemple, sur l'effet de l'ombrage, il s'est avéré que l'aire totale de rouille n'était pas influencée par le système agroforestier à base de *E. poeppigiana* (Figure 1, Chapitre 2) alors qu'un effet négatif de ce système a été mis en évidence sur l'abondance des surfaces infectieuses de rouille (Figure 5, Chapitre 2). Ce résultat signifie que, sur le terrain, les surfaces infectées par la rouille étaient équivalentes en plein soleil et dans le système agroforestier à base de *E. poeppigiana* mais que la proportion des surfaces à l'état infectieux était plus élevée en plein soleil. Cette différence n'est pas négligeable en termes d'impact sur la progression de la maladie.

Au regard des avantages et inconvénients présentés dans cette partie, nous estimons que, pour caractériser la propagation de la maladie de la rouille orangée du caféier, la prédiction de l'apparition des différents symptômes est plus appropriée que la prédiction de l'incidence.

5.2. Des modèles de prédiction simples, basés sur des variables microclimatiques précises

Grâce aux résultats du Chapitre 2, nous avons choisi d'étudier trois symptômes de la maladie pour modéliser l'avancement d'une épidémie de rouille orangée du caféier à l'aide du climat. Ces trois symptômes sont l'apparition des lésions, l'apparition des premières urédospores et l'aire infectieuse. Ils reflètent différentes phases du cycle de développement du champignon.

Notre choix de suivre les changements d'état des lésions, en subdivisant en trois modèles, rappelle l'approche mécaniste qui consiste à paramétrer les équations régissant l'évolution d'une entité (la lésion) d'un état clinique à un autre (van Maanen et Xu 2003). Cette approche est basée sur l'utilisation des connaissances de la biologie de l'agent pathogène plutôt que sur l'analyse d'une base de données et offre l'avantage de générer des modèles plus facilement

généralisables (de Wolf et Isard 2007). Cependant, le manque de connaissances des processus qui suivent l'infection rend plus compliqué le paramétrage des équations pour les phases de développement du champignon dans la feuille (Magarey et al. 2005). Dans le cas de la rouille orangée du caféier, Bebbier et al. (2016) sont effectivement parvenus à proposer un modèle mécaniste d'infection par la rouille orangée mais ont mentionné le manque de connaissance, sur les phases de sporulation et dissémination du champignon, comme un frein à l'élaboration de modèles mécanistes sur ces processus.

A l'heure actuelle, de plus en plus de modèles de prédictions des pathologies végétales s'orientent vers les approches statistiques d'apprentissage automatique. Cette tendance est fortement observée dans le cas de la maladie de la rouille orangée (Figure 13, Chapitre 1). Ces modèles offrent l'avantage de prendre en compte un très grand nombre de variables mais nécessitent pour cela d'importantes bases de données. Malheureusement, la plupart des algorithmes sont considérés comme des systèmes dits « boîtes noires », trop complexes pour permettre d'apporter une explication biologique aux effets des prédicteurs mais surtout de comprendre les erreurs d'échantillons mal classés (Rudin 2019). Parmi les méthodes d'apprentissage automatique, seuls les modèles se présentant sous la forme d'arbres de décision permettent de visualiser les prédicteurs retenus et leurs effets.

Pour développer les trois modèles de prédictions d'apparition des symptômes de la rouille, nous avons choisi d'utiliser une méthode d'analyse statistique simple, à l'aide des modèles linéaires généralisés couramment utilisés (Garrett et al. 2004). Nous avons préféré une approche statistique à une approche mécaniste car nous avons considéré que l'amélioration de modèles de prédictions basés sur le climat pouvait s'orienter vers la recherche de prédicteurs plus précis déterminés par l'exploration, sans *a priori*, des périodes d'influence des variables caractérisant ce microclimat. Enfin, la recherche de précision s'est aussi appuyée sur l'utilisation du microclimat, plutôt que le climat, et sur

Malgré notre description plus fine, déclinée en symptômes, ces variables restent le résultat visible de l'enchaînement de plusieurs phases du cycle. En effet, l'apparition de lésions est le résultat (1) de la dispersion des urédospores, (2) du dépôt de celles-ci sur une feuille de caféier, (3) du passage vers la face dorsale de la feuille où se trouvent les stomates, (4) de la germination des urédospores, (5) de la formation d'un appressorium, (6) de la pénétration dans la feuille, (7) de la colonisation du champignon et enfin (8) de l'introduction de suçoirs dans les cellules de la plante, provoquant des chloroses visibles. Etant donné que ces phases se produisent à des moments différents et ont des durées variables, nous avons émis l'hypothèse que l'apparition

des différents symptômes de la rouille était le résultat de combinaisons complexes de variables microclimatiques agissant à différentes périodes (moment et durée) (Figure 2).

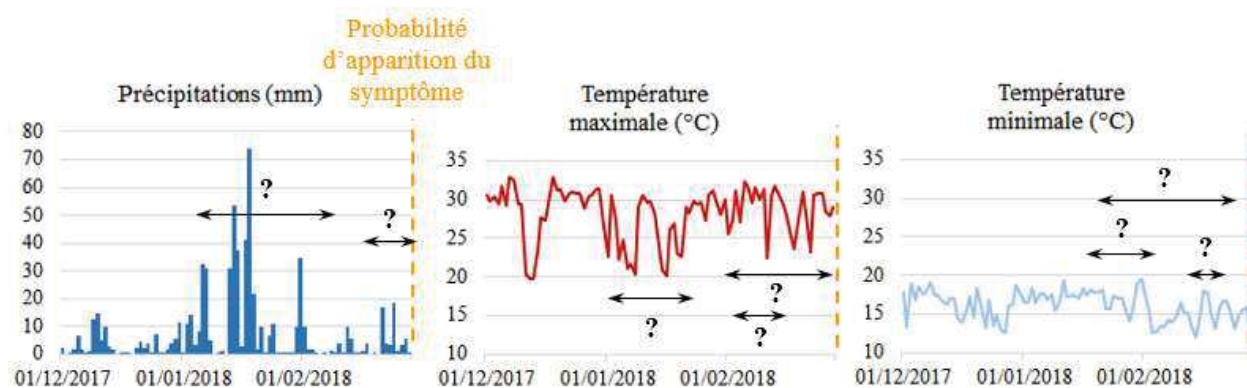


Figure 2. Graphiques illustrant la problématique d’exploration des périodes (moment et durée) influençant l’apparition d’un des symptômes de la maladie

Grâce à une approche proposée par Bugaud et al. (2015) pour déterminer, sans *a priori*, les périodes d’influence de certaines variables climatiques sur le développement de dégâts post-récolte sur la banane, nous avons pu valider notre hypothèse en identifiant, pour chacun des symptômes, les combinaisons de variables microclimatiques responsables de l’apparition de chacun des symptômes. Comme nous l’avions suggéré, les combinaisons identifiées font ressortir des effets asynchrones de chacune des variables du microclimat (Figure 3).

Dans le cas du modèle prédictif de la probabilité d’apparition d’une lésion, nous avons comparé les prédicteurs microclimatiques obtenus aux connaissances disponibles sur les phases d’infection de la rouille et nous avons constaté un enchaînement logique. En effet, ce sont tout d’abord les précipitations qui agissent sur la phase longue de dissémination en dispersant (Nutman et al. 1960 ; Bock 1962a) ou lessivant les urédospores (Savary et al. 2004 ; Boudrot et al. 2016). Puis la température minimale des feuilles stimule les phases courtes de germination, formation de l’appressorium et pénétration du champignon. Enfin, la phase plus lente de colonisation de la feuille peut être perturbée par des amplitudes thermiques foliaires élevées.

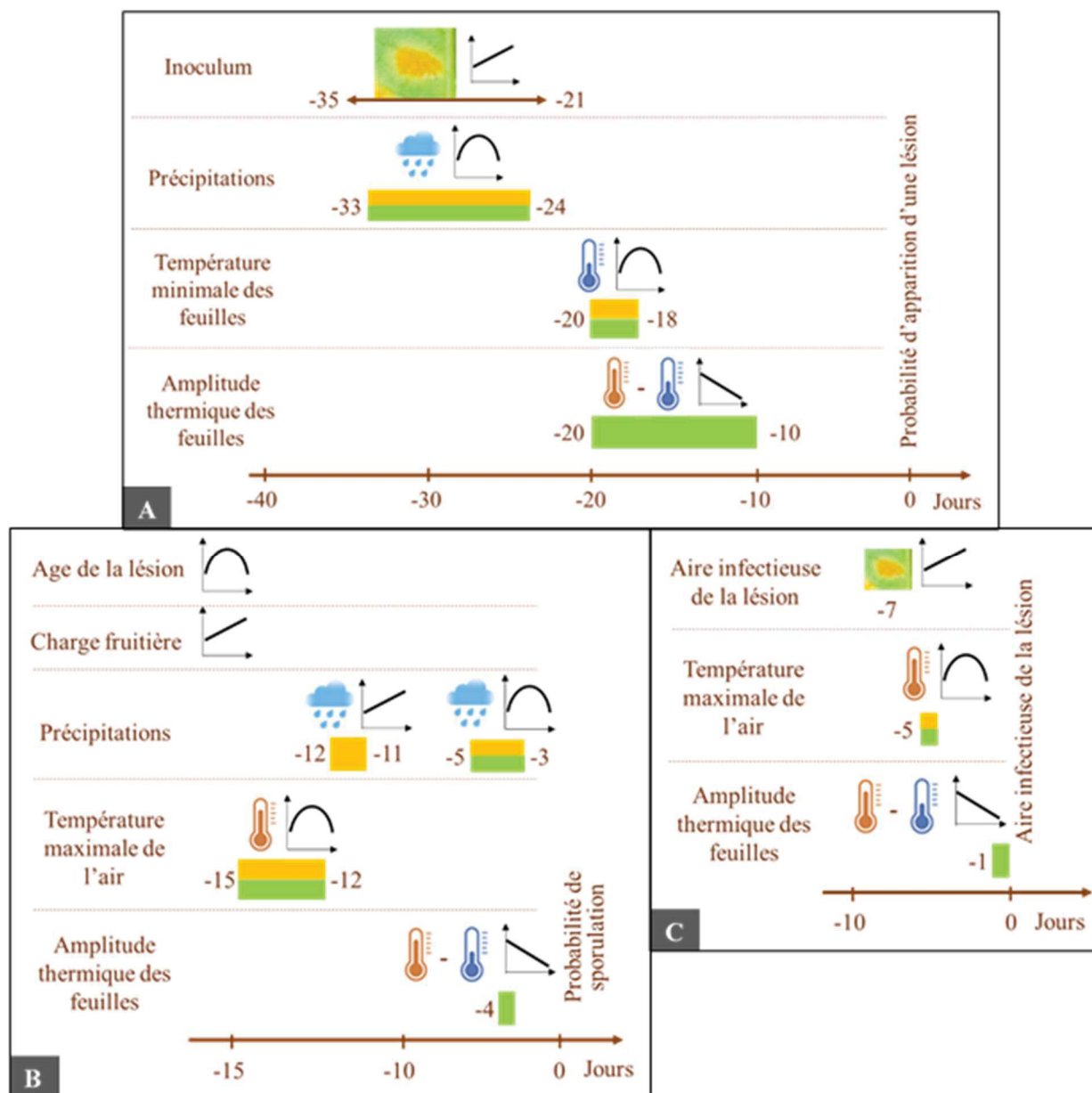


Figure 3. Schémas récapitulatifs des prédicteurs des modèles de probabilité d'apparition de lésions (A), de probabilité de sporulation (B) et d'aire infectieuse de la lésion (C). La couleur des barres indiquant les périodes correspond à un effet du prédicteur favorable à la rouille (orange), à un effet défavorable à la rouille (vert) ou à un effet quadratique sur la rouille (orange et vert). Ces effets sont aussi illustrés par les pictogrammes de courbes placés à côté des périodes d'influence.

Dans le cas des modèles prédictifs de la probabilité de sporulation et de l'aire infectieuse de la lésion, le champignon étant dans la feuille, les déterminants microclimatiques sont moins connus. Seul l'effet de températures élevées, létales pour le champignon, a été démontré (Ribeiro 1978). En considérant que la sporulation et la croissance de l'aire infectieuse correspondent à la sortie de sores par les stomates de la feuille, alors les effets de la pluie, sur la sporulation, et des températures élevées, sur la sporulation et la croissance de l'aire infectieuse, s'expliquent probablement par leur effet déterminant l'ouverture et la fermeture des stomates pour permettre ou non à la plante de transpirer (Heath et Orchard, 1957 ; Maestri et Vieira 1958 ; Pinheiro et al. 2005).

Les hypothèses que nous venons d'émettre sur l'effet du microclimat, sur les phases de sporulation et de croissance de l'aire infectieuse, pourraient aider à paramétrer un modèle mécaniste prenant en compte les processus se déroulant dans la feuille (Krause et Massie 1975).

Jusqu'à aujourd'hui, certains modèles de prédiction de la rouille avaient testé jusqu'à quatre périodes différentes d'influence des variables météorologiques (Alfonsi et al. 1974 ; Kushalappa 1981 ; Pinto et al. 2002 ; Corrales et al. 2015, 2016 ; Hinnah 2018), mais aucune n'a testé toutes les périodes possibles, jusqu'à 50 jours avant l'apparition des lésions. Les durées d'action de chacun des prédicteurs microclimatiques ne dépassent pas 10 jours dans nos modèles alors que tous les modèles de prédiction de la rouille disponibles à l'heure actuelle considèrent des durées d'action d'un minimum de 14 jours (Table 1, Chapitre 3). Si nous avons pris en compte des périodes trop longues, les prédicteurs agissants ponctuellement auraient eu une influence moins significative et auraient même pu ne pas être retenus par le modèle. Une autre considération, qui nous a permis d'améliorer la précision des prédicteurs microclimatiques, est la prise en compte d'effets quadratiques de variables telles que la pluie et la température qui présentent souvent des optima pour les systèmes biologiques. Parmi les modèles prédictifs de la rouille développés jusqu'à maintenant, les plus anciens modèles ne considéraient pas l'effet non linéaire des températures (Rayner 1961a ; Alfonsi et al. 1974 ; de Moraes et al. 1976 ; Kushalappa 1981) ou de la pluie et les modèles les plus récents ne renseignent pas toujours de manière détaillée les variables retenues et la nature de leur effet dans les modèles.

Notre approche, basée sur les régressions, offre l'avantage de proposer des modèles sous la forme d'équations simples, facilement utilisables (Campbell et Madden 1990). Malgré

l'inconvénient des modèles statistiques d'être basés sur des données et donc de fonctionner dans le cadre d'un domaine de définition parfois restreint donc non généralisable à d'autres régions, la construction à partir de données mesurées dans un gradient d'altitude a permis d'observer de plus importantes variations du microclimat. Il est donc probable que ces modèles puissent s'adapter à de nombreuses zones productrices de café en Amérique Centrale. En plus des prédicteurs microclimatiques, les trois modèles incluent des variables qui reflètent l'avancement de l'épidémie, telles que la quantité d'inoculum, l'âge des lésions et l'aire infectieuse, et une variable caractérisant le caféier, à savoir sa charge fruitière. Bien que le suivi de ces variables sur le terrain ne soit pas envisageable, il apparaît tout de même important de réaliser un suivi de la maladie et de l'état productif des caféiers, pour renseigner les modèles de prédiction sur des variables qui influencent fortement la progression des épidémies. Pour pouvoir envisager l'utilisation de ces modèles dans un système d'avertissement en Amérique Centrale, différentes étapes sont encore nécessaires :

- Une phase d'évaluation de leur qualité prédictive, soit en validant les modèles sur des jeux de données indépendants suivant le même protocole, soit en couplant ces modèles à un modèle de croissance du caféier pour une validation grâce aux données de suivi de l'incidence que réalisent les différents pays ;
- Une réflexion sur les freins à l'utilisation de ces modèles, en proposant des méthodes simples de suivi ou d'estimation de l'inoculum, l'âge des lésions et l'aire infectieuse ;
- L'estimation des prédicteurs caractérisant le microclimat des systèmes agroforestiers à base de café en Amérique Centrale à l'aide de variables mesurées par les réseaux nationaux de stations météorologiques.

5.3. Estimation du microclimat en systèmes agroforestier

Comme nous l'avons illustré dans le chapitre introductif de cette thèse, l'agroforesterie a de multiples effets sur le microclimat, ce qui complexifie la compréhension du fonctionnement des pathosystèmes (Figure 7, Chapitre 1). Cette complexification peut être vue comme un désavantage car différentes études ne s'accordent pas toujours sur l'effet positif ou négatif de l'agroforesterie sur un même paramètre. Sur la rouille orangée du caféier, certaines études ont observé des niveaux élevés de rouille en systèmes agroforestiers (Staver et al. 2001), d'autres des niveaux moins élevés (Soto-Pinto et al. 2000). Ces différences peuvent être liées aux variables mesurées comme nous l'avons démontré précédemment sur l'effet d'un système

agroforestier à base de *E. poeppigiana*. Elles peuvent aussi provenir de différences dans les caractéristiques de ces différents systèmes agroforestiers. En effet, les espèces d'arbres, leur hauteur, la forme de leurs feuilles, le niveau d'ombrage fourni, l'homogénéité de cet ombrage ou encore la densité de plantation sont autant de facteurs qui peuvent influencer le microclimat. Il s'agit donc d'autant de facteurs sur lesquels il est possible d'agir pour optimiser à la fois la croissance de la plante et le contrôle de ses bioagresseurs.

L'influence de l'agroforesterie sur le microclimat représente aussi une limite à l'utilisation des modèles de prédiction de la croissance des plantes et du développement des maladies. Pour son fonctionnement, un système d'avertissement des épidémies doit faire appel aux données d'un réseau de stations météorologiques suffisamment dense pour tenir compte des variations locales de mésoclimat. Cependant, dans le cas des cultures établies sous couvert végétal, comme la caféiculture, le climat mesuré par le réseau de stations placées en plein soleil ne rend pas compte du microclimat auquel sont réellement soumis la plante et ses bioagresseurs. Pour favoriser l'incorporation des modèles de prédiction dans un système d'avertissement, il peut être nécessaire de pouvoir estimer ce microclimat à partir des données fournies par des stations en plein soleil et des caractéristiques des systèmes agroforestiers (Lee et al. 2016). C'est donc cette démarche que nous avons suivie pour pouvoir envisager l'incorporation, dans un système d'avertissement en Amérique Centrale, de nos trois modèles prédictifs de l'apparition des symptômes de la rouille orangée du caféier.

Les modèles que nous avons développés et présentés dans le chapitre quatre de cette thèse permettent d'estimer les variables de températures de l'air en systèmes agroforestiers, mais aussi les variables d'humectation des feuilles et de températures foliaires qui sont rarement mesurées par les stations météorologiques. En considérant le format général d'obtention des données météorologiques par les stations des réseaux nationaux, ce sont des variables journalières que nous avons choisi d'estimer. Ces variables ont été choisies en raison de leur importance pour la prédiction des maladies foliaires fongiques (Magarey et al. 2005).

A cause de la complexité de l'effet des arbres d'ombrage sur l'interception et la redistribution de la pluie (Monteith et al. 1991 ; Jaramillo-Robledo et Cháves-Córdoba 1999 ; Stigter 2015), nous n'avons pas cherché à modéliser cette variable en modèles agroforestiers. Cependant, dans nos modèles prédictifs de la probabilité d'apparition de lésions et de la probabilité de sporulation, la variable de pluviométrie était mesurée en plein soleil à proximité

des parcelles. Dans chacun des modèles d'estimation du microclimat que nous avons obtenus, les principaux prédicteurs sont les variables mesurées par les stations en plein soleil mais la présence d'arbres, leur hauteur, le taux d'ouverture et l'homogénéité du couvert végétal apparaissent comme des caractéristiques essentielles à mesurer pour réduire l'erreur des modèles. Certains de ces modèles ne permettent pas d'estimer avec suffisamment de précision le microclimat (Figures 4 et 7, Chapitre 4). Cependant, les informations qu'ils apportent sur l'effet des caractéristiques des systèmes agroforestiers sur le microclimat sont intéressantes pour proposer des pistes de régulation de la maladie de la rouille orangée par la conception et la gestion des systèmes agroforestiers (Staver et al. 2001). En intégrant les modèles prédictifs du développement de la rouille (Chapitre 3) et les modèles d'estimation du microclimat en systèmes agroforestiers (Chapitre 4) dans un même schéma conceptuel, nous pouvons visualiser une partie des effets de l'agroforesterie sur la rouille via le microclimat (Figure 4).

La présence d'arbres permet davantage de limiter les températures journalières extrêmes des feuilles que des arbres plus bas. Cet effet est accentué dans le cas où les arbres fournissent un couvert dense et homogène. L'amplitude thermique des feuilles est donc davantage réduite. Or, de fortes amplitudes thermiques des feuilles sont négatives pour l'apparition des lésions, la sporulation et la croissance de l'aire infectieuse. Ce résultat pourrait en partie expliquer la différence de niveaux de développement de la rouille observée dans le chapitre 2 entre le système agroforestier à base de *E. poeppigiana* seul et le système agroforestier combinant *E. poeppigiana* et *Chloroleucon eurycyclum*. En effet, le système agroforestier combiné possédait une espèce d'arbres fournissant une couverture plus dense et homogène (*C. eurycyclum*) permettant de réduire davantage l'amplitude thermique des feuilles, ce qui s'est avéré plus favorable à la rouille que le système mono-spécifique composé d'arbres bas. Cependant cette hypothèse reposant sur l'effet d'un seul facteur, il serait donc intéressant de coupler ces modèles, dans un outil de simulation, pour mieux observer l'effet de différents scénarii et proposer plus de pistes pour réguler le développement de la rouille grâce à l'agroforesterie. L'obtention de modèles de prédiction du développement d'autres bioagresseurs du caféier est toutefois nécessaire pour éviter de réaliser une gestion des arbres d'ombrage favorisant l'apparition de bioagresseurs ne partageant pas les mêmes conditions de développement que la rouille (Staver et al. 2001 ; Allinne et al. 2016 ; Avelino et al. 2018).

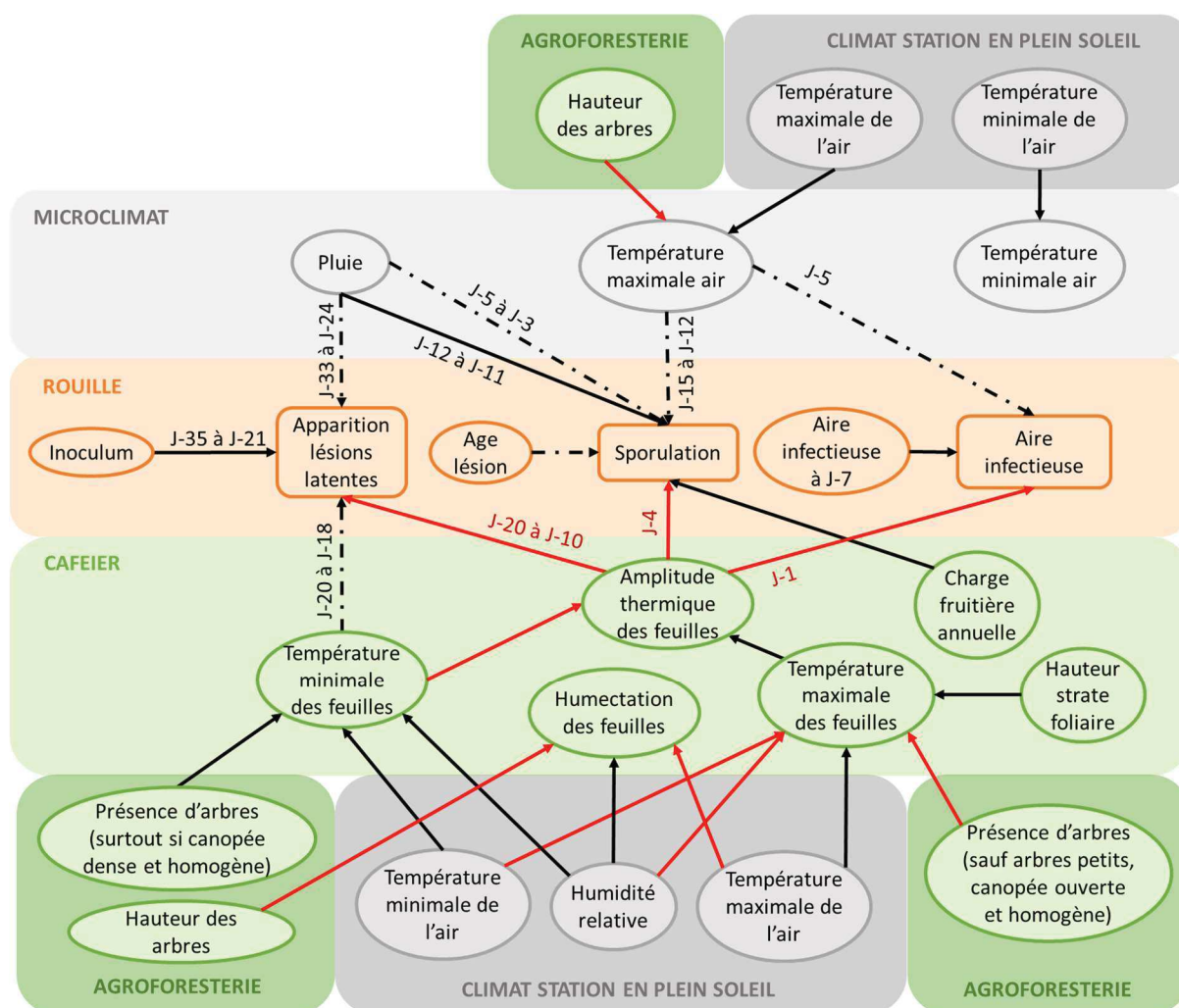


Figure 4. Schéma conceptuel regroupant les relations issues des équations du chapitre trois sur l'effet du microclimat sur le développement de la rouille et des équations du chapitre quatre sur l'estimation du microclimat à partir de données de stations en plein soleil et de caractéristiques des systèmes agroforestiers. Les flèches rouges représentent des effets négatifs, les flèches noires pleines, des effets positifs, et les flèches en pointillés, des effets quadratiques. Les indications sur certaines flèches correspondent aux périodes d'influence des variables (J-x à J-y = de « x » jours avant l'apparition du symptôme à « y » jours avant l'apparition du symptôme)

5.4. Conclusion et perspectives

Pour mieux construire les modèles de prédiction, nous avons d'abord réuni, au sein d'un modèle et d'un schéma conceptuel, de nombreux mécanismes qui régissent le fonctionnement du pathosystème à l'échelle de la plante : défoliation de la plante due à la présence de rouille, dilution de la maladie par la croissance foliaire du caféier, effets direct et indirect de la charge fructifère sur le développement de la rouille, effet des fongicides cupriques sur la rétention des feuilles et effets antagonistes de l'ombrage sur différents stades de développement de la maladie.

Cette thèse a permis de construire des modèles statistiques, permettant de prédire des risques d'apparition des symptômes de la maladie de la rouille orangée du caféier à l'échelle de la plante. Ces modèles utilisent le microclimat, l'état antérieur de la maladie, tel que l'inoculum, et la charge fructifère de la plante. Ces modèles prédisent la probabilité d'apparition d'une lésion, la probabilité de sporulation et la future aire infectieuse d'une lésion. L'originalité de la démarche suivie réside dans les choix de modélisation, basés sur la recherche de simplicité des modèles et de précision des prédicteurs microclimatiques. Les combinaisons complexes des variables du microclimat, qui sont responsables de l'apparition de chacun des symptômes, ont été déterminées sans *a priori*, c'est-à-dire en explorant toutes les périodes possibles en termes de moment et de durée d'action. Les trois modèles se présentent sous la forme d'équations simples à comprendre et donc à évaluer et utiliser. Ils ont permis d'identifier des variables microclimatiques qui sont cohérentes avec les connaissances de la biologie de la rouille orangée, mais aussi des variables microclimatiques nouvelles, notamment sur les phases de développement du champignon dans la feuille. Ces dernières pourront être utilisées pour paramétrer un modèle mécaniste des phases se déroulant dans la feuille. Ces modèles ont été construits pour être incorporés à un système d'avertissement de la maladie en Amérique Centrale. Le risque climatique est une des composantes du système mais il faudra aussi y intégrer les risques socio-économiques, actuellement en développement dans le cadre du projet PROCAGICA. Après une phase d'évaluation de la qualité prédictive de ces modèles, leur intégration au sein d'un système multi-agent, couplée à un modèle de croissance de la plante, permettra de prédire des niveaux de risque et d'évaluer les dommages potentiels sur la culture. Le couplage avec un modèle stable de croissance de la plante, prenant en compte l'effet de la rouille sur la défoliation, nécessitera une collaboration avec des écophysiologistes. Une utilisation séparée des trois modèles de prédiction, que nous avons développés, est aussi

envisageable pour optimiser le contrôle de la maladie par les traitements fongicides. Il existe deux types de traitements, préventifs et curatifs. Le modèle d'apparition de nouvelles lésions permettra de préconiser ou non des traitements préventifs et les modèles de sporulation et de croissance de l'aire infectieuse permettront de préconiser ou non des traitements curatifs. Certaines variables de ces modèles sont difficiles à estimer, telles que l'âge des lésions. Pour faciliter l'utilisation des modèles, nous pourrions fixer ces variables non climatiques pour ne calculer que la composante climatique du risque.

Etant donné que le café est majoritairement cultivé en systèmes agroforestiers en Amérique Centrale, il a été nécessaire de développer des modèles d'estimation du microclimat sous ombrage, pour envisager l'intégration de nos modèles prédictifs au sein d'un système d'avertissement des épidémies de rouille orangée du caféier dans la région. Ces modèles intègrent les données de stations météorologiques, placées en plein soleil, et des caractéristiques simples à mesurer de systèmes agroforestiers mono-spécifiques, pour prédire les températures journalières minimales et maximales, des feuilles et de l'air, et la durée d'humectation journalière des feuilles. Bien que deux de ces cinq modèles ne permettent pas une estimation précise, tous les modèles ont mis en évidence la nécessité de mesurer au moins une des caractéristiques suivantes des systèmes agroforestiers : la hauteur des arbres et l'homogénéité du couvert végétal. L'importance de ces caractéristiques sur le microclimat offre des pistes de conception et gestion des systèmes agroforestiers pour mieux réguler le développement de la rouille. Ces modèles d'estimation du microclimat devraient être complétés en prenant en compte des systèmes agroforestiers plus diversifiés. Ils pourront servir à l'estimation du microclimat au sein du système d'avertissement après avoir été validés. Ce système d'avertissement permettra aux producteurs d'obtenir des prédictions de risques plus adaptées à leurs parcelles.

Liste des tableaux et figures

CHAPITRE 1 : Introduction

- Figure 1.** Schéma illustrant la complémentarité du second et du troisième objectifs de la thèse dans la démarche d'élaboration de modèles statistiques capables d'utiliser les données d'un réseau de stations en plein soleil, installé dans le cadre d'un système d'avertissement régional, pour prédire différents risques liés au développement de la rouille orangée du caféier 9
- Figure 2.** Urédospores de *Hemileia vastatrix* observées au microscope optique (grossissement $\times 400$)..... 11
- Figure 3.** Représentation schématique des phases du cycle de développement de *H. vastatrix*.... 12
- Figure 4.** Diagrammes représentant le cycle de développement de *H. vastatrix* et les facteurs qui l'affectent, proposés en 1983 par Kushalappa et al. (A) puis en 2013 par Avelino et al. (B) 14
- Figure 5.** Schéma représentant les croissances végétative et reproductive du caféier arabica et le niveau qualitatif d'attaque de rouille orangée (bandeau orange) au cours d'une année dans une région ne présentant qu'une seule alternance entre saison sèche et saison des pluies. 271
- Figure 6.** Extrait de carte (Jha et al. 2014) présentant, par pays en Amérique Centrale, l'aire totale de production de café et la proportion de cette aire plantée en systèmes agroforestiers très diversifiés (au moins 10 espèces d'arbres d'ombrage fournissant plus de 40% d'ombrage), en systèmes agroforestiers simplifiés (une à deux espèces d'arbres d'ombrage fournissant un niveau de couverture de 1 à 40%) et en système de monoculture 277
- Figure 7.** Plantations de caféier en systèmes agroforestiers mono-spécifiques à base de bananiers (A), *Gliricidia sepium* (B), *Cordia alliodora* (C), *Erythrina poeppigiana* taillés (E) et *Erythrina poeppigiana* non-taillés (F). Photographies de Rogelio Villarreyna Acuña 28
- Figure 8.** Schéma conceptuel adoptant un point de vue centré sur les phases du développement de la rouille orangée du caféier pour illustrer la multiplicité des interactions existant au sein du tétraèdre épidémiologique (Zadoks 1974) composé du caféier Arabica, de *H. vastatrix*, du microclimat de la pratique de l'agroforesterie. Dans ce schéma, en raison du point de vue centré sur l'agent pathogène, seuls sont représentés les effets de l'agroforesterie sur les variables du système « caféier » ayant un effet sur l'agent pathogène..... 31
- Figure 9.** Diagramme des composantes du système d'avertissement EPIPRE (Zadoks 1981)... 422
- Figure 10.** Histogramme présentant la nature des variables pronostiquées par les modèles prédictifs du développement de la rouille orangée du caféier, avant 2000 et de 2000 à 2019. 43
- Figure 11.** Patrons foliaires d'estimation de la sévérité extraits de Kushalappa et Chaves 1978 (A) et de Capucho et al. 2011 (B) 44

Figure 12. Schéma descriptif de la méthode de suivi par branche de la rouille et de la croissance et la défoliation du caféier proposée par Kushalappa (1981). L'aire de la feuille est mesurée par un patron foliaire à la précision du dm ² et l'aire de rouille est estimée à l'aide de patrons de tailles des lésions pour estimer la sévérité.....	45
Figure 13. Histogramme présentant les méthodes de modélisation utilisées par les études ayant développé des modèles prédictifs du développement de la rouille orangée du caféier, avant les années 2000 et de 2000 à 2019.	47
Figure 14. Nombre moyen de prédicteurs testés dans les modèles prédictifs du développement de la rouille orangée du caféier, avant les années 2000 et de 2000 à 2019	47
Figure 15. Histogramme présentant la diversité des prédicteurs testés dans les modèles prédictifs du développement de la rouille orangée du caféier, avant les années 2000 et de 2000 à 2019.	48

CHAPITRE 2 : Décrypter le comportement de la rouille orangée du caféier en systèmes agroforestiers à base de caféiers arabica

Table 1. Studied combinations of three shade levels and four levels of fungicide applied during the last 40 days and their associated fertilization management.....	57
Table 2. Description of the coffee plant, the coffee leaf rust and the cropping practice variables used in the field monitoring and laboratory measurements.....	60
Table 3. Description of the structural equation modeling (SEM) submodels from the field monitoring experiment and from the leaf collection experiment.....	62
Table 4. Significant relationships found through laboratory experiment structural equation modeling analysis ^a	65
Figure 1. Validated structural equation model of relationships between coffee phenology, rust development, and plot management for the field monitoring experiment. Darker and lighter solid arrows represent significant ($P < 0.001$) positive and negative paths, respectively. Dotted arrows represent less significant relationships ($0.001 < P < 0.05$). Response variables appear in ellipsoids. Effects of the factor modalities were compared with a reference modality for each factor, indicated in parentheses. The thickness of the paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.....	63
Figure 2. Relationship between rust area with uredospores (in square centimeters) and number of uredospores (in thousands of spores) in A , untreated plots ($P < 0.001$, $R^2 = 0.6904$) and B , in plots that received fungicide applications ($P < 0.001$, $R^2 = 0.7098$). Inoc = number of uredospores and SporulArea = area with uredospores. Regressions were forced through the origin because, by definition, without visible sporulation, no uredospores were collected.....	65

- Figure 3.** Interpretation scheme for the main interactions between coffee vegetative growth and rust development and explanation of the dilution theory (Ferrandino 2008). Darker and lighter solid arrows represent significant ($P < 0.001$) positive and negative paths, respectively. Dotted arrows represent less significant relationships ($0.001 < P < 0.05$). Empty arrows represent hypothetical effects. The thickness of the paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.....66
- Figure 4.** Interpretation of the main interactions between coffee reproductive growth and rust development. Darker and lighter arrows represent significant ($P < 0.001$) positive and negative paths, respectively. The thickness of the paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.....67
- Figure 5.** Main effects of shade agroforestry systems and coffee leaf strata on rust development found through the structural equation modeling analysis on laboratory data. Darker and lighter arrows represent significant ($P < 0.001$) positive and negative paths, respectively. Sporul. Area = sporulation area. Effects of the factor modalities were compared with a reference modality for each factor, indicated in parentheses. The thickness of the paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.....69
- Figure 6.** Hypothetical effects of shade agroforestry systems and coffee leaf strata on fruit load and observed effects of fruit load on coffee phenology and rust development found through the structural equation modeling (SEM) analysis on field data. Darker and lighter arrows represent significant ($P < 0.001$) positive and negative paths, respectively. Empty arrows represent hypothetical effects. Effects of the factor modalities were compared with a reference modality for each factor, indicated in parentheses. The thickness of the SEM paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.....71
- Figure 7.** Main relationships between different rust life cycle stages and rust parasitism by *Lecanicillium lecanii* found through the structural equation modeling analysis on laboratory data. Arrows represent significant ($P < 0.001$) positive paths; Sporul. Area = sporulation area. The thickness of the paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.....72
- Figure 8.** Main relationships between different types of fungicides, coffee phenology and rust found through the structural equation modeling analysis on field data (on the left) and laboratory data (on the right). Solid arrows represent significant ($P < 0.001$) negative paths. Dotted arrows represent less significant relationships ($0.001 < P < 0.05$). Effects of the factor modalities were compared with a reference modality, indicated in parentheses. The thickness of the paths was scaled according to the magnitude of the scale-standardized estimates.....73

CHAPITRE 3 : Modèles prédictifs de l'apparition des symptômes de la rouille orangée du caféier basés sur des combinaisons microclimatiques identifiées dans les systèmes agroforestiers à base de café au Costa Rica

Table 1. Weather-based predictive models of coffee leaf rust development.....	85
Table 2. Description of the three forecasted variables on rust development and their explanatory variables including microclimatic descriptors.....	91
Table 3. Microclimatic variables identified as the most explicative for each of the three models of rust development. The variables in bold are the ones conserved after removing the over-correlated variables ($r > 0.7$) and those underlined are the variables used in the full models.....	100
Table 4. Description of the parameters estimate of the models A1, A2, B and C.....	104
Figure 1. Graphics showing daily rainfall (black bar plot) and daily minimum (empty grey points) and maximum (solid grey points) air temperatures measured by the weather stations in the four plots from May 2017 to July 2018. In Turrialba, for both coffee plots in full sun and under medium shade, there was only one rain gauge, set in the full sun coffee plot.....	88
Figure 2. Symptoms and signs of <i>Hemileia vastatrix</i> on the under-side of a coffee leaf. Photographs by Steven Cerdas Hernandez taken in Turrialba the 7th, the 14th and June 28, 2017 from left to right.....	89
Figure 3. Inoculum stock influence on lesion emergence probability, per periods from one to eight weeks before the symptom detection (abscises) and for durations from one to eight weeks (ordinates). The scale on the right indicates the absolute difference between Akaike information criterion (AIC) of the model including the inoculum stock averaged over the considered periods (dates and durations) ($NewLesion \sim LeafStratum + Inoculum_{period}$) and AIC of its reference model without including the inoculum stock ($NewLesion \sim LeafStratum$). The highest AIC difference, labelled with a white square, indicates the period to be considered for inoculum stock that better explains the lesion emergence probability: 5 weeks before lesion emergence for 3 weeks. Code explanations are available in Table 2.....	94
Figure 4. Influence of microclimatic variables on lesion emergence probability by foliar site, per periods from one to 50 days before the symptom detection (abscises) and for durations from one to 50 days (ordinates). The scale on the right indicates the absolute difference between Akaike information criterion (AIC) of the model including the microclimatic variable averaged over the considered periods (dates and durations) ($NewLesions \sim PastInoculum + MicroclimVar_{TxDay}$) and AIC of its reference model without including the microclimatic variable ($NewLesions \sim PastInoculum$). The highest AIC differences, labelled with black circles, indicate the periods, to be considered for the microclimatic variable, that better explain the lesion emergence probability.....	95

Figure 5. Influence of microclimatic variables on sporulation probability, per periods from one to 28 days before the sign detection (abscises) and for durations from one to 28 days (ordinates). The scale on the right indicates the absolute difference between Akaike information criterion (AIC) of the model including the microclimatic variable averaged over the considered periods (dates and durations) ($Sporulation \sim LesionAge + MicroclimVar_{TxDy}$) and AIC of its reference model without including the microclimatic variable ($Sporulation \sim LesionAge$). The highest AIC differences, labelled with black circles, indicate the periods, to be considered for the microclimatic variable, that better explain sporulation probability.....97

Figure 6. Influence of microclimatic variables on lesion infectious area growth, per periods from one to seven days before the lesion infectious area growth (abscises) and for durations from one to seven days (ordinates). The scale on the right indicates the absolute difference between Akaike information criterion (AIC) of the model including the microclimatic variable averaged over the considered periods (dates and durations) ($InfectiousArea \sim InfectiousArea_{day-7} + MicroclimVar_{TxDy}$) and AIC of its reference model without including the microclimatic variable ($InfectiousArea \sim InfectiousArea_{day-7}$). The highest AIC differences, labelled with black circles, indicate the periods, to be considered for the microclimatic variable, that better explain lesion infectious area growth.....99

Figure 7. Graphs displaying the distributions of the microclimatic variables used to develop the complete model forecasting the lesion emergence probability by foliar site. Grey areas are removed ranges due to under representation of data. $TcMin_{T20D3}$: averaged daily minimum leaf temperature over a period of three days starting 20 days before lesion emergence; $Rain_{T33D10}$: averaged daily rainfall over a period of 10 days starting 33 days before lesion emergence; $TcAmp_{T20D11}$: averaged daily amplitude of leaf temperature over a period of 11 days starting 20 days before lesion emergence.....101

Figure 8. Predictions of models A1 and A2 (graphs A1 and A2) for the lesion emergence probability of one of the 25 leaf sites considered, model B for sporulation probability (graph B) and model C for lesion infectious area growth (graph C). Graphs A1 and A2 were presented among model's variation ranges of $Rain_{T33D10}$ and $TcMin_{T20D3}$, while $TcAmp_{T20D11}$ (ranges [6.2:17.9] in model A1 and [7.1:17.3] in model A2) was fixed to its mean and $PastInoculum$ (range [0:1.1] in model A1 and [0:3.8] in model A2) to its first (clear grey) and third quantiles (dark grey). Graph B was represented among variation ranges of $TaMin_{T15D4}$ and $Rain_{T5D3}$, while $Rain_{T12D2}$ (range [0:28.3]), $TcAmp_{T4D1}$ (range [5.9:18.9]) and $PlantFruitLoad$ (range [0:1150]) were fixed to their mean and $LesionAge$ (range [0:50]) was fixed to seven (clear grey), fifteen (grey) and 23 days (dark grey). Graph C was presented among variation ranges of $TaMax_{T5D1}$ and $TcAmp_{T1D1}$ and $InfectiousArea_{day-7}$ (range [0:0.295]) was fixed to its first (clear grey) and third quantiles (dark grey). All the variables are described in Tables 2 and 4.....102

Figure 9. Regressions between predicted values and observed averaged values by plot and date for new lesion emergence probability by foliar site (A), sporulation probability (B) and lesion infectious area (C).....104

Figure 10. Representations with a time axis of the variables corresponding to the complete models A1, A2, B and C. The box color of the variables indicates a positive effect (white), a negative effect (black) and a unimodal effect with a maximum (grey).....109

CHAPITRE 4 : Estimation du microclimat dans différents systèmes agroforestiers à base de café à l'aide des caractéristiques des arbres d'ombrage et de données de stations météorologiques placées en plein soleil

Table 1. Studied coffee plots, GPS data, altitude and shade tree species.....121

Table 2. Description of the five microclimatic variables to be estimated and their tested explanatory variables, including microclimatic quantitative variables provided by a weather station exposed to full sun and plot characteristics factors.....125

Table 3. Relative levels of influence (%) of each explanatory variable on the dependent variables provided by the boosted regression tree analysis.....127

Table 4. Description of the parameters estimate of the models *MinTleaf* and *MaxTleaf*128

Table 5. Description of the parameters estimate of the models *MinTairShade*, *MaxTairShade* and *HoursLW*.....132

Figure 1. Daily rainfall (black bar plot), daily minimum (empty points) and maximum (complete points) temperatures recorded by the weather stations placed in the reference plot of each study site from July 2018 to January 2019.....122

Figure 2. Hemispherical photographs analyzed with Gap Light Analyzer software (A) that classified the pixels using contrast level (B) to compute the canopy openness of four lines of gap fractions from the zenith (C). Examples of regular light gap distribution (D) and irregular light gap distribution (E). Photographs by Rogelio Villarreyra Acuña.....123

Figure 3. Graphs illustrating predicted daily minimum leaf temperature as a function of the observed values on the dataset used to build the model (A), on the extremes values from the domain of definition excluded from model building stage (B) and on the independent dataset including the site at an altitude of 770 m a.s.l. and the coffee plot with banana agroforestry system in the site at an altitude of 1140 m a.s.l. (C); RMSE = root mean square error.....130

Figure 4. Graphs illustrating predicted daily maximum leaf temperature as a function of the observed values on the dataset used to build the model (A), on the extremes values from the domain of definition excluded from model building stage (B) and on the independent dataset including the site at an altitude of 770 m a.s.l. and the coffee plot with banana agroforestry system in the site at an altitude of 1140 m a.s.l. (C); RMSE = root mean square error.....131

Figure 5. Graphs illustrating predicted daily minimum air temperature under shade as a function of the observed values on the dataset used to build the model (A), on the extremes values from the domain of definition excluded from model building stage (B) and on the independent dataset including the site at an altitude of 770 m a.s.l. and the coffee plot with banana

agroforestry system in the site at an altitude of 1140 m a.s.l. (C); RMSE = root mean square error.....133

Figure 6. Graphs illustrating predicted daily maximum air temperature under shade as a function of the observed values on the dataset used to build the model (A), on the extremes values from the domain of definition excluded from model building stage (B) and on the independent dataset including the site at an altitude of 770 m a.s.l. and the coffee plot with banana agroforestry system in the site at an altitude of 1140 m a.s.l. (C); RMSE = root mean square error.....135

Figure 7. Graphs illustrating predicted daily number of hours of leaf wetness as a function of the observed values on the dataset used to build the model (A), on the extremes values from the domain of definition excluded from model building stage (B) and on the independent dataset including the site at an altitude of 770 m a.s.l. and the coffee plot with banana agroforestry system in the site at an altitude of 1140 m a.s.l. (C); RMSE = root mean square error.....137

Discussion générale

Figure 1. Série de photographies représentant à des intervalles d'une ou deux semaines (une semaine de A à B et de C à D, deux semaines de B à C), la même feuille de caféier, infectée par la rouille. Photographies de Steven Cerdas Hernandez..... 1488

Figure 2. Graphiques illustrant la problématique d'exploration des périodes (moment et durée) influençant l'apparition d'un des symptômes de la maladie 1522

Figure 3. Schémas récapitulatifs des prédicteurs des modèles de probabilité d'apparition de lésions (A), de probabilité de sporulation (B) et d'aire infectieuse de la lésion (C). La couleur des barres indiquant les périodes correspond à un effet du prédicteur favorable à la rouille (orange), à un effet défavorable à la rouille (vert) ou a un effet quadratique sur la rouille (orange et vert). Ces effets sont aussi illustrés par les pictogrammes de courbes placés à côté des périodes d'influence. 1533

Figure 4. Schéma conceptuel regroupant les relations issues des équations du chapitre trois sur l'effet du microclimat sur le développement de la rouille et des équations du chapitre quatre sur l'estimation du microclimat à partir de données de stations en plein soleil et de caractéristiques des systèmes agroforestiers. Les flèches rouges représentent des effets négatifs, les flèches noires pleines, des effets positifs et les flèches en pointillés, des effets quadratiques. Les indications sur certaines flèches correspondent aux périodes d'influence des variables (J-x à J-y = de « x » jours avant l'apparition du symptôme à « y » jours avant l'apparition du symptôme)..... 1588

Bibliographie

Les références bibliographiques suivantes correspondent à l'introduction et la discussion générales de ce manuscrit.

- Agrios, G. N. 2005. Chapter 8 Plant Disease Epidemiology. Pages 266-289 in: Plant pathology, 5th Edition, Agrios, G.N., Elsevier Academic Press.
- Aime, M. C. 2006. Toward resolving family-level relationships in rust fungi (Uredinales). *Mycoscience*. 47:112–122.
- Alègre, C. 1959. Climats et caféiers d'Arabie. *Agron. Trop.* 14:23-58.
- Alfonsi, R. R., Ortolani, A. A., Pinto, H. S., Pedro Junior, M. J., and Brunini, O. 1974. Associação entre nível de infecção da ferrugem do cafeeiro, variáveis climáticas e área foliar, observadas em *Coffea arabica*. Pages 80-83 in: Congresso brasileiro sobre pesquisas cafeeiras.
- Alfonsi, W. M. V., Coltri, P. P., Zullo Júnior, J., Patrício, F. R. A., and Alfonsi, E. L. 2019. Período de incubação da ferrugem do cafeeiro. *Summa Phytopathol.* 45:134–140.
- Allinne, C., Savary, S., and Avelino, J. 2016. Delicate balance between pest and disease injuries, yield performance, and other ecosystem services in the complex coffee-based systems of Costa Rica. *Agric. Ecosyst. Environ.* 222:1–12.
- Altieri, M. A. 2002. Agroecology: The science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93:1-24.
- Aranguren, J., Escalante, G., and Herrera, R. 1982. Nitrogen cycle of tropical perennial crops under shade trees. 1. Coffee. *Plant Soil*. 67:247–258.
- Alvarado, G. 2004. Comportamiento de progenies de variedad Colombia en presencia de razas compatibles de roya del cafeto. *Cenicafé*. 55:69–92.
- Alvarado-Alvarado, G., and Moreno-Ruiz, L. G. 2005. Cambio de la virulencia de *Hemileia vastatrix* en progenies de Caturra x Híbrido de Timor. *Cenicafé*. 56:110–126.
- Avelino, J., Allinne Belloc, C., Bommel, P., Cofre, H., De Melo, E., Casanoves, F., Gamboa, H., Gutiérrez, I., Leclerc, G., Merle, I., Motisi, N., Ribeyre, F., Sibelet, N., Tixier, P., and Treminio, E. 2018. Toward a regional early warning system network for coffee leaf rust and associated socio-economic crises. In: AgMIP Global Workshop. 7, IICA, San José, Costa Rica, 24-26 April 2018.
- Avelino, J., Toledo, J. C., and Medina, B. 1993. Evaluación de épocas y número de aplicaciones de óxido de cobre para el control de la roya anaranjada del cafeto (*Hemileia vastatrix*) en una finca del suroeste de Guatemala. Page 12 in: Simposio sobre caficultura latinoamericana, IICA, Managua, Nicaragua, PROMECAFE, p. 12.
- Avelino, J., Willocquet, L., and Savary, S. 2004. Effects of crop management patterns on coffee rust epidemics. *Plant Pathol.* 53:541–547.
- Avelino, J., Zelaya, H., Merlo, A., Pineda, A., Ordoñez, M., and Savary, S. 2006. The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations. *Ecol. Model.* 197:431–447.

- Avelino, J., Ten Hoopen, G. M., and Declerck, F. A. J. 2011. Ecological mechanisms for pest and disease control in coffee and cacao agroecosystems of the neotropics. Pages 91-117 in: Ecosystem services from agriculture and agroforestry: Measurement and payment.
- Avelino, J., and Rivas, G. 2013. La roya anaranjada del cafeto.
- Avelino, J., Cristancho, M., Georgiou, S., Imbach, P., Aguilar, L., Bornemann, G., et al. 2015. The coffee rust crises in Colombia and Central America (2008–2013): Impacts, plausible causes and proposed solutions. *Food Secur.* 7:303–321.
- Avelino, J., Allinne, C., Cerda, R., Willocquet, L., and Savary, S. 2018. Multiple-disease system in coffee: From crop loss assessment to sustainable management. *Annu. Rev. Phytopathol.* 56:611–635.
- Barradas, V. L., and Fanjul, L. 1986. Microclimatic chacterization of shaded and open-grown coffee (*Coffea arabica* L.) plantations in Mexico. *Agric. Forest Meteorol.* 38:101–112.
- Barros, R. S., Maestri, M., and Rena, A. B. 1999. Physiology of growth and production of the coffee tree - a review. *J. Coffee Res.* 27:1-54.
- Bebber, D. P., Castillo, Á. D., and Gurr, S. J. 2016. Modelling coffee leaf rust risk in Colombia with climate reanalysis data. *Philos. Trans. R. Soc. B.* 371:20150458.
- Becker, S., 1977. Diurnal periodicity in spore dispersal of *Hemileia vastatrix* in relation to weather factors. *Zeitschrift fur Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz.* 84(10):577-591.
- Becker, S., and Kranz, J., 1977. Comparative studies on the dispersal of *Hemileia vastatrix* in Kenya. *Zeitschrift fuer Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz.* 84(9):526-539.
- Beer, J., Muschler, R., Kass, D., and Somarriba, E. 1998. Shade management in coffee and cacao plantations. Pages 139-164 in: Dordrecht: Springer Netherlands. P. K. R. Nair and C. R. Latt, eds.
- Benac, R. 1981. La Rouille Commune du Caf  ier (*Coffea* Sp.):   tude du Champignon *Hemileia vastatrix* Berk. et Br. Dans les Tissus Foliaires. *Caryologia.* 34:141–177.
- Berbedo, J., and Meira, C. A. A. 2014. TIC na seguran  a fitossan  t  ria das cadeias produtivas. In: Tecnologias da Informa  o e Comunica  o e as suas rela   es com a agricultura. Masshruh   et al. (Ed. T  cnicos). Embrapa.
- Berger, F. 2005. Effet de la charge en fruits et de l’ombrage sur l’assimilation carbon  e, la croissance et production du caf  ier (*Coffea arabica* L.).
- Bertrand, B., and Rapidel, B., eds. 1999. Desaf  os de la caficultura en Centroam  rica. San Jos  , C. R: IICA, PROMECAFE.
- Bertrand, B., Guyot, B., Anthony, F. and Lashermes, P. 2003. Impact of the *Coffea canephora* gene introgression on beverage quality of *C. arabica*. *Theor. Appl. Genet.* 107 :387–394.
- Bock, K. R. 1962a. Dispersal of uredospores of *Hemileia vastatrix* under field conditions. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 45:63–74.
- Bock, K. R. 1962b. Seasonal periodicity of coffee leaf rust and factors affecting the severity of outbreaks in Kenya Colony. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 45:289–300.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., et al. 2009. Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 24:127–135.

- Bote, A. D., and Jan, V. 2016. Branch growth dynamics, photosynthesis, yield and bean size distribution in response to fruit load manipulation in coffee trees. *Trees*. 30:1275–1285.
- Boudrot, A., Pico, J., Merle, I., Granados, E., Vilchez, S., Tixier, P., et al. 2016. Shade Effects on the Dispersal of Airborne *Hemileia vastatrix* Uredospores. *Phytopathology*. 106:572–580.
- Bowden, J., Gregory, P.H., and Johnson, C.G., 1971. Possible wind transport of coffee leaf rust across the Atlantic ocean. *Nature*. 229:500-501.
- Brinate, S. V. B., Martins, L. D., Pereira, G. N. G., Cunha, V. V., Sotero, A. de J., Amaral, J. F. T., et al. 2015. Copper can influences growth, disease control and production in arabica coffee trees. *Aust. J. Crop Sci.* 9:678–683.
- Brown, J. S., Whan, J. H., Kenny, M. K., and Merriman, P. R. 1995. The effect of coffee leaf rust on foliation and yield of coffee in Papua New Guinea. *Crop Prot.* 14:589–592.
- Browning, G. 1975. Shoot growth in *Coffea arabica* L. 1. Response to rainfall when the soil moisture status and gibberellin supply are not limiting. *J. Hortic. Sci.* 50:1-11.
- Browning, G., and Fisher, N. M. 1975. Shoot growth in *Coffea arabica* L. II. Growth flushing stimulated by irrigation. *J. Hortic. Sci.* 50:207-18.
- Bugaud, C., Joannès-Dumec, C., Louisor, J., Tixier, P., and Salmon, F. 2015. Preharvest temperature affects chilling injury in dessert bananas during storage. *J. Sci. Food Agric.* 96:2384–2390.
- Cabral, P. G. C., Zambolim, E. M., Zambolim, L., Lelis, T. P., Capucho, A. S., and Caixeta, E. T. 2009. Identification of a new race of *Hemileia vastatrix* in Brazil. *Australasian Plant Dis. Notes*. 4:129–130.
- Calonnec, A., Burie, J.-B., Langlais, M., Guyader, S., Saint-Jean, S., Sache, I., et al. 2013. Impacts of plant growth and architecture on pathogen processes and their consequences for epidemic behaviour. *Eur. J. Plant Pathol.* 135:479–497.
- Camargo, A. P. 1985. O clima e a cafeicultura no Brasil. *Inf. Agropec.* 11:13-26.
- Campanha, M. M., Santos, R. H. S., de Freitas, G. B., Martinez, H. E. P., Garcia, S. L. R., and Finger, F. L. 2004. Growth and yield of coffee plants in agroforestry and monoculture systems in Minas Gerais, Brazil. *Agrofor. Syst.* 63:75–82.
- Campbell, C. L., and Madden, L. V. 1990. Introduction to plant disease epidemiology. New York: J. Wiley. 532 p.
- Cannell, M. G. R. 1985. Physiology of the Coffee Crop. Pages 108-134 in: *Coffee, Botany, Biochemistry and Production of Beans and Beverage*. M. N. Clifford and K. C. Willson, eds. Croom Helm, London, UK.
- Capucho, A. S., Zambolim, L., Duarte, H. S. S., and Vaz, G. R. O. 2011. Development and validation of a standard area diagram set to estimate severity of leaf rust in *Coffea arabica* and *C. canephora*: Estimation of coffee leaf rust severity. *Plant Pathol.* 60:1144–1150.
- Capucho, A. S., Zambolim, E. M., Freitas, R. L., Haddad, F., Caixeta, E. T., and Zambolim, L. 2012. Identification of race XXXIII of *Hemileia vastatrix* on *Coffea arabica* Catimor derivatives in Brazil. *Australasian Plant Dis. Notes*. 7:189–191.
- Capucho, A. S., Zambolim, L., Lopes, U. N., and Milagres, N. S. 2013. Chemical control of coffee leaf rust in *Coffea canephora* cv. conilon. *Australasian Plant Pathol.* 42:667–673.

- Carrion, G., and Rico-Gray, V. 2002. Mycoparasites on the coffee rust in Mexico. *Fungal Diversity*. 11:49-60.
- Carvalho, C. R., Fernandes, R. C., Carvalho, G. M. A., Barreto, R. W., and Evans, H. C. 2011. Cryptosexuality and the genetic diversity paradox in coffee rust, *Hemileia vastatrix* ed. Kirsten Nielsen. *PLOS ONE*. 6:e26387.
- Cao, X., Yao, D., Xu, X., Zhou, Y., Ding, K., Duan, X., Fan, J., and Luo, Y. 2015. Development of weather- and airborne inoculum-based models to describe disease severity of wheat powdery mildew. *Plant Dis*. 99:395-400.
- Cerda, R., Allinne, C., Gary, C., Tixier, P., Harvey, C. A., Krolczyk, L., et al. 2017. Effects of shade, altitude and management on multiple ecosystem services in coffee agroecosystems. *Eur. J. Agron*. 82:308–319.
- Cerda, R., Avelino, J., Gary, C., Tixier, P., Lechevallier, E., and Allinne, C. 2017. Primary and secondary yield losses caused by pests and diseases: Assessment and modeling in coffee. *PLOS ONE*. 12:e0169133.
- Chalfoun, S. M., and de Carvalho, V. D. 1987. Efeito da produção e da composição química de folhas de cafeeiros sobre a intensidade de ataque de ferrugem (*Hemileia vastatrix* Berk & Br.). Pages 121-122 in: 14º Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, 1º Congresso Latinoamericano de Tecnologia Cafeeira, Ministerio da Indústria e do Comercio, Instituto Brasileiro do Café: Campinas.
- Chalfoun, S. M., and de Carvalho, V. L. 1999. Controle químico da ferrugem (*Hemileia vastatrix* Berk & Br.) do cafeeiro através de diferentes esquemas de aplicação. *Pesq. agropec. bras*. 34:363–367.
- Chalfoun, S. M., Pereira, A. B., and Silva, V. N. 2018. Conductivity to rust in coffee under wooden and fruit tree intercropping systems. *Coffee Sci*. 13:245–251.
- Charbonnier, F., le Maire, G., Dreyer, E., Casanoves, F., Christina, M., Dauzat, J., et al. 2013. Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* L.) agroforestry system. *Agric. Forest Meteorol*. 181:152–169.
- Charbonnier, F., Rounsard, O., Maire, G., Guillemot, J., Casanoves, F., Lacoite, A., et al. 2017. Increased light-use efficiency sustains net primary productivity of shaded coffee plants in agroforestry system. *Plant Cell Environ*. 40:1592–1608.
- Chemura, A., Mutanga, O., and Dube, T. 2017a. Separability of coffee leaf rust infection levels with machine learning methods at Sentinel-2 MSI spectral resolutions. *Precis. Agric*. 18:859–881.
- Chemura, A., Mutanga, O., Sibanda, M., and Chidoko, P. 2017b. Machine learning prediction of coffee rust severity on leaves using spectroradiometer data. *Trop. Plant Pathol*. 43:117–127.
- Cintra, M. E., Meira, C. A. A., Monard, M. C., Camargo, H. A., and Rodrigues, L. H. A. 2011. The use of fuzzy decision trees for coffee rust warning in Brazilian crops. Pages 1347-1352 in: 2011 11th International Conference on Intelligent Systems Design and Applications, Cordoba, Spain: IEEE.
- Coltri, P. P., Pinto, H. S., Gonçalves, R. R. do V., Zullo Junior, J., and Dubreuil, V. 2019. Low levels of shade and climate change adaptation of Arabica coffee in southeastern Brazil. *Heliyon*. 5:e01263.

- Contreras-Medina, L. M., Torres-Pacheco, I., Guevara-González, R. G., Romero, R. J., Terol-Villalobos, I. R., and Osornio-Rios, R. A. 2009. Mathematical modeling tendencies in plant pathology. *Afr. J. Biotechnol.* 8:7399–7408.
- Corrales, D. C., Figueroa, A., Ledezma, A., and Corrales, J. C. 2015. An empirical multi-classifier for coffee rust detection in colombian crops. Pages 60-74 in: *Computational Science and Its Applications -- ICCSA 2015*. Osvaldo Gervasi, Beniamino Murgante, Sanjay Misra, Marina L. Gavrilova, Ana Maria Alves Coutinho Rocha, Carmelo Torre, et al, eds. Cham: Springer International Publishin.
- Corrales, D. C., Casas, A. F., Ledezma, A., and Corrales, J. C. 2016. Two-level classifier ensembles for coffee rust estimation in colombian crops: *International Journal of Agricultural and Environmental Information Systems*. 7:41–59.
- Costa, M. J., Zambolim, L., and Rodrigues, F. A. 2006. Efeito de níveis de desbaste de frutos do cafeeiro na incidência da ferrugem, no teor de nutrientes, carboidratos e açúcares redutores. *Fitopatol. Bras.* 31:564–571.
- Cournede, P.-H., Mathieu, A., Houllier, F., Barthelemy, D., and de Reffye, P. 2007. Computing competition for light in the GREENLAB model of plant growth: A contribution to the study of the effects of density on resource acquisition and architectural development. *Ann. Bot.* 101:1207–1219.
- Coutinho, T. A., Rijkenberg, F. H. J. and Van Asch, M. A. J. 1992. The preinvasion behaviour of *Hemileia vastatrix* on host and non-host leaf surfaces. *J. Phytopathol.* 135:274-280.
- Coutinho, T. A., Rijkenberg, F. H. J., and Van Asch, M. A. J. 1993. Appressorium formation by *Hemileia vastatrix*. *Mycol. Res.* 97:951–956.
- Cressey, D. 2013. Coffee rust regains foothold: Researchers marshal technology in bid to thwart fungal outbreak in Central America. *Nature*. 493:587–588.
- Cristancho-Ardila, M. A., Escobar-Ochoa, C., and Ocampo-Muñoz, J. D. 2007. Evolución de razas de *H. vastatrix* en Colombia. *Cenicafé*. 58:340–359.
- Crooks, A. T., and Heppenstall, A. J. 2012. Introduction to agent-based modelling. Pages 85-105 in: *Agent-Based Models of Geographical Systems*. Alison J. Heppenstall, Andrew T. Crooks, Linda M. See, and Michael Batty, eds. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Cunniffe, N. J., Koskella, B., E. Metcalf, C. J., Parnell, S., Gottwald, T. R., and Gilligan, C. A. 2015. Thirteen challenges in modelling plant diseases. *Epidemics*. 10:6–10.
- da Cunha, R. L., Mendes, A. N. G., and Chalfoun, S. M. 2004. Controle químico da ferrugem do cafeeiro (*Coffea arabica* L.) e seus efeitos na produção e preservação do enfolhamento. *Ciênc. agrotec.* 28:990–996.
- DaMatta, F. M., and Rena, A. B. 2002. Ecofisiologia de cafezais sombreados e a pleno sol. Pages 93-136 in: *O Estado da Arte de Tecnologias na Produção de Café*. Zambolim L, ed. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brazil.
- DaMatta, F. M., and Ramalho, J. D. C. 2006. Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: A review. *Braz. J. Plant Physiol.* 18:55–81.
- DaMatta, F. M., Ronchi, C. P., Maestri, M., and Barros, R. S. 2007. Ecophysiology of coffee growth and production. *Braz. J. Plant Physiol.* 19:485–510.

- da Silva Santos, F., de Souza, P. E., Pozza, E. A., Miranda, J. C., Carvalho, E. A., Fernandes, L. H. M., et al. 2008. Adubação orgânica, nutrição e progresso de cercosporiose e ferrugem-do-cafeeiro. *Pesq. agropec. bras.* 43:783–791.
- de Carvalho, V. L., Chalfoun, S. M., Carvalho, V. D., and Castro, H. A. 1993. Efeito dos níveis de carga pendente a estágio de desenvolvimento dos frutos sobre a evolução e intensidade de ataque de *Hemileia vastatrix* Berk & Br., agente da ferrugem do café. *Ciênc. Prát.* 17:351–356.
- de Carvalho, V. L., Chalfoun, S. M., Castro, H. A., and de Carvalho, V. D. 2001. Influência de diferentes níveis de produção sobre a evolução da ferrugem do café e sobre teores foliares de compostos fenólicos. *Ciênc. agrotec.* 25:49–54.
- de Carvalho Alves, M., da Silva, F. M., Pozza, E. A., and de Oliveira, M. S. 2009. Modeling spatial variability and pattern of rust and brown eye spot in coffee agroecosystem. *J. Pest Sci.* 82:137–148.
- de Carvalho, V. L., da Cunha, R. L., and Silva, N. R. N. 2012. Alternativas de controle de doenças do café. *Coffee Sci.* 7:42–49.
- de Jong, E. J., Eskes, A. B., Hoogstraten, J. G. J., and Zadoks, J. C. 1987. Temperature requirements for germination, germ tube growth and appressorium formation of urediospores of *Hemileia vastatrix*. *Neth. J. Plant Pathol.* 93:61–71.
- Del Ponte, E. M., Pethybridge, S. J., Bock, C. H., Michereff, S. J., Machado, F. J., and Spolti, P. 2017. Standard area diagrams for aiding severity estimation: Scientometrics, pathosystems and methodological trends in the last 25 years. *Phytopathology.* 107 :1161-1174.
- de Moraes, S. A., Sugimori, M. H., Ribeiro, I. J. A., Ortolani, A. A., and Pedro Jr., M. J. 1976. Incubation period of *Hemileia vastatrix* B. et Br. in three regions of Sao Paulo State. *Summa Phytopathol.* 2:32–38.
- Diniz, I., Talhinhos, P., Azinheira, H. G., Várzea, V., Medeira, C., Maia, I., et al. 2012. Cellular and molecular analyses of coffee resistance to *Hemileia vastatrix* and nonhost resistance to *Uromyces vignae* in the resistance-donor genotype HDT832/2. *Eur. J. Plant Pathol.* 133:141–157.
- Diola, V., Brito, G. G., Caixeta, E. T., Pereira, L. F. P., and Loureiro, M. E. 2013. A new set of differentially expressed signaling genes is early expressed in coffee leaf rust race II incompatible interaction. *Funct. Integr. Genomic.* 13:379–389.
- Dix, M. E., Bishaw, B., Workman, S. W., Barnhart, M. R., Klopfenstein, N.B., and Dix A. M. 1999. Pest management in energy- and laborintensive agroforestry systems. Pages 131-155 in: *Agroforestry in sustainable agricultural systems.* Buck LE, Lassoie JP, Fernandes ECM, eds. CRC Press, Boca Raton, U.S.A.
- Donatelli, M., Magarey, R. D., Bregaglio, S., Willocquet, L., Whish, J. P. M., and Savary, S. 2017. Modelling the impacts of pests and diseases on agricultural systems. *Agric. Syst.* 155:213–224.
- dos Santos, J. M. F., de Oliveira, S. H. F., Domingues, R. J., and Guzzo, S. D. 2002. Avaliação da eficácia de fungicidas sistêmicos no controle da ferrugem (*Hemileia vastatrix* L.) do café, sob chuva simulada. *Arq. Inst. Biol.* 69 :45-49.
- Drenth, H., Hoek, J., Daamen, R. A., Rossing, W. A. H., Stol, W., and Wijnands, F. G. 1989. An evaluation of the crop-physiological and epidemiological information in EPIPRE. *EPPO Bull.* 19:417–424.

- Dupraz, C., and Liagre, F. 2008. Agroforesterie : Des arbres et des cultures, France Agricole Editions.
- Ehrenbergerová, L., Kučera, A., Cienciala, E., Trochta, J., and Volařík, D. 2017. Identifying key factors affecting coffee leaf rust incidence in agroforestry plantations in Peru. *Agrofor. Syst.* 92:1551–1565.
- Esques, A. B., and de Souza, E. Z. 1981. Ataque da ferrugem em ramos com e sem produção, de plantas do cultivar catuaí. Pages 186-188 in: Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras. Sao Lourenço, Minas Gerais, Brasil.
- Esques, A. B., and Toma-Braghini, M. 1981. Assessment methods for resistance to coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix* Berk. & Br.). *FAO Plant Protection Bulletin* 29 :56–66.
- Esques, A. B. 1982a. The effect of light intensity on incomplete resistance of coffee to *Hemileia vastatrix*. *Neth. J. Plant Pathol.* 88:191–202.
- Esques, A. B. 1982b. The use of leaf disk inoculations in assessing resistance to coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*). *Neth. J. Plant Pathol.* 88:127–141.
- Esques, A. B., and Toma-Braghini, M. 1982. The effect of leaf age on incomplete resistance of coffee to *Hemileia vastatrix*. *Neth. J. Plant Pathol.* 88:219–230.
- Esques, A., Hoogstraten J. G. J., and Levy F. A. 1990. Ségrégation pour la résistance complète et incomplète à *Hemileia vastatrix* existant dans la population de Icatu et dans quelques descendances dérivées de l'Hybride de Timor ; conséquences pour l'amélioration génétique. Pages 666-673 in: Thirteenth International Scientific Colloquium on Coffee ASIC. Paris : ASIC. ISBN 2-900212-12-X Colloque Scientifique International sur le Café. 13, Paipa, Colombie, 21 Août 1989/25 Août 1989.
- Feng, C., Wang, H., Lu, N., Chen, T., He, H., Lu, Y., and Tu, X. M. 2014. Log-transformation and its implications for data analysis. *Shanghai Arch. psychiatry.* 26:105–9.
- Fernandes, R. de C., Evans, H. C., and Barreto, R. W. 2009. Confirmation of the occurrence of teliospores of *Hemileia vastatrix* in Brazil with observations on their mode of germination. *Trop. Plant Pathol.* 34:108–113.
- Fernandez, C. E., 1984. “Central America coffee rust project,”. Pages 84-92 in: Coffee Rust in the Americas. Fulton, R. H., Ed. The American Phytopathological Society, St. Paul, MN.
- Ferrandino, F. J. 2008. Effect of crop growth and canopy filtration on the dynamics of plant disease epidemics spread by aerially dispersed spores. *Phytopathology.* 98:492–503.
- Firman, I. D., and Wallis, J. A. N. 1965. Low-volume spraying to control coffee leaf rust in Kenya. *Ann. Appl. Biol.* 55:123–137.
- Flor, H. H., 1971. Current status of the gene-for-gene concept. *Annu. Rev. Phytopathol.* 9:275-296.
- Follis, M.B. 1993. Economic considerations. Pages 385-411 in: Introduction to Agroforestry. P.K.R. Nair, Ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Fournier, L. A., and Di Stefano, J. F. 2004. Variaciones climáticas entre 1988 y 2001, y sus posibles efectos sobre la fenología de varias especies lenosas y el manejo de un cafetal con sombra en Ciudad Colon de Mora, Costa Rica. *Agronomía Costarricense.* 20:101–120.
- Ganesh, D., Petitot, A.-S., Silva, M. C., Alary, R., Lecouls, A.-C., and Fernandez, D. 2006. Monitoring of the early molecular resistance responses of coffee (*Coffea arabica* L.) to the rust fungus (*Hemileia vastatrix*) using real-time quantitative RT-PCR. *Plant Sci.* 170:1045–1051.

- Garçon, C. L. P., Zambolim, L., Mizubuti, E. S. G., Vale, F. X. R. do, and Costa, H. 2004. Controle da ferrugem do cafeeiro com base no valor de severidade. *Fitopatol. Bras.* 29:486–491.
- Garrett, K. A., Madden, L. V., Hughes, G., and Pfender, W. F. 2004. New applications of statistical tools in plant pathology. *Phytopathology*. 94:999–1003.
- Ghini, R., Bettiol, W., and Hamada, E. 2011. Diseases in tropical and plantation crops as affected by climate changes: Current knowledge and perspectives: Climate change and diseases of tropical and plantation crops. *Plant Pathol.* 60:122–132.
- Gil Fagioli, S. L., Berry, D., and Bieysse, D. 1990. Research on incomplete resistance to *Hemileia vastatrix* Berk et Br. in a group of genotypes of *Coffea arabica* L. from Ethiopia. *Café Cacao Thé*. 34(2):105-144.
- Gilligan, C. A. 1985. Mathematical modelling of crop disease. In: *Advances in Plant Pathology*, Vol 3 (p 255). C. A. Gilligan, ed. Academic Press, Inc, New York
- Gilligan, C. A. 1986. Use and misuse of the analysis of variance in plant pathology. Pages 225-261 in: *Advances in Plant Pathology*, Vol. 5. Academic Press, New York.
- Gilligan, C. A., and van den Bosch, F. 2008. Epidemiological models for invasion and persistence of pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.* 46:385–418.
- Castellanos, L., Lorenzo Nicao, M. E., Muiño, B. L., Pérez, R. H., Sánchez, D. G., and Martínez, V. L. 2012. Effect of six fungicides on *Lecanicillium (Verticillium) lecanii* (Zimm.) Zare & Gams. *J. Food Agric. Environ.* 10:1142–1145.
- Gouveia, M. M. C., Ribeiro, A., Varzea, V. M. P., and Jr, C. J. R. 2005. Genetic diversity in *Hemileia vastatrix* based on RAPD markers. *Mycologia*. 97:396–404.
- Grace, J. B. 2006. *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Griffiths, E. 1981. Iatrogenic plant diseases. *Annu. Rev. Phytopathol.* 19:69–82.
- Guerra-Guimarães, L., Silva, M. C., Struck, C., Loureiro, A., Nicole, M., Rodrigues, C. J., et al. 2009. Chitinases of *Coffea arabica* genotypes resistant to orange rust *Hemileia vastatrix*. *Biol. Plantarum*. 53:702.
- Guzzo, S. D., Harakava, R., and Tsai, S. M. 2009. Identification of coffee genes expressed during systemic acquired resistance and incompatible interaction with *Hemileia vastatrix*. *J. Phytopathol.* 157:625–638.
- Haarer, A. E. 1958. *Modern Coffee Production*. Leonard Hill, London.
- Haddad, F., Maffia, L. A., Mizubuti, E. S. G., and Teixeira, H. 2009. Biological control of coffee rust by antagonistic bacteria under field conditions in Brazil. *Biol. Control*. 49:114–119.
- Hardwick, N. V. 1998. Disease forecasting. In: *The Epidemiology of Plant Diseases*. D.G. Jones, ed. Springer, Dordrecht.
- Heath, O.V.S., Orchard, B., 1957. Midday closure of stomata. Temperature effects on the minimum intercellular space carbon dioxide concentration “T”. *Nature* 180, 180-181.
- Herrera P., J. C., Alvarado A., G., Cortina G., H. A., Combes, M.-C., Romero G., G., and Lashermes, P. 2009. Genetic analysis of partial resistance to coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix* Berk & Br.) introgressed into the cultivated *Coffea arabica* L. from the diploid *C. canephora* species. *Euphytica*. 167:57–67.

- Hillel, D. and Rosenzweig, C. 2010. Handbook of Climate Change and Agroecosystems: Impacts, Adaptation, and Mitigation. ICP Series on Climate Change Impacts, Adaptation, and Mitigation: Volume 1. Imperial College Press. 439pp.
- Hinnah, F. D. 2018. Development and assessment of a warning system for coffee rust management and its use for disease risk evaluation.
- Hocking, D. 1968. Effects of light on germination and infection of coffee rust (*Hemileia vastatrix*). Trans. Brit. Mycol. Soc. 51:89–93.
- Holb, I. J., Heijne, B., and Jeger, M. J. 2003. Summer epidemic of apple scab: The relationship between measurements and their implications for the development of predictive models and threshold levels under different disease control levels. J. Phytopathol. 151:335-343.
- Holguín, F., 1987. Estudios epidemiológicos de la roya del cafeto en México. Pages 32-39 in: X Simposio Latinoamericano sobre Caficultura, IICA: Tapachula, Chiapas, México.
- Hoogstraten, J. G. J., Toma-Braghini, M., and Eskes, A. B. 1983. Influencia da umidade do solo e umidade relativa do ar sobre a resistencia do cafeeiro a *Hemileia vastatrix*. Pages 110-111 in: 10º Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, IBC/GERCA: Poços de Caldas, Minas Gerais, Brazil.
- Huxley, P. A. and Ismail, S. A. H. 1969. Floral atrophy and fruit set in Arabica coffee in Kenya. Turrialba. 19:345-54.
- Jackson, D., Skillman, J., and Vandermeer, J. 2012. Indirect biological control of the coffee leaf rust, *Hemileia vastatrix*, by the entomogenous fungus *Lecanicillium lecanii* in a complex coffee agroecosystem. Biol. Control. 61:89–97.
- Jaramillo-Robledo, A., and Cháves-Córdoba, B. 1999. Aspectos hidrológicos en un bosque y en plantaciones de café (*Coffea arabica* L.) al sol y bajo sombra. Cenicafé. 50:97–105.
- Jeger, M. J. 2000. Theory and plant epidemiology. Plant Pathol. 49:651–658.
- Jeger, M. J. 2004. Analysis of disease progress as a basis for evaluating disease management practices. Annu. Rev. Phytopatol. 42:61-82.
- Jha, S., Bacon, C. M., Philpott, S. M., Ernesto Méndez, V., Läderach, P., and Rice, R. A. 2014. Shade coffee: Update on a disappearing refuge for biodiversity. BioScience. 64:416–428.
- Kampmeijer, P., and Zadoks, J. C. 1977. EPIMUL, a simulator of foci and epidemics in mixtures of resistant and susceptible plants, mosaics, and multilines. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, Netherlands. 50p.
- Katsuhama, N., Imai, M., Naruse, N., and Takahashi, Y. 2018. Discrimination of areas infected with coffee leaf rust using a vegetation index. Remote Sens. Lett. 9:1186–1194.
- Kaukoranta, T. 1996. Impact of global warming on potato late blight: Risk, yield loss and control. Agric. Food Sci. 5(3) :311-327.
- Kranz, J., Mogk, M., Stumpf, A. 1973. EPIVEN: Ein Simulator fur Apfelschorf. Z. Pjflanzenkr. 80:181-187.
- Kranz, J., and Royle, D. J. 1978. Perspectives in mathematical modelling of plant disease epidemics. Pages 111-120 in: Plant Disease Epidemiology. Scott PR and Bainbridge A, eds. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne.
- Krause, R. A., Massie, L. B., and Hyre, R. A. 1975. Blitecast: A computerized forecast of potato late blight. Plant Dis. Reprtr. 59:95-98.

- Krause, R. A., and Massie, L. B. 1975. Predictive Systems: Modern Approaches to Disease Control. *Annu. Rev. Phytopathol.* 13:31–47.
- Kumar, D. 1982. Preliminary investigations into some flowering abnormalities of coffee in Kenya. *Kenya Coffee.* 47:16-24.
- Kushalappa, A. C., and Chaves, G. M., 1978. Escala para avaliar a percentagem de area foliar com ferrugem do cafeeiro. *Fitopatol. Bras.* 3:119.
- Kushalappa, A. C., and Chaves, G. M., 1980. An analysis of the development of coffee rust in the field. *Fitopatol. Bras.* 5(1):95-103.
- Kushalappa, A. C., and Martins, C. P. 1980. Incubation and generation periods for *Hemileia vastatrix* on coffee in Viçosa, Minas Gerais. *Fitopatol. Bras.* 5(2):177-183.
- Kushalappa, A. C. 1981. Linear models applied to variation in the rate of coffee rust development. *J. Phytopathol.* 101:22–30.
- Kushalappa, A. C., and Lagesse, R. M. 1981. LEAFAL: A computer program for quantitative analysis of leaf fall in coffee principally from rust. *J. Phytopathol.* 101:97–105.
- Kushalappa, A. C., Akutsu, M., and Ludwig, A. 1983. Application of survival ratio for monocyclic process of *Hemileia vastatrix* in predicting coffee rust infection rates. *Phytopathology.* 73:96–103.
- Kushalappa, A. C. 1984. Proportions of areas under the disease progress and host removal curves in relation to that under host growth curve. *Fitopatol. Bras.* 9:277-281.
- Kushalappa, A.C., Akutsu, M., Oseguera, S.H., Chaves, G.M., Melles, C.A., Miranda, J.M., Bartolo, G.F., 1984. Equations for predicting the rate of coffee rust development based on net survival ratio for macrocyclic process of *Hemileia vastatrix*. *Fitopatol. Bras.* 9, 255-271.
- Kushalappa, A. C., and Eskes, A. B. 1989. Advances in coffee rust research. *Annu. Rev. Phytopathol.* 27:503–531.
- Lamouroux, N., Pellegrin, F., Nandris, D., and Kohler, F. 1995. The *Coffea arabica* fungal pathosystem in New Caledonia: Interactions at two different spatial scales. *J. Phytopathol.* 143:403–413.
- Lange, O. L., Lösch, R., Schulze, E. D., and Kappen, L. 1971. Responses of stomata to changes in humidity. *Planta.* 100:76–86.
- Lasco, R. D., Delfino, R. J. P., and Espaldon, M. L. O. 2014. Agroforestry systems: Helping smallholders adapt to climate risks while mitigating climate change: Agroforestry systems. *Wiley Interdiscip. Rev. Clim. Change.* 5:825–833.
- Lasso, E., Valencia, Ó., and Corrales, J. C. 2017. Decision Support System for Coffee Rust Control Based on Expert Knowledge and Value-Added Services. Pages 70-83 in: *Computational Science and Its Applications -- ICCSA 2015*. Osvaldo Gervasi, Beniamino Murgante, Sanjay Misra, Marina L. Gavrilova, Ana Maria Alves Coutinho Rocha, Carmelo Torre, et al, eds. Cham: Springer International Publishin.
- Leandro-Muñoz, M. E., Tixier, P., Germon, A., Rakotobe, V., Phillips-Mora, W., Maximova, S., et al. 2017. Effects of microclimatic variables on the symptoms and signs onset of *Moniliophthora roreri*, causal agent of *Moniliophthora* pod rot in cacao. Sabrina Sarrocco, ed. *PLOS ONE.* 12:e0184638.

- Lee, K. J., Kang, J. Y., Lee, D. Y., Jang, S. W., Lee, S., Lee, B.-W., et al. 2016. Use of an empirical model to estimate leaf wetness duration for operation of a disease warning system under a shade in a ginseng field. *Plant Dis.* 100:25–31.
- Leguizamón-Caycedo, J., Orozco-Gallego, L., and Gómez-Gómez, L. 1998. Períodos de incubación (PI) y de latencia (PL) de la roya del cafeto en la zona central cafetera de Colombia. *Cenicafé.* 49:325–339.
- Letort, V. 2008. Adaptation of the GreenLab growth model to plants with complex architectures and multi-scale analysis of source-sink relationships for parametric identification.
- Liebig, T., Ribeyre, F., Läderach, P., Poehling, H.-M., van Asten, P., and Avelino, J. 2019. Interactive effects of altitude, microclimate and shading system on coffee leaf rust. *J. Plant Interact.* 14:407–415.
- Lin, B. B. 2007. Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. *Agric. Forest Meteorol.* 144:85–94.
- Lopes, D. B., Berger, R. D., Bergamin Filho, A. 1994. Absorção da área foliar sadia (HAA): Uma nova abordagem para a quantificação de dano e para o manejo integrado de doença. *Summa phytopathol.* 20:143-151.
- López-Bravo, D. F., Virginio-Filho, E. de M., and Avelino, J. 2012. Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions. *Crop Prot.* 38:21–29.
- Luaces, O., Rodrigues, L. H. A., Meira, C. A. A., Quevedo, J. R., and Bahamonde, A. 2010. Viability of an alarm predictor for coffee rust disease using interval regression. Pages 337-346 in: *International Conference on Industrial, Engineering and Other Applications of Applied Intelligent Systems.* Springer.
- Luaces, O., Rodrigues, L. H. A., Alves Meira, C. A., and Bahamonde, A. 2011. Using nondeterministic learners to alert on coffee rust disease. *Expert Syst. Appl.* 38:14276–14283.
- Madden, L. V., Turechek, W. W., and Nita, M. 2002. Evaluation of generalized linear mixed models for analyzing disease incidence data obtained in designed experiments. *Plant Dis.* 86:316–325.
- Madden, L. V. 2006. Botanical Epidemiology: Some key advances and its continuing role in disease management. *Eur. J. Plant Pathol.* 115:3–23.
- Madden, L. V., Hughes, G., and van den Bosch, F. 2007. CHAPTER 2: Measuring Plant Diseases. Pages 11-31 in: *The Study of Plant Disease Epidemics.*
- Maestri, M., and Vieira, C. 1958. Movimento de estomatos em café sob condições naturais. *Rev. Ceres (Viosa).* 10:324-331.
- Magarey, R. D., Travis, J. W., Russo, J. M., Seem, R. C., and Magarey, P. A. 2002. Decision support systems: Quenching the thirst. *Plant Dis.* 86:4–14.
- Magarey, R. D., Sutton, T. B., and Thayer, C. L. 2005. A simple generic infection model for foliar fungal plant pathogens. *Phytopathology.* 95:92–100.
- Mahé, L., Várzea, V. M. P., Le Pierrès, D., Combes, M.-C., and Lashermes, P. 2007. A new source of resistance against coffee leaf rust from New-Caledonian natural interspecific hybrids between *Coffea arabica* and *Coffea canephora*. *Plant Breeding.* 126:638–641.

- Martins, A. N. 2002. Efeito de diversos programas de tratamento no controle do complexo de doenças foliares na cultura do cafeeiro. *Revista Eletrônica de Agronomia*. :6.
- Martins, S. J., Soares, A. C., Medeiros, F. H. V., Santos, D. B. C., and Pozza, E. A. 2015. Contribution of host and environmental factors to the hyperparasitism of coffee rust under field conditions. *Australasian Plant Pathol.* 44:605–610.
- Masera, O. R., Garza-Caligaris, J. F., Kanninen, M., Karjalainen, T., Liski, J., Nabuurs, G. J., Pussinen, A., de Jong, B. H. J., and Mohren, G. M. J. 2003. Modeling carbon sequestration in afforestation, agroforestry and forest management projects: the CO2FIX V.2 approach. *Ecol. Modell.* 164:177–199.
- Massie, L. B., and Szkolnik, M. 1974. Prediction of ascospore maturation of *Venturia inaequalis* utilizing cumulative degree days. (Abstr.) *Proc. Am. Phytopathol. Soc.* 1:140.
- Mayne, W. W. 1930. Seasonal periodicity of coffee leaf disease (*Hemileia vastatrix* B. & Br.). *Bulletin*. Vol. 4: Mysore Coffee Experimental Station. 16 p.
- McCain, J. W., and Hennen, J. F. 1984. Development of the uredinal thallus and sorus in the orange coffee rust fungus, *Hemileia vastatrix*. *Phytopathology*. 74(6):714-721.
- McCook, S. 2006. Global rust belt: *Hemileia vastatrix* and the ecological integration of world coffee production since 1850. *J. Global Hist.* 1:177–195.
- McCook, S. 2009. La roya del Café en Costa Rica: Epidemias, innovación y medio ambiente, 1950-1995. *Revista de Historia*. 59-60:99-117.
- McCoy, R. E. 1976. MYCOS, a computer simulator of Ascochyta blight of *Chrysanthemum*. *Proc. Fla. State. Hortic. Soc.* 89:296-299.
- McRoberts, N., Hughes, G., and Savary, S. 2003. Integrated approaches to understanding and control of diseases and pests in field crops. *Australasian Plant Pathol.* 32:167.
- Meira, C. A., Rodrigues, L. H., and Moraes, S. A. 2008. Análise da epidemia da ferrugem do cafeeiro com árvore de decisão. *Trop. Plant Pathol.* 33:114–124.
- Meira, C. A. A., Rodrigues, L. H. A., and Moraes, S. A. de. 2009. Modelos de alerta para o controle da ferrugem-do-cafeeiro em lavouras com alta carga pendente. *Pesq. agropec. bras.* 44:233–242.
- Méndez, G. C. 2017. Eficiencia de control de la roya del cafeto (*Hemileia vastatrix* Berk. & Br.) con triazoles y estrobilurinas en el rosario de Naranjo Costa Rica.
- Mila. A. L., and Carriquiry, A. L. 2004. Bayesian analysis in plant pathology. *Phytopathology*. 94:1027-1030.
- Miranda, J. C., de Souza, P. E., Pozza, E. A., de Faria, M. A., da Silva Santos, F., da Silva Barreto, S., and de Lourdes Oliveira e Silva, M. 2006. Intensidade da ferrugem do cafeeiro fertirrigado. *Ciênc. agrotec.* 30(5):885-891.
- Monaco, L. C., Ribeiro, I. J. A., Tisseli F. O., Sugimori, M. H., and Scali, M. H. 1973. Efeito da temperatura na esporulação da ferrugem. Page 36 in: *Resumos 1 Congresso Brasileiro sobre pragas e doenças do cafeeiro*, Vitria, E.S. Brazil.
- Monteith, J. L., Ong, C. K., and Corlett, J. E. 1991. Microclimatic interactions in agroforestry systems. *Forest Ecol. Manag.* 45:31–44.

- Mora Aguilera, G. 2008. Bases de Estudios Epidemiológicos para el Manejo de Patosistemas Agrícolas. Page 35 in: Taller internacional de vigilancia epidemiológica fitosanitaria para el pronóstico de plaga.
- Muller, R. A. 1975. L'irrigation précoce, assurance pour une production régulière de haut niveau du caféier Arabica. *Café Cacao Thé*. 19(2):95-122.
- Musumeci, M. R., Moraes, W. B. C., and Staples, R. C. 1974. A self-inhibitor in uredospores of the coffee rust fungus. *Phytopathology*. 64(1):71-73.
- Morais, H., Caramori, P. H., Ribeiro, A. M. de A., Gomes, J. C., and Koguish, M. S. 2006. Microclimatic characterization and productivity of coffee plants grown under shade of pigeon pea in Southern Brazil. *Pesq. agropec. bras.* 41:763–770.
- Mulinge, S. K., and Griffiths, E. 1974. Effects of fungicides on leaf rust, berry disease, foliation and yield of coffee. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 62:495–507.
- Muthappa, B. N. 1980. Behaviour of *Hemileia vastatrix* during unfavourable weather. *J. Coffee Res.* 10:31–35.
- Neto, C. G., Rodrigues, L. H. A., and Meira, C. A. A. 2014. Modelos de predição da ferrugem do cafeeiro (*Hemileia vastatrix* Berkeley & Broome) por técnicas de mineração de dados. *Coffee Sci.* 9:408–418.
- Nunes, C. C., Maffia, L. A., Mizubuti, E. S. G., Brommonschenkel, S. H., and Silva, J. C. 2009. Genetic diversity of populations of *Hemileia vastatrix* from organic and conventional coffee plantations in Brazil. *Australasian Plant Pathol.* 38:445.
- Nutman, F. J., Roberts, F. M., and Bock, K. R. 1960. Method of uredospore dispersal of the coffee leaf-rust fungus, *Hemileia vastatrix*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 43:509-IN6.
- Nutman, F. J., and Roberts, F. M. 1962. Stimulation of two pathogenic fungi by high dilution of fungicides. *Trans. Br. Mycol Soc.* 45:449-56.
- Nutman, F. J., Roberts, F. M., and Clarke, R. T. 1963. Studies on the biology of *Hemileia vastatrix* Berk. & Br. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 46:27–44.
- Orlandini, S., Marta, A. D., D'Angelo, I., and Genesio, R. 2003. Application of fuzzy logic for the simulation of *Plasmopara viticola* using agrometeorological variables. *OEPP/EPPO Bull.* 33:415–20.
- Ojiambo, P. S., and Yuen, J. 2017. Epidemiology: Past, present, and future impacts on understanding disease dynamics and improving plant disease management—A summary of focus issue articles. *Phytopathology*. 107:1092–1094.
- Paiva, F. A., and Chaves, G.M. 1976. Efeito de fungicidas sistemicos sobre a ferrugem do cafeeiro. *Experimentiae* 21, 133-159.
- Paiva, B. R. T. L., de Souza, P. E., Scalco, M. S., and Santos, L. A. 2011. Progress of rust in coffee plants in various densities of cultivation in irrigated planting after pruning. *Ciênc. agrotec.* 35:137–143.
- Park, E. W., Seem, R. C., Gadoury, D. M., and Pearson, R. C. 1997. DMCAST: A prediction model for grape downy mildew. *Viticult. Enol. Sci.* 52:182–89.
- Pedro, M. J. 1983. Effects of meteorological factors on the development of coffee leaf rust. *EPPO Bull.* 13:153–155.

- Pereira, J. C. R., Silva-Acuña, R., Pereira, A. A., Guimaraes, F. B. 1996. The effect of nitrogen sources on coffee rust (*Hemileia vastatrix*) resistance components. *Fitopatol. Bras.* 21, 292–295.
- Pérez, C. D. P., Pozza, E. A., Pozza, A. A. A., de Freitas, A. S., Silva, M. G., and da Silva Gomes Guimarães, D. 2019. Impact of nitrogen and potassium on coffee rust. *Eur. J. Plant Pathol.* 155:219-229.
- Perez-Ariza, C. B., Nicholson, A. E., and Flores, M. J. 2012. Prediction of coffee rust disease using bayesian networks. Pages 259-266 in: *Sixth European Workshop on Probabilistic Graphical Models*. Granada, Spain.
- Perfecto, I., Rice, R. A., Greenberg, R., and Van der Voort, M. E. 1996. Shade coffee: A disappearing refuge for biodiversity. *BioScience*. 46:598–608.
- Pezzopane, J. R. M., Marsetti, M. M. S., Ferrari, W. R., and Pezzopane, J. E. M. 2011. Alterações microclimáticas em cultivo de café conilon arborizado com coqueiro-anão-verde. *Rev. Ciênc. Agron.* 42:865–871.
- Pinheiro, H. A., DaMatta, F. M., Chaves, A. R. M., Loureiro, M. E., and Ducatti, C. 2005. Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. *Ann. Bot.* 96:101-108.
- Pinto, A. C. S., Pozza, E. A., de Souza, P. E., Pozza, A. A. A., Talamini, V., Boldini, J. M., et al. 2002. Description of epidemics of coffee rust with neural networks. *Fitopatol. Bras.* 27:517–524.
- Plazas, J. E., Rojas, J. S., Corrales, D. C., and Corrales, J. C. 2016. Validation of Coffee Rust Warnings Based on Complex Event Processing. Pages 684-699 in: *Computational Science and Its Applications -- ICCSA 2016*. Osvaldo Gervasi, Beniamino Murgante, Sanjay Misra, Marina L. Gavrilova, Ana Maria Alves Coutinho Rocha, Carmelo Torre, et al, eds. Cham: Springer International Publishing.
- Poeysdebat, C., Carval, D., Tixier, P., Daribo, M.-O., and De Bellaire, L. D. L. 2018. Ecological regulation of black leaf streak disease driven by plant richness in banana agroecosystems. *Phytopathology*. 108:1184–1195.
- Ramiro, D. A., Escoute, J., Petitot, A.-S., Nicole, M., Maluf, M. P., and Fernandez, D. 2009. Biphasic haustorial differentiation of coffee rust (*Hemileia vastatrix* race II) associated with defence responses in resistant and susceptible coffee cultivars. *Plant Pathol.* 58:944–955.
- Rayner, R. W. 1961a. Germination and penetration studies on coffee rust (*Hemileia vastatrix* B. & Br.). *Ann. Appl. Biol.* 49:497–505.
- Rayner, R. W. 1961b. Spore liberation and dispersal of coffee rust *Hemileia vastatrix* Berk. et Br. . *Nature*. 191(4789):725.
- Rayner, R. W. 1962. The control of coffee rust in Kenya by fungicides. *Ann. Appl. Biol.* 50:245–261.
- Ribeiro, I. J. A. 1978. Efeito de alta temperatura no desenvolvimento de *Hemileia vastatrix* em cafeeiro suscetível. *Bragantia*. 37:11–16.
- Roberts, M. R., and Paul, N. D. 2006. Seduced by the dark side: Integrating molecular and ecological perspectives on the influence of light on plant defence against pests and pathogens. *New Phytol.* 170:677–699.

- Rodrigues Jr., C. J., Várzea, V., Silva, M. C., Guerra-Guimarães, L., Rocheta, M., and Marques, D. V. 2000. Recent advances on coffee leaf rust. Pages 179-193 in: Proceedings of the International Scientific Symposium on Coffee, Bangalore, India.
- Rodríguez, D., Cure, J. R., Cotes, J. M., Gutierrez, A. P., and Cantor, F. 2011. A coffee agroecosystem model: I. Growth and development of the coffee plant. *Ecol. Model.* 222:3626–3639.
- Romero G., G., Alvarado A., G., Cortina G., H., Ligarreto M., G., Galeano, N. F., and Herrera P., J. C. 2010. Partial resistance to leaf rust (*Hemileia vastatrix*) in coffee (*Coffea arabica* L.): Genetic analysis and molecular characterization of putative candidate genes. *Mol. Breeding.* 25:685–697.
- Rosa, M., Gozzini, B., Orlandini, S., and Seghi, L. 1995. A computer program to improve the control of grapevine downy mildew. *Comp. Electr. Agric.* 12:311–22.
- Rossi, V., Caffi, T., Giosuè, S., and Bugiani, R. 2008. A mechanistic model simulating primary infections of downy mildew in grapevine. *Ecol. Model.* 212 :480-491.
- Rozo, Y., Escobar, C., Gaitán, Á., and Cristancho, M. 2012. Aggressiveness and genetic diversity of *Hemileia vastatrix* during an epidemic in Colombia. *J. Phytopathol.* 160:732–740.
- Rozo-Peña, Y. I., and Cristancho-Ardila, M. A. 2010. Evaluación de la susceptibilidad de *Hemileia vastatrix* berk. & Br., a fungicidas del grupo de los triazoles. *Cenicafé.* 61:297–314.
- Rudin, C. 2019. Stop explaining black box machine learning models for high stakes decisions and use interpretable models instead. *Nature Machine Intelligence* 1, 5, 206.
- Salgado, B. G., Macedo, R. L. G., de Carvalho, V. L., Salgado, M., and Venturin, N. 2007. Progreso da ferrugem e da cercosporiose do cafeeiro consorciado com grevilea, com ingazeiro e a pleno sol em Lavras - MG. *Ciênc. agrotec.* 31:1067–1074.
- Salustiano, M. E., Pozza, E. A., Ferraz Filho, A. C., Botelho, A. O., and Alves, E. 2008. Variability in ten populations of *Hemileia vastatrix* for germination and germinative tube length under four temperatures. *Ciênc. agrotec.* 32:1651–1656.
- Salustiano, M. E., Pozza, E. A., and Ferraz Filho, A. C. 2009. Differences in the intensity and pustule expansion of coffee rust for two *Hemileia vastatrix* accesses. *Ciênc. agrotec.* 33:1837–1841.
- Santacreo, R., Polanco, E., and Oseguera, S. 1983. Periodo de incubación y generación de *Hemileia vastatrix* Berk. & Br. en tres zonas cafetaleras de Honduras, Centro América. Pages 109-127 in: VI Simposio Latinoamericano sobre Caficultura, IICA: Panamá, Panamá.
- Savary, S., Janeau, J. L., Alloreant, D., Escalante, M, Avelino, J., and Willocquet, L. 2004. Effects of simulated rainfall events on spore dispersal and spore stocks in three tropical pathosystems. *Phytopathology.* 94:S92.
- Seem, R.C. 1984. Disease incidence and severity relationships. *Annu. Rev. Phytopathol.* 22:137-150 .
- Scherm, H., and Ojiambo, P. S. 2004. Applications of survival analysis in botanical epidemiology. *Phytopathology.* 94:1022–1026.
- Schroth, G., Krauss, U., Gasparotto, L., Duarte, J. A., and Vohland, K. 2000. Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics. *Agrofor. Syst.* 50:199–241.

- Sentelhas, P. C., Dalla Marta, A., Orlandini, S., Santos, E. A., Gillespie, T. J., and Gleason, M. L. 2008. Suitability of relative humidity as an estimator of leaf wetness duration. *Agric. Forest Meteorol.* 148:392–400.
- Shrum, R. D. 1975. Simulation of wheat stripe rust (*Puccinia Striiformis* West.) Using EPIDEMIC, a flexible plant disease simulator. *Prog. Rep. Pa. Agric. Exp. Stn.* p. 347.
- Siettos, C. I., and Russo, L. 2013. Mathematical modeling of infectious disease dynamics. *Virulence.* 4:295–306.
- Siles, P., Harmand, J.-M., and Vaast, P. 2010. Effects of *Inga densiflora* on the microclimate of coffee (*Coffea arabica* L.) and overall biomass under optimal growing conditions in Costa Rica. *Agrofor. Syst.* 78:269–286.
- Silva, M. L., Rijo, L., and Rodrigues Jr, C. J. 1985. Differences in aggressiveness of two isolates of race III of *Hemileia vastatrix* on the cultivar Caturra of *Coffea arabica*. Pages 635-644 in: 11th International Scientific Colloquium on Coffee, ASIC: Lomé, Togo.
- Silva, M. do C., Várzea, V., Guerra-Guimarães, L., Azinheira, H. G., Fernandez, D., Petitot, A.-S., et al. 2006. Coffee resistance to the main diseases: Leaf rust and coffee berry disease. *Braz. J. Plant Physiol.* 18:119–147.
- Silva-Acuña, R., Maffia, L. A., Zambolim, L., and Berger, R. D. 1999. Incidence-severity relationships in the pathosystem *Coffea arabica*-*Hemileia vastatrix*. *Plant Dis.* 83:186–188.
- Soma, M. 2015. On the relationship between structure and canopy temperature in stands: Comparing shaded and full-sun situations in a coffee agroforestry trial in Costa Rica. *Agro ParisTech, Nancy: CIRAD-CATIE.*
- Soto-Pinto, L., Perfecto, I., Castillo-Hernandez, J., and Caballero-Nieto, J. 2000. Shade effect on coffee production at the northern Tzeltal zone of the state of Chiapas, Mexico. *Agric. Ecosyst. Environ.* 80:61–69.
- Staver, C., Guharay, F., Monterroso, D., and Muschler, R. G. 2001. Designing pest-suppressive multistrata perennial crop systems: Shade-grown coffee in Central America. *Agrofor. Syst.* 53:151–170.
- Stigter, C. J., Mohammed, A. E., Nasr Al-amin, N. K., Onyewotu, L. O. Z., Oteng'i, S. B. B., and Kainkwa, R. M. R. 2002. Agroforestry solutions to some African wind problems. *J. Wind Eng. Ind. Aerod.* 90:1101–1114.
- Stigter, C. J. 2015. Agroforestry and micro-climate change. *Tree-Crop Interactions: Agroforestry in a Changing Climate.* CABI. :119–145.
- Talhinhas, P., Batista, D., Diniz, I., Vieira, A., Silva, D. N., Loureiro, A., et al. 2017. The coffee leaf rust pathogen *Hemileia vastatrix*: One and a half centuries around the tropics. *Mol. Plant Pathol.* 18:1039–1051.
- Tanga, A. A., Erenso, T. F., and Lemma, B. 2014. Effects of three tree species on microclimate and soil amelioration in the central rift valley of Ethiopia. *J. Soil Sci. Environ. Manag.* 5:62–71.
- Taylor, M. C., Hardwick, N. V., Bradshaw, N. J., and Hall, A. M. 2003. Relative performance of five forecasting schemes for potato late blight (*Phytophthora infestans*) I. Accuracy of infection warnings and reduction of unnecessary, theoretical, fungicide applications. *Crop Prot.* 22:275–83

- Thamada, T. T., Neto, C. D. G., and Meira, C. A. A. 2013. Sistema de alerta da ferrugem do cafeeiro. Page 6 in: VIII Simpósio de Pesquisa dos Cafés do Brasil, Salvador.
- Toledo, J. C., Avelino, J., and Medina, B. 1995. Evaluación de fungicidas para el control de la roya *Hemileia vastatrix* en el cultivo del café. In: XVI Simposio sobre Caficultura Latinoamericana, IICA: Managua, Nicaragua.
- Toniutti, L., Breitler, J.-C., Etienne, H., Campa, C., Doulebeau, S., Urban, L., et al. 2017. Influence of environmental conditions and genetic background of Arabica coffee (*C. arabica* L) on leaf rust (*Hemileia vastatrix*) pathogenesis. *Front. Plant Sci.* 8.
- Topik, S., Talbot, J. M., and Samper, M. 2010. Globalization, neoliberalism, and the Latin American coffee societies. *Latin American Perspectives.* 37:5–20.
- Tozzi, F. R. O., and Ghini, R. 2016. Impacto do aumento da concentração atmosférica de dióxido de carbono sobre a ferrugem e o crescimento do cafeeiro. *Pesq. agropec. bras.* 51:933–941.
- Tronconi, N., Palma, M. R., Suazo, G., Zaldívar, R., and Agurcia, R. D., 1995. Periodo de incubación y generación de *Hemileia vastatrix* Berk & Br. en Honduras. Pages 165-173 in: V Seminario Nacional de Investigación y de Transferencia en Caficultura, IHCAFE: Tegucigalpa, Honduras.
- Vaast, P., Angrand, J., Franck, N., Dauzat, J., and Genard, M. 2005. Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiol.* 25:753–760.
- Vandermeer, J., Perfecto, I., and Liere, H. 2009. Evidence for hyperparasitism of coffee rust (*Hemileia vastatrix*) by the entomogenous fungus, *Lecanicillium lecanii*, through a complex ecological web. *Plant Pathol.* 58:636–641.
- Van der Plank, J.E. 1960. Analysis of epidemics. Pages 229-289 in: *Plant Pathology: An Advance Treatise*, Vol 3. Horsfall JG and Cowling EB, eds. Academic Press, New York, USA.
- Van der Plank, J. E. 1963. *Plant Diseases: Epidemics and Control*. Academic Press, New York, London, p 344.
- van der Vossen, H. A. M. 2003. The cup quality of disease-resistant cultivars of arabica coffee (*Coffea arabica*). *Exp. Agric.* 45, 323–332.
- van Maanen, A., and Xu, X.-M. 2003. Modelling plant disease epidemics. Pages 669-682 in: *Epidemiology of Mycotoxin Producing Fungi*. Xiangming Xu, John A. Bailey, and B. Michael Cooke, eds. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Van Noordwijk, M., Rahayu, S., Williams, S. E., Hairiah, K., Khasanah, N., and Schroth, G. 2004. Tree root architecture. Pages 83-107 in: *Belowground interactions in tropical agroecosystems*. Van Noordwijk M, Cadisch G, Ong CA, eds. CAB International, Wallingford.
- van Oijen, M., Dauzat, J., Harmand, J.-M., Lawson, G., and Vaast, P. 2010a. Coffee agroforestry systems in Central America: I. A review of quantitative information on physiological and ecological processes. *Agrofor. Syst.* 80:341–359.
- van Oijen, M., Dauzat, J., Harmand, J.-M., Lawson, G., and Vaast, P. 2010b. Coffee agroforestry systems in Central America: II. Development of a simple process-based model and preliminary results. *Agrofor. Syst.* 80:361–378.

- Várzea, V. M. P., and Marques, D. V. 2005. Population variability of *Hemileia vastatrix* vs coffee durable resistance. Pages 53-74 in: Durable resistance to coffee leaf rust. Zambolim L, Zambolim E, Várzea VMP, eds. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brazil.
- Vezy, R., Christina, M., Rounsard, O., Nouvellon, Y., Duursma, R., Medlyn, B., et al. 2018. Measuring and modelling energy partitioning in canopies of varying complexity using MAESPA model. *Agric. Forest Meteorol.* 253–254:203–217.
- Vezy Rémi. Simulation de pratiques de gestion alternatives pour l’adaptation des plantations pérennes aux changements globaux. Thèse de doctorat. Ecologie, Environnement. Université de Bordeaux, 2017.
- Villegas-García, C., and Baeza-Aragón, C. A. 1990. Diseminación de *Hemileia vastatrix* Berk. y Br. a nivel del árbol, en un foco natural. *Cenicafé.* 41:39–49.
- Vine, B. H., Vine, P. A., and Griffiths, E. 1973. Some problems of evaluating fungicides for use on coffee in Kenya. *Ann. Appl. Biol.* 75:377–385.
- Waggoner, P. E., and Horsfall, J. G. 1969. EPIDEM: A simulator of plant disease written for a computer. *Conn. Agric. Exp. Stn. Bull.* 698. 80 pp.
- Waggoner, P. E., Horsfall, J. G., and Lukens, R. I. 1972. EPIMAY: A simulator of Southern corn leaf blight. *Conn. Agric. Exp. Stn. Bull.* 729. 84 pp.
- Waggoner, P. E., and Berger, R. D. 1987. Defoliation, disease, and growth. *Phytopathology.* 77:6.
- Waller, J. M. 1982. Coffee rust-epidemiology and control. *Crop Prot.* 1:385–404.
- Ward, H. M. 1882. Researches on the life-history of *Hemileia vastatrix*, the fungus of the “coffee-leaf disease.” *J. Linn. Soc., Bot.* 19:299–335.
- Witten, I. H., Frank, E., and Hall, M. A. 2011. Data mining: Practical machine learning tools and techniques. Third edition. Amsterdam: Morgan Kaufmann.
- de Wolf, E. D., and Isard, S. A. 2007. Disease cycle approach to plant disease prediction. *Annu. Rev. Phytopathol.* 45:203–220.
- Zadoks, J. C., 1974. The role of epidemiology in modern phytopathology. *Phytopathology.* 64:918–923.
- Zadoks, J. C., and Schein, R. D. 1979. Epidemiology and plant disease management. Oxford University Press, New York.
- Zadoks, J. C. 1981. EPIPRE: A disease and pest management system for winter wheat developed in the Netherlands. *EPPO Bull.* 11:365–369.
- Zambolim, L. 2016. Current status and management of coffee leaf rust in Brazil. *Trop. Plant Pathol.* 41:1–8.
- Zambolim, L., Maciel-Zambolim, E., Vale, F. X. R., Pereira, A. A., Sakiyama, N. S., Caixeta, E. T. 2005. Physiological races of *Hemileia vastatrix* Berk. et Br. in Brazil: Physiological variability, current situation and future prospects. Pages 75-98 in: Durable Resistance to Coffee Leaf Rust. L. Zambolim, E. M. Zambolim, V. M. P. Várzea, eds.

Participations à des congrès

Identification des variables microclimatiques déterminant l'apparition des symptômes d'une maladie foliaire : cas de la rouille orangée du caféier.

Merle Isabelle, Tixier Philippe, Cilas Christian, Avelino Jacques. 2018. In: Book of abstracts of the Journées Jean Chevaugéon 2018. SFP, INRA. Aussois : SFP-INRA, Résumé, 31. Journées Jean Chevaugéon, Rencontres de phytopathologie-mycologie. 12, Aussois, France, 15 Janvier 2018/19 Janvier 2018.

Identification of microclimatic variables determining the appearance of the symptoms of a leaf disease: case of the coffee leaf rust.

Merle Isabelle, Tixier Philippe, Cilas Christian, Avelino Jacques. 2018. San José: IICA, Résumé, 16-17. AgMIP Global Workshop. 7, San José, Costa Rica, 24 Avril 2018/26 Avril 2018.

Estimating microclimate in agroforestry systems based on nearby full sun measures to forecast coffee rust development.

Merle Isabelle, Villarreyna Acuna Rogelio Antonio, Tixier Philippe, Ribeyre Fabienne, Cilas Christian, Avelino Jacques. 2019. In: 4th World Congress on Agroforestry. Book of abstracts. Dupraz Christian (ed.), Gosme Marie (ed.), Lawson Gerry (ed.). CIRAD, INRA, World Agroforestry, Agropolis International, MUSE. Montpellier: CIRAD-INRA, Résumé, p. 787. World Congress on Agroforestry. 4, Montpellier, France, 20 Mai 2019/22 Mai 2019.