Analyse et modélisation des effets des pratiques culturales sur les épidémies de mildiou de la pomme de terre. Adaptation du modèle SIPPOM (Simulator for Integrated Pathogen POpulation Management) au pathosystème

Toky Fanambinana Rakotonindraina

▶ **To cite this version:**

Toky Fanambinana Rakotonindraina. Analyse et modélisation des effets des pratiques culturales sur les épidémies de mildiou de la pomme de terre. Adaptation du modèle SIPPOM (Simulator for Integrated Pathogen POpulation Management) au pathosystème. Sciences agricoles. Institut National Polytechnique de Toulouse - INPT, 2012. Français. ⟨NNT : 2012INPT0147⟩. ⟨tel-04279740⟩

HAL Id: tel-04279740

https://theses.hal.science/tel-04279740v1

Submitted on 10 Nov 2023

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.

HAL Authorization

Université de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :
Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

Discipline ou spécialité :

Agrosystèmes, Ecosystèmes et Environnement

Présentée et soutenue par :
RAKOTONINDRAINA Toky Fanambinana

le : vendredi 14 décembre 2012

Titre :

Analyse et modélisation des effets des pratiques culturales sur les épidémies de mildiou de la pomme de terre. Adaptation du modèle SIPPOM (Simulator for Integrated Pathogen POpulation Management) au pathosystème

---

Ecole doctorale :
Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de recherche :
UMR INRA-ENSAT 1248 AGIR

Directeur(s) de Thèse :
Grégory DECHAMP-GUILLAUME, Professeur, INP-ENSAT
Jean-Noël AUBERTOT, Chargé de recherche, INRA (Co-directeur de thèse)

Rapporteurs :

Ivan SACHE, Chargé de recherche, HDR, INRA
Jacques WERY, Professeur, Montpellier SupAgro

Membre(s) du jury :

Marie-Hélène JEUFFROY, Directrice de recherche, INRA, Présidente du jury
Jean-Noël AUBERTOT, Chargé de recherche, INRA
Frédéric AUROUSSEAU, Ingénieur de recherche, COMITE NORD
Eric BONNEL, Directeur de recherche & Développement, GERMICOPA

… ny zavatra rehetra dia miara-miasa hahasoa …
… nefa tsy izaho, fa ny FAHASOAVAN'ANDRIAMANITRA no niara-niasa …
Romana toko fahavalo, andininy fahavalo amby roapolo
Korintianina voalohany toko fahadimy ambinifolo, andininy fahafolo

à Nasolo, ma chère épouse
et à Misantatra et Mikalo, mes enfants adorés

Nombreux sont ceux que je voudrais remercier pour m'avoir aidé et soutenu durant mes travaux de thèse. Je leur dédie cette page.

Je tiens tout d'abord à adresser mes profonds remerciements à Jean-Noël Aubertot et Jean-Eric Chauvin, qui ont bien voulu m'encadrer, me donner directives, conseils et soutiens durant mes travaux de thèse. Vous m'avez considérablement appris, tout en m'inculquant la rigueur et la précision scientifique, néanmoins dans une atmosphère sympathique et de bonne humeur. Vous avez été également, malgré vos nombreuses et multiples tâches professionnelles, toujours disponibles. Pour ces raisons, et pour ces bons moments passés ensemble au cours de cette période, je vous prie de trouver ici le témoignage de ma profonde gratitude la plus sincère.

Je tiens également à adresser mes profonds remerciements à Catherine Chatot, Roselyne Corbière, Hélène Raynal, Jean-Eric Chauvin et Jean-Noël Aubertot, sans qui cet ouvrage n'aurait jamais vu le jour. Je ne saurais mentionner les aides considérables que vous m'avez apportées, notamment pour les relectures et les corrections de ce manuscrit, je vous en suis sincèrement reconnaissant.

J'ai été particulièrement sensible au soutien moral et aux encouragements de tous, et en particulier de Catherine Chatot et de Jean-Noël Aubertot lors des passages à vide et des moments difficiles que j'ai connus vers la fin de ma thèse. Pour cela, je ne saurais que vous adresser toutes mes reconnaissances les plus profondes.

Par ailleurs, je tiens à remercier spécifiquement Catherine Chatot et Emmanuel Guillery qui se sont considérablement investis pour l'obtention des financements de cette thèse via une bourse Cifre issue d'une collaboration entre l'ACVNPT (Association des Créateurs de Variétés Nouvelles de Pomme de Terre) et l'Inra. Sans votre aimable intervention à tous les niveaux hiérarchiques, ce projet de thèse ne se serait jamais concrétisé, mes remerciements les plus sincères.

J'adresse également ma profonde gratitude à Grégory Dechamp-Guillaume, mon directeur de thèse, à Jacques-Eric Bergez, directeur de l'UMR Agir et Eric Justes, responsable de l'équipe Vasco, qui ont toujours veillé et ont fait en sorte que ce projet de thèse arrive à terme. Ils n'ont pas hésité à user de leur aimable notoriété pour cet objectif.

Je tiens aussi à remercier Catherine Chatot, Roselyne Corbière, Roland Pellé, Jean-Eric Chauvin, Yvon Pouliquen, Ludovic Dubois, Denis Gaucher, Frédérique Aurousseau, Bertrand Edern, Jo Petton, Mathilde Bodiou, Nicolas Mezencev et Pierre Perrin, qui m'ont apporté leur aide et sans qui je n'aurais pas pu récolter avec succès les données de terrain indispensables à l'aboutissement de mes travaux de thèse.

Je remercie également toute l'équipe de l'UMR BIA Toulouse, et en particulier Hélène Raynal qui m'a énormément aidé pour les travaux de programmation et d'implémentation informatique sur la plate-forme Record.

Une mention particulière à tous mes collègues doctorants : Clémentine, Pierre, Laurent, Lucie, Célia, Solenne, Julie, Jérôme, Marie-Hélène, Myriam, Hélène, Bochra, pour la bonne ambiance et les échanges quotidiens (scientifiques et autres). Je remercie également toutes les personnes de l'UMR Agir et en particulier Françoise, Geneviève, Maryse, Christel, Marina et Mathieu qui ont beaucoup contribué et avec plein de gentillesse, au bon déroulement de la thèse au sein de l'UMR mais également au bon déroulement des missions lors des déplacements.

Le dernier et non le moindre des mercis, je le dédie à toute ma famille (Dada sy Mama ary Tsiory, Dada sy Neny ary Mbola, Ngama sy Sahondra ary ny ankizy, Kiady sy Tendry ary ny ankizy, Josué sy Njara ary ny ankizy), merci d'être toujours là pour moi.

Remerciements ..... **i**

Table des matières ..... **ii**

Liste des tableaux ..... **v**

Liste des figures ..... **vi**

1. Introduction générale **1**

1.1. Contexte général de l'étude **1**
1.1.1. La pomme de terre dans le monde 1
1.1.2. La pomme de terre en France 3
1.1.3. Les enjeux socio-économiques et environnementaux actuels 4
1.2. Le pathosystème *Solanum tuberosum / Phytophthora infestans* **6**
1.2.1. La plante hôte 6
1.2.2. Le mildiou de la pomme de terre 8
1.2.2.1. Historique *8*
1.2.2.2. Conséquences agronomiques et conditions de développement de la maladie *9*
1.2.2.3. Symptômes *9*
1.2.3. L'agent pathogène: *Phytophthora infestans* 11
1.2.3.1. Taxonomie *11*
1.2.3.2. Cycle de développement *12*
1.2.3.3. Reproduction asexuée *13*
1.2.3.4. Reproduction sexuée *14*
1.2.3.5. Evolution des populations de Phytophthora infestans *14*
1.3. Les méthodes de lutte **15**
1.3.1. Prophylaxie et rotation 15
1.3.2. Lutte chimique 16
1.3.3. Lutte génétique 16
1.3.4. Lutte intégrée – les Outils d'Aide à la Décision (OAD) 17
1.4. Objectifs de la thèse **18**

2. De SIPPOM-WOSR à SIPPOM-de-terre : réalisation du modèle conceptuel **22**

2.1. SIPPOM et SIPPOM-WORS **22**
2.2. Adaptation de SIPPOM-WOSR au cas du mildiou de la pomme de terre **25**
2.2.1. Détermination des composants fonctionnels 25
2.2.2. Structure de SIPPOM-de-terre 25
2.3. Modules préexistants et modules à concevoir **27**
2.3.1. Modèle de culture 27
2.3.2. Modèle épidémiologique 33
2.3.3. Modèle de perte de rendement 49
2.3.4. Modèle de dispersion 49
2.3.5. Modèle de production d'inoculum primaire 52
2.3.6. Modèle génétique 52

3. VOLunteer POtato Numerical Estimator (VOLPONE), a model that simulates the dynamics of volunteer potato density and Leaf Area Index .. 56

3.1. Abstract ... 58
3.2. Introduction ... 59
3.3. Material and Methods ... 61
3.3.1. Basic principles of VOLPONE ... 61
3.3.2. VOLPONE's submodels ... 63
3.3.2.1. Potential volunteer potato density sub-model ... 63
3.3.2.2. Tuber vertical displacement sub-model ... 66
3.3.2.3. Soil temperature sub-model ... 67
3.3.2.4. Frosting sub-model ... 68
3.3.2.5. Herbicide sub-model ... 70
3.3.2.6. Plant growth regulator sub-model ... 70
3.3.2.7. Crop sequence sub-model ... 73
3.3.2.8. Waste pile management sub-model ... 73
3.3.2.9. Prediction of actual potato volunteer density ... 74
3.3.2.10. Prediction of LAI and biomass ... 74
3.4. Evaluation of Volpone's predictive quality ... 74
3.4.1. Independent evaluation of the predictive quality of sub-models ... 74
3.4.2. Determination of the number of quadrats to observe to achieve a given precision in the estimation of volunteer density ... 75
3.4.3. Assessment of the overall predictive quality of VOLPONE ... 75
3.4.3.1. Brittany ... 76
3.4.3.2. Nord Pas-de-Calais and Picardy ... 76
3.4.3.3. Volunteer density assessment and measured variables ... 76
3.4.4. Criteria used to characterise the predictive quality of VOLPONE ... 77
3.5. Results ... 79
3.5.1. Evaluation of the predictive quality of the tuber vertical displacement sub-model ... 79
3.5.2. Evaluation of the soil temperature sub-model ... 80
3.5.3. Evaluation of the predictive quality of the simple geometrical relationship that predicts mass tuber as a function of caliber ... 80
3.5.4. Determination of the number of quadrats to be observed prior to assessing volunteer density ... 81
3.5.5. Assessment of potato volunteer density ... 82
3.5.5.1. In fields (Brittany region) ... 82
3.5.5.2. In waste piles (Picardy and Nord Pas-de-Calais regions) ... 82
3.5.6. Evaluation of the predictive quality of VOLPONE ... 83
3.6. Discussion ... 84
3.6.1. Observed volunteer potato densities ... 84
3.6.2. VOLPONE ... 84
3.6.3. Conclusions ... 85
3.7. Acknowledgements ... 86

4. Modeling of yield losses caused by potato late blight on eight cultivars with different levels of resistance to *Phytophthora infestans*..... 87

4.1. Abstract..... 89
4.2. Materials and Methods..... 91
4.2.1. Experiment details..... 91
4.2.2. Yield loss modeling..... 94
4.2.3. Statistical analysis..... 97
4.3. Results..... 99
4.3.1. Temporal dynamics of potato late blight..... 99
4.3.2. Bulking duration..... 100
4.3.3. Relative yield losses..... 100
4.3.4. Evaluation of the predictive quality of the Shtienberg's model..... 102
4.4. Discussion..... 103
4.5. Acknowledgements..... 105

5. Exemple de simulations réalisées à l'aide du modèle SIPPOM-de-terre..... 108

5.1. Introduction..... 108
5.2. Matériels et méthodes..... 108
5.2.1. Description de la plate-forme RECORD..... 108
5.2.2. Passage du modèle conceptuel SIPPOM-de-terre au simulateur informatique restreint à l'échelle de la parcelle : Prototype 1..... 109
5.2.3. Le passage à l'échelle du territoire : Simulateur prototype 2..... 112
5.2.4. Plan d'expérience utilisé pour les simulations..... 115
5.3. Résultats..... 121
5.4. Discussions..... 125

6. Discussions / Conclusion..... 127

6.1. Avancées obtenues au cours de la thèse (2009-2012)..... 127
6.1.1. Développement de SIPPOM-de-terre (SIPPOM-Potato)..... 127
6.1.2. Evaluation de SIPPOM-de-terre (SIPPOM-Potato)..... 130
6.1.3. Protection intégrée/raisonnée de la culture de pomme de terre..... 130
6.2. Perspectives..... 131
6.2.1. Perspectives scientifiques..... 131
6.2.2. Perspectives de valorisation..... 133
6.3. Partie conclusive..... 134

Références bibliographiques..... 136

Abstract..... 148

Résumé..... 149

Liste des tableaux

Chapitre 1

Tableau 1.1 Les principaux producteurs et consommateurs de pomme de terre dans le monde (FAOSTAT, 2012) 2
Tableau 1.2 Contexte environnemental de plusieurs bassins de production français 6
Tableau 1.3 Classification de *Phytophthora infestans*, Source: Agrios, 1997 11

Chapitre 2

Tableau 2.1 Exemples de modèles de culture développés pour la culture de la pomme de terre 28
Tableau 2.2 Acronymes et description des composantes de SPUDGRO de Johnson *et al.* (1986) 32
Tableau 2.3 Acronymes et description des composantes de Milsol (Ladeveze, 1988)..... 47
Tableau 2.4 Symboles et description des variables du modèle de Scherm (1996) 49
Tableau 2.5 Vitesse de propagation des spores..... 50
Tableau 2.6 Représentation de la relation gène pour gène (d'après Flor ; 1971)**.** 54

Chapitre 3

Table 3.1 Dimension and meaning of symbols in Equation 3.1 64
Table 3.2 Number of eyes per tuber, coefficient multipliers and proportion of tubers. 64
Table 3.3 Origin of observed data used in Volpone 65
Table 3.4 Observed data used in the evaluation of the predictive quality of VOLPONE 78

Chapitre 4

Table 4.1 Visual assessment key used to estimate disease severity in observed data (Large, 1952)..... 93
Table 4.2 Input variables, state variables and output variable of the model developed by Shtienberg *et al.* (1990). 95
Table 4.3 Parameter values used in the Shtienberg yield loss model 95
Table 4.4 Relative yield losses associated on the eight cultivars types and levels of resistance over the four years of experiment..... 106

Chapitre 5

Table 5.1 Les différentes modalités du plan de simulation 119
Table 5.2 Etat d'avancement des principaux modules de SIPPOM-de-terre 120
Table 5.3 Coefficient de réduction du rendement simulé par scénario 123

Liste des figures

Chapitre 1

Figure 1.1 Evolution comparée de la production de pommes de terre en tonnes dans les pays développés et les pays en voie de développement. 3
Figure 1.2 Cycle végétatif de la pomme de terre (*in* Soltner, 1999) 7
Figure 1.3 Symptômes du mildiou de la pomme de terre. 10
Figure 1.4 Cycle biologique de *Phytophthora infestans*. 12

Chapitre 2

Figure 2.1 Schéma conceptuel de SIPPOM.. 22
Figure 2.2 Schéma conceptuel de SIPPOM-WOSR (Lô-Pelzer *et al.*, 2010a).. 23
Figure 2.3 Diagramme fonctionnel de SIPPOM adapté au mildiou de la pomme de terre sur la plate-forme RECORD 26
Figure 2.4 Diagramme de Forrester de Spudgro (Johnson *et al.*, 1986).. 33
Figure 2.5 Modèles et outils d'aide à la décision pour lutter contre le mildiou de la pomme de terre utilisés en Europe (Gaucher, 2001)..... 34
Figure 2.6 Echelle de gravité des contaminations au sein du couvert végétal. 36
Figure 2.7 Taux d'incubation en fonction de la température moyenne journalière.. 36
Figure 2.8 Taux de développement des spores en fonction de la température..... 37
Figure 2.9 Taux de contamination en fonction du degré de développement des spores. 39
Figure 2.10 Taux de survie en fonction du degré de développement des spores 40
Figure 2.11 Taux d'incubation des mycéliums en fonction de la température 41
Figure 2.12 Capacité de sporulation en fonction du degré de développement du mycélium.. 42
Figure 2.13 Taux de développement de la sporulation en fonction de la température horaire 44
Figure 2.14 Activité de sporulation en fonction du développement de la sporulation..... 45
Figure 2.15 Diagramme de Forrester du modèle Milsol (Ladeveze, 1988).. 46
Figure 2.16 Diagramme de Forrester du modèle de dispersion de Scherm (1996).. 50
Figure 2.17 Dispersion avec le modèle de Scherm (1996)..... 51
Figure 2.18 Dépôt de spores sur un pixel cible à partir d'un pixel source. 52

Chapitre 3

Figure 3.1 Functional diagram of Volpone. 62
Figure 3.2 Relationship between tuber survival rate to frosting and thermal time value..... 69
Figure 3.3 Tuber survival rate after plant growth regulator application as a function of tuber mass.. 72
Figure 3.4 Distribution of tubers in each soil horizon after the mode of tillage 79
Figure 3.5 Observed and predicted tuber biomass as a function of caliber..... 80
Figure 3.6 Simulated graphs for sample size according volunteer densities..... 81
Figure 3.7 Observed versus potato volunteer density simulated by VOLPONE.. 83

Chapitre 4

Figure 4.1 Percentage of leaf area injured by potato late blight for eight cultivars in a four year experiment conducted at the Inra Ploudaniel station (Brittany, France). 98
Figure 4.2 Bulking duration for eight cultivars in the four year experiment conducted at the Inra Ploudaniel station (Brittany, France). 101
Figure 4.3 Relative yield losses observed for eight cultivars.. 101
Figure 4.4 Comparison of the relative yield losses predicted by the model of Shtienberg *et al.* (1990) and the relative yield losses observed. 103
Figure 4.5 Residuals analysis of relative yield loss of late blight in Ploudaniel. 107

Chapitre 5

Figure 5.1 Périmètre du prototype 1 par rapport au modèle conceptuel SIPPOM-de-terre .. 110
Figure 5.2 Visualisation du système dans l'interface graphique gvle de la plate-forme 110
Figure 5.3 Visualisation du sous-système « Parcelle » dans l'interface graphique de la plate-forme RECORD. 112
Figure 5.4 Visualisation du parcellaire d'application du prototype 2. 113
Figure 5.5 Visualisation du prototype 2, dans l'interface graphique de gvle. 115
Figure 5.6 Pluviométrie et température moyenne pendant les 3 années considérées. 117
Figure 5.7 Proportion de surface mildiousée (scénario 1) sur la variété de référence Bintje et la variété moins sensible 121
Figure 5.8 Proportion de surface mildiousée (scénario 2) sur la variété de référence Bintje et la variété moins sensible 121
Figure 5.9 Proportion de surface mildiousée (scénario 3) sur la variété de référence Bintje et la variété moins sensible 122
Figure 5.10 Proportion de surface mildiousée (scénario 4) sur la variété de référence Bintje et la variété moins sensible 122
Figure 5.11 Quantités d'inoculum primaire pour les jours de simulation suivant la levée.... 123

1. Introduction générale

1.1. Contexte général de l'étude

1.1.1. La pomme de terre dans le monde

La culture de la pomme de terre est l'une des principales cultures alimentaires mondiales occupant le troisième rang après le riz (696 Mt) et le blé (653 Mt), avec une production mondiale d'environ 325 millions de tonnes en 2010 (FAOSTAT, 2012). Il faut mentionner que la production, en tonnage de la canne à sucre et du maïs, est plus importante avec 1711 Mt et 840 Mt récoltées respectivement, mais une grande partie de ces récoltes est utilisée pour la transformation industrielle (biocarburants) ou l'alimentation animale.

La pomme de terre peut être cultivée dans toutes les régions du monde. La surface cultivée en pomme de terre est estimée à près de 19 millions d'hectares en 2010 (FAOSTAT, 2012). Jusqu'au début des années 90, la production et la consommation de pommes de terre étaient surtout attribuées à l'Europe (y compris les pays de l'ex-Union soviétique) et à l'Amérique du Nord. Depuis lors, le secteur de la pomme de terre a bien évolué car on a pu constater une forte émergence de la production et de la demande de pommes de terre venant d'Asie, d'Afrique et d'Amérique Latine. La production de ces pays en développement est passée de moins de 30 millions de tonnes au début des années 60 à plus de 188 millions de tonnes en 2010. La production de la pomme de terre du monde en développement a dépassé pour la première fois celle du monde développé en 2005 (Figure 1.1). L'Asie et l'Europe sont devenues les principales régions productrices de pommes de terre fournissant un peu plus de 80% de la production mondiale (exprimées en tonnes) en 2010. La progression vient notamment des nouveaux pays émergents tels que la Chine et l'Inde où quasiment un tiers de tous les tubercules sont désormais récoltés. La Chine est devenue le premier producteur mondial de pommes de terre. L'Asie consomme près de la moitié de la production mondiale de pommes de terre (Tableau 1.1). Cependant, quand la consommation est rapportée au nombre d'habitants, ce sont toujours les Européens qui se retrouvent de loin au premier rang des consommateurs de pommes de terre avec près de 87 kg par habitant et par an.

Tableau 1.1 Les principaux producteurs et consommateurs de pomme de terre dans le monde (FAOSTAT, 2012)

Principaux producteurs (2010)		**Principaux consommateurs (2005)**			
Pays	**Quantité (tonnes)**	**Pays**	**Quantité (tonnes)**	**Pays**	**Quantité (kg/habitant)**
Chine	74 799 084	Chine	47 594 193	Bélarus	181
Inde	36 577 300	Inde	17 380 730	Ukraine	136
Fédération de Russie	21 140 500	Fédération de Russie	18 828 000	Kirghizistan	143
Ukraine	18 705 000	Ukraine	6 380 850	Pologne	131
Etats-Unis	18 337 500	Etats-Unis	17 105 000	Fédération de Russie	131
Allemagne	10 201 900	Allemagne	5 572 000	Lituanie	116
Pologne	8 765 960	Royaume-Uni	6 169 000	Rwanda	125
Bangladesh	7 930 000	Pologne	5 000 000	Lettonie	114
Bélarus	7 831 110	Iran (Rép. isamique)	3 991 142	Royaume-Uni	102
France	7 216 210				
Pays-Bas	6 843 530				
Royaume-Uni	6 056 000				

Aujourd'hui, la culture de la pomme de terre prend une importance économique et géostratégique majeure car elle peut contribuer à apporter une réponse à la pénurie des denrées alimentaires dans certaines régions du monde, la pomme de terre étant la culture ayant un rendement potentiel à l'hectare (en tonnes de produit frais) le plus élevé de toutes les cultures. Elle est également utilisée dans d'autres domaines comme par exemple la chimie, la pharmacie ou la papeterie.

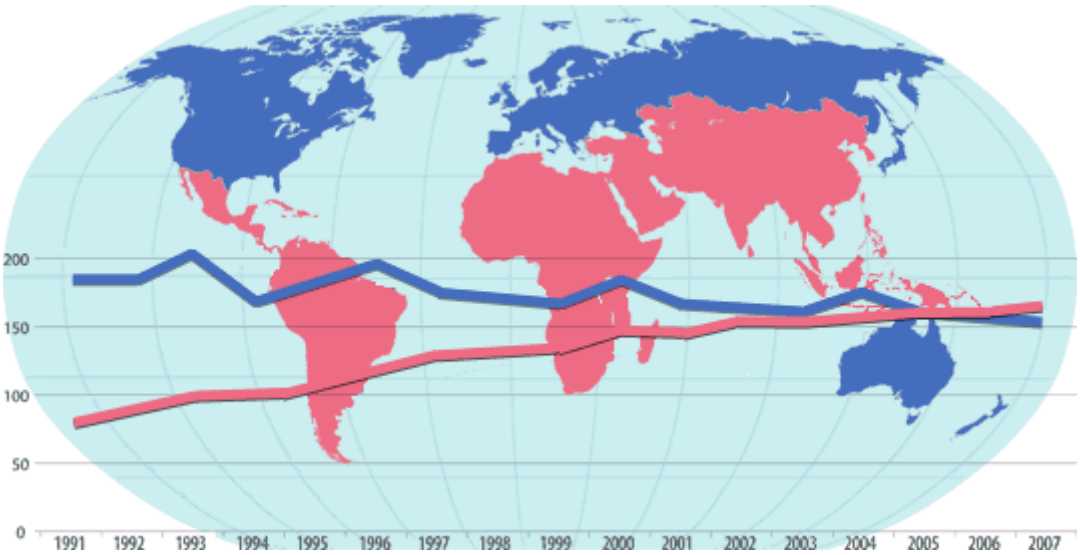

Figure 1.1 Evolution comparée de la production de pommes de terre en tonnes dans les pays développés et les pays en voie de développement.

(Source : FAOSTAT http://www.potato2008.org/fr/monde/index.html)

1.1.2. La pomme de terre en France

On distingue en France trois types de productions : la pomme de terre de consommation (primeurs et conservation) destinée au marché du frais ou à la transformation pour l'alimentation humaine (frites, chips, flocons), la pomme de terre féculière destinée à la transformation industrielle en fécule, aux utilisations multiples (chimie, pharmacie, papeterie, biocarburants…) et enfin, la pomme de terre de semence ou plant. La production totale a atteint 7,2 Mt sur 168 000 ha en 2010 (FAOSTAT, 2012).

La France est le premier exportateur mondial de pommes de terre de consommation devant l'Allemagne et le second exportateur de plants de pommes de terre derrière les Pays-Bas avec une balance commerciale largement excédentaire.

Sur le marché intérieur, 1 million de tonnes est destiné aux industries de transformation et près de 2 millions de tonnes au marché du frais ; 105 000 ha sont plantés en pommes de terre de conservation ce qui représente une baisse sensible des surfaces mais on observe un maintien des tonnages produits du fait de la hausse des rendements. Il y a environ 25 000 producteurs de pommes de terre en France, dont 10 000 pour lesquels c'est une culture importante.

Environ 190 000 tonnes de pommes de terre primeurs sont produites chaque année dans les différentes régions de production françaises mais cette production est en net déclin depuis quelques années avec des surfaces plantées qui ont diminué de 30% en 10 ans du fait de la forte concurrence des pays méditerranéens bénéficiant de conditions climatiques plus clémentes.

La production de plants de pommes de terre est en revanche un secteur en bonne santé : plus de 350 variétés multipliées pour le marché intérieur ou l'export, un plant français dont la qualité est internationalement reconnue, une production de 450 000 tonnes sur 17 000 ha, des exportations en hausse régulière depuis 5 ans avec une balance commerciale excédentaire de plus de 50 M€ en 2011 (source GNIS). Cette production de plants français a encore des marges de progrès car la demande actuelle est supérieure aux possibilités de production, du fait notamment de la difficulté de trouver des nouveaux producteurs suffisamment motivés.

1.1.3. Les enjeux socio-économiques et environnementaux actuels

Parce qu'elle peut être cultivée sous une grande diversité de conditions pédo-climatiques et parce qu'elle est multipliée par voie végétative, la pomme de terre est potentiellement exposée, tout au long de son cycle de production, à un très large cortège de bio-agresseurs (nématodes, insectes, cryptogames, bactéries, virus...) et la lutte contre le mildiou, *P. infestans*, reste un des enjeux majeurs de cette culture.

Face à cette réalité, la filière française a depuis plusieurs décennies déployé de nombreux efforts en matière de protection phytosanitaire associés à un niveau de technicité très élevé pour l'ensemble des opérateurs tout prenant en compte les demandes sociétales grandissantes.

Ainsi, le modèle pomme de terre et son bioagresseur, *P infestans*, ont fait l'objet d'études approfondies dans le cadre du projet européen ENDURE (http://www.endure-network.eu/fr/), notamment ; c'est une des illustrations de la mise en place de projets européens suite aux récentes directives européennes (*e.g.* Directive 2009/128 EC).

En France, les effets nocifs de l'emploi des pesticides sur la santé des utilisateurs et sur l'environnement amènent aujourd'hui à les utiliser d'une façon plus raisonnée. En effet, le plan national Ecophyto 2018 (http://agriculture.gouv.fr/ecophyto), mis en place par le ministère de l'agriculture et de la pêche à la suite du Grenelle de l'environnement, vise à réduire de 50 % l'usage des produits phytosanitaires en agriculture, à l'horizon 2018, si possible. Il s'agit à la fois de réduire l'usage de ces produits et de limiter l'impact de ceux qui resteront indispensables pour protéger les cultures des maladies, des adventices et des ravageurs. Il apparaît alors essentiel de proposer des stratégies de gestion durable de la maladie, moins dépendantes de l'utilisation des pesticides.

Le travail de thèse décrit dans le présent manuscrit s'inscrit dans ce contexte. L'enjeu du complexe parasitaire pomme de terre / *P. infestans* a été étudié avec plus de précision dans quelques bassins de production français dans lesquels les effets de conditions climatologiques associées à des pratiques culturales étaient très contrastés. Le tableau 1.2 précise les caractéristiques des bassins de production où un travail de collecte de données de terrain a été réalisé.

Tableau 1.2 Contexte environnemental de plusieurs bassins de production français

(Source : Pomme de terre hebdo – N°1004, 16 juin 2012 ; Bulletin Technique Bretagne Plants, Août 2011)

		Contribution à la sole française emblavée en pomme de terre (%) Données [(1)]	**Rotation**	**Taille du parcellaire (par exploitation)**	**Climat**	**Recours à l'irrigation**
Bretagne (Régions côtières)	Primeur	1 %	< 2 ans	1.5 ha	Océanique (hivers doux)	non
Bretagne (Zone plus continentale)	Plant certifié	4 %	> 5ans	4.5 ha	Océanique (hivers doux)	non
Picardie	- Primeur - Conservation - Industrie (frite, chips, fécule)	< 1 % 20 %	2-3 ans	> 20 ha	Océanique frais - continental vers l'Est	oui
Nord-Pas de Calais	- Primeur - Conservation - Industrie (frite, chips, fécule)	1 % 30 %	2-3 ans	>12 ha	Tempéré-continental (hivers froids)	oui

[(1)] : Données 2011 hors pomme de terre d'industrie et fécule

1.2. Le pathosystème *Solanum tuberosum / Phytophthora infestans*

1.2.1. La plante hôte

La pomme de terre (*Solanum tuberosum*) est une plante cultivée pour ses organes de réserve (tubercules) riches en substances nutritives, majoritairement glucidiques (amidon). Elle appartient à la famille des Solanacées. Des études archéologiques sur des restes d'alimentation dans les Andes péruviennes attestent que la pomme de terre est originaire de cette région et qu'elle y a été initialement domestiquée il y a au moins 9000 ans (Spire et Rousselle, 1996). Elle a été par la suite répandue à travers le monde lors des retours des conquistadors espagnols dans le vieux monde.

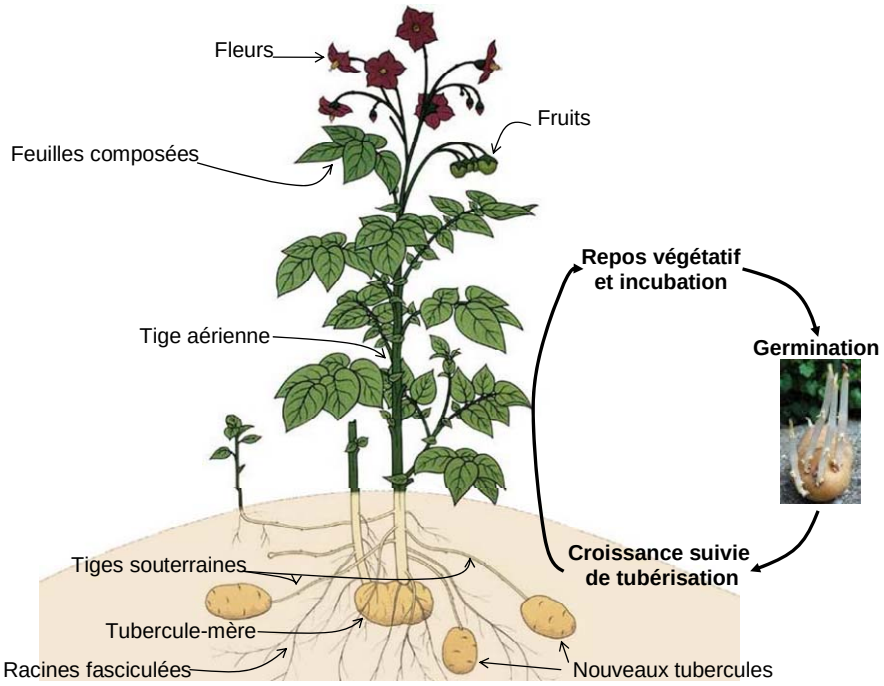

Figure 1.2 Cycle végétatif de la pomme de terre (*in* Soltner, 1999)

La pomme de terre est une plante annuelle dont le cycle peut être divisé en trois phases (Figure 1.2) :

La première phase consiste en la croissance des germes à la sortie du repos végétatif d'un tubercule. Ces germes se transforment en tiges feuillées et en rameaux dans la partie aérienne, et en stolons dans la partie souterraine.

Quand les stolons arrêtent de s'allonger, la plante rentre dans la phase de tubérisation. Il y a grossissement des ébauches de tubercules du fait du transfert vers la partie souterraine de la plante des substances de réserve synthétisées au niveau du feuillage. A la sénescence de la plante (dessèchement total du système aérien), il y a arrêt de grossissement et maturation des tubercules qui sont prêts à être récoltés.

Après la récolte, les tubercules entrent dans un état de repos végétatif durant lequel leurs bourgeons sont incapables, même en conditions favorables, de croître pour germer. Quand cet état de dormance est levé, les tubercules vont germer : c'est la germination qui annonce le début d'un autre cycle végétatif.

1.2.2. Le mildiou de la pomme de terre

Le mildiou de la pomme de terre, causé par *Phytophthora infestans* (Montagne) de Bary, est l'une des maladies les plus redoutables de cette culture. Elle est présente partout dans le monde là où la culture de la pomme de terre existe et aujourd'hui encore, elle reste le principal facteur limitant à l'échelle mondiale (Duvauchelle et Andrivon, 1996). Elle peut également causer des dommages sur d'autres Solanacées sauvages et cultivées, en particulier sur tomate (*Solanum lycopersicum L.*) (Turkensteen, 1978). Sur pomme de terre, le mildiou peut détruire une culture entière en moins de deux semaines, les pertes de rendements atteignent alors 100% (Gaucher *et al.*, 1998). Il est important de souligner que les conséquences des attaques diffèrent selon la période où elles interviennent dans le cycle de la culture. En effet, les attaques précoces perturbent la photosynthèse et affectent ainsi la formation des tubercules, ce qui provoque une perte partielle ou totale de rendement. En revanche, les attaques tardives affectent plutôt la qualité des tubercules (Radtke et Rieckmann, 1991) pouvant entraîner leur destruction lors du stockage.

1.2.2.1. Historique

Récemment, des recherches concernant l'histoire généalogique du mildiou ont montré que le mildiou actuel dériverait de populations des Andes, du Pérou et de l'Equateur (Gómez-Alpizar *et al.*, 2007). D'autres auteurs pensent que le centre d'origine de la maladie serait la vallée de la Toluca au Mexique (Grünwald et Flier, 2005), où la diversité des populations de *P. infestans* est maximale.

Rares sont les maladies des plantes qui, comme le mildiou de la pomme de terre, ont autant marqué l'histoire. *P. infestans* a été observé pour la première fois en Europe en 1832 près de Hanovre, mais c'est au mois de juin 1845 dans les Flandres belges que la maladie prend réellement un caractère épidémique. La maladie progresse alors de 100 à 200 km par mois si bien qu'elle atteint, à la mi-octobre, le sud de la France, l'Ecosse, l'Irlande, la Scandinavie et la Prusse. Entre 1846 et 1851, les dégâts de ce bioagresseur sur les cultures irlandaises et la famine qui s'en suivit ont provoqué la mort d'un million d'Irlandais et l'exode d'un autre million vers le continent américain. Ainsi peu de maladies sont aussi célèbres et ont eu une influence aussi profonde et durable sur le destin d'un peuple que le mildiou de la pomme de terre (Andrivon, 1996).

Aujourd'hui encore, le mildiou reste le principal facteur limitant de la culture de la pomme de terre à l'échelle mondiale. La maladie apparaît chaque année dans presque toutes les régions productrices de pomme de terre du monde où elle entraîne parfois une perte totale de la production.

1.2.2.2. Conséquences agronomiques et conditions de développement de la maladie

Le mildiou peut toucher tous les organes de la plante, sauf les racines. Mais toutes les attaques n'ont pas les mêmes conséquences sur le rendement : les attaques précoces induisent surtout une diminution de la photosynthèse pendant la phase de tubérisation empêchant la formation ou le grossissement des tubercules, alors que les attaques tardives conduisent à une baisse de la qualité des tubercules (Radtke et Rieckmann, 1991) engendrant des pertes en conservation, des surcoûts de triage et souvent une chute des prix de vente.

L'installation et l'évolution de la maladie sont très largement déterminées par les conditions climatiques, notamment l'humidité et la température (Harrison, 1992). Dans les conditions optimales de développement de l'agent pathogène, la durée totale du cycle infectieux est de 3 à 5 jours. Les conditions environnementales nécessaires à l'installation de l'agent pathogène (16-22°C et l'humidité relative supérieure à 90 %) sont souvent atteintes dans les grands bassins de production français et notamment en Bretagne et dans le Nord de la France. La brièveté du cycle infectieux (3 à 5 jours) et la quantité importante d'inoculum secondaire produite (quantité de spores multipliée par 100 à chaque génération) expliquent le développement très rapide de la maladie (Lebreton *et al.*, 1998).

1.2.2.3. Symptômes

Les symptômes de mildiou peuvent être observés sur l'ensemble des organes de la pomme de terre: jeunes pousses (foyers primaires), feuilles et pétioles (à tous les stades de l'épidémie), bouquets terminaux et tiges (surtout lors d'attaques précoces mais également durant l'épidémie) et enfin les tubercules. Les figures 1.3 (A ;B ;C ;D ;E ;F ;G ;H ;I ;J) illustrent les nécroses de mildiou sur les différents organes de la plante.

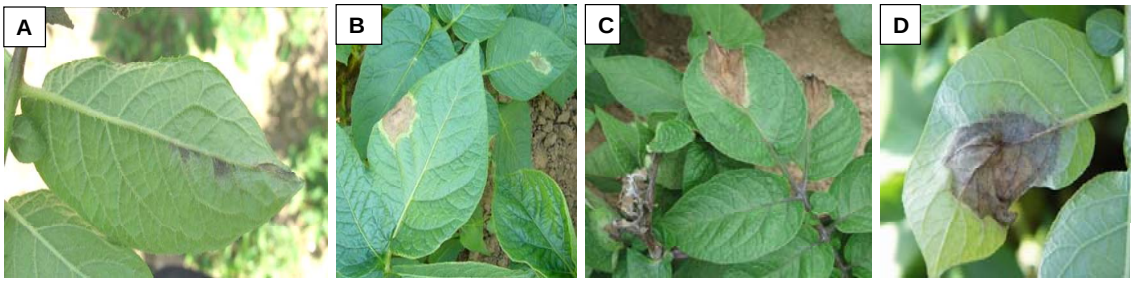

Figure 1.3 A, B, C, D Symptômes sur feuilles, les premiers symptômes sont des taches décolorées, d'aspect huileux qui grandissent et brunissent rapidement, en s'entourant d'un liseré clair à la face supérieure du limbe. Les spores asexuées de *P. infestans* se développent sur la face inférieure des folioles, à la périphérie de la zone nécrosée (Photographies : R. Corbière – Inra –Le Rheu).

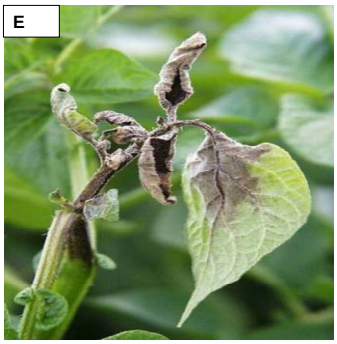

Figure 1.3 E Symptôme au niveau des bouquets terminaux, les attaques se manifestent par un brunissement et un recroquevillement des feuilles apicales (Photographie : R. Corbière – Inra –Le Rheu).

Figure 1.3 F Symptômes sur tige, se manifestant par l'apparition de nécroses brun-violacées, avec une forte sporulation par temps humide (Photographies : R. Corbière – Inra –Le Rheu).

Figure 1.3 G Symptôme sur tubercules, des tâches superficielles / irrégulières sont observées. Elles sont gris bleuâtres, violacées / brunes à l'extérieur et d'une couleur rouille à l'intérieur.

Figures 1.3 H, I, J Symptômes au champ, les plantes attaquées sont noirâtres, comme si elles étaient brûlées (Photographies : R. Corbière – Inra –Le Rheu).

1.2.3. L'agent pathogène: *Phytophthora infestans*

1.2.3.1. Taxonomie

Longtemps assimilé à un champignon, des études génétiques ont montré que *P. infestans* est en fait un Oomycète (Tableau 1.3). Taxonomiquement, les Oomycètes sont des Stramenopiles et sont donc phylogénétiquement plus proches des algues brunes que des champignons supérieurs. Le génome de *P. infestans* a une taille très importante, de 240 mégabases et sa plasticité peut contribuer à faire émerger de nouveaux traits de virulence (Raffaele et Kamoun, 2012).

Tableau 1.3 Classification de *Phytophthora infestans*, Source: Agrios, 1997

Classification	**Nom**
Règne	Stramenopila
Phylum	Oomycota
Classe	Oomycete
Ordre	Peronosporales
Famille	Pythiacées
Genre	*Phytophthora*
Espèce	*infestans*

P. infestans se comporte dans la nature comme un biotrophe[1] obligatoire, sans capacité de survie saprophyte[2] (Andrivon, 1995), mais il peut néanmoins être isolé et cultivé en milieu de culture artificiel.

[1] *Biotrophie : Modalité de nutrition qui exige une cellule vivante et métaboliquement active comme source d'éléments nutritifs.*

[2] *Saprophyte : Organisme qui se nourrit de matière organique morte.*

1.2.3.2. Cycle de développement

Les principales phases du cycle de développement du parasite et de la maladie sur pomme de terre sont présentées sur la figure 1.4. Il présente deux formes de reproduction, asexuée et sexuée.

Un cycle de la maladie (monocycle) correspond à la période qui s'écoule entre deux générations de spores, de l'infection à la production d'une nouvelle génération de spores. Ce cycle se décompose lui-même en plusieurs étapes : la période d'incubation qui correspond au laps de temps qui s'écoule entre l'infection et l'apparition des premiers symptômes et la période de latence qui correspond au laps de temps entre l'infection et la production de nouvelles spores. La dispersion des spores asexuées par le vent ou la pluie forme le point de départ d'une épidémie de mildiou. Les épidémies de mildiou sont dites polycycliques, car elles sont causées par la récurrence et la juxtaposition des monocycles (Lepoivre, 2003).

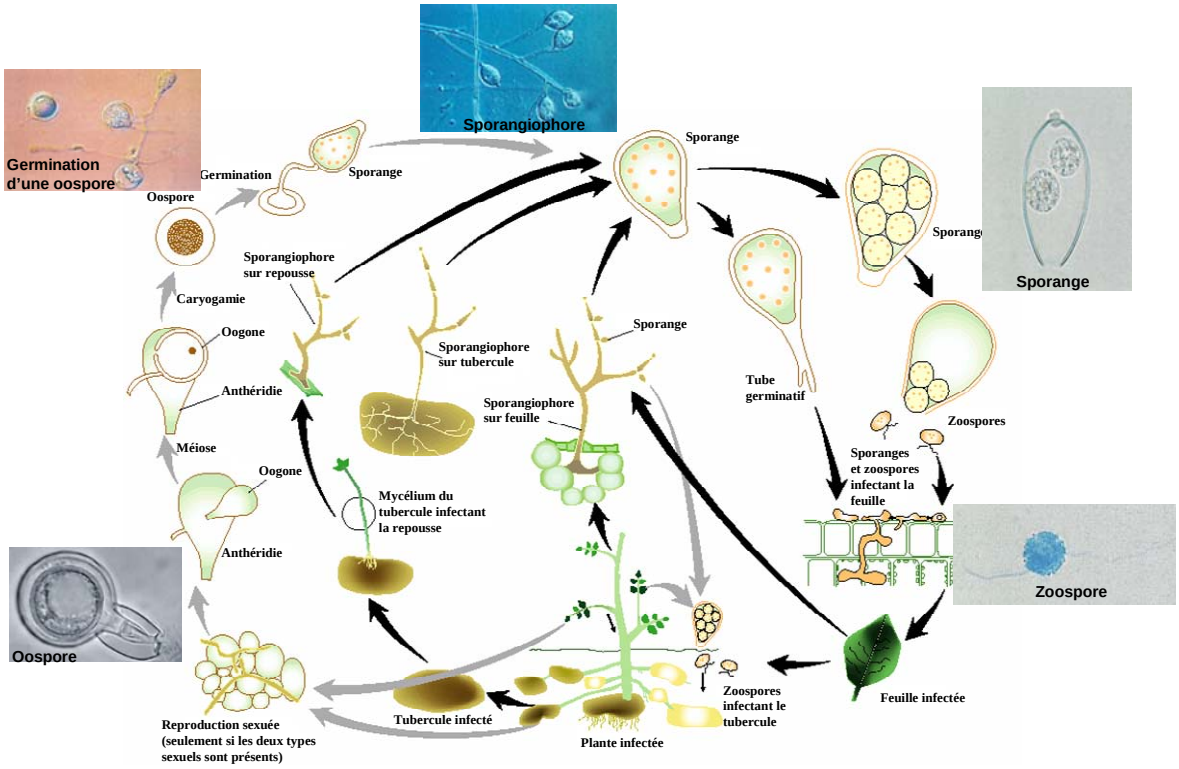

Figure 1.4 Cycle biologique de *Phytophthora infestans* d'après http://www.eucablight.org.

La courte durée d'un monocycle, souvent amplifiée par une production importante de spores asexuées, fait que l'épidémie de mildiou peut être très rapide : elle est qualifiée d'explosive. La dispersion locale des spores asexuées permet l'apparition de foyers de mildiou à l'échelle

de la parcelle. Elle est favorisée par l'effet 'splashing' (eau libre, dissémination de bas en haut) qui permet ainsi un transport complémentaire des spores asexuées outre l'action du vent et de la pesanteur. Mais le principal agent de dispersion de *P. infestans* est le vent (Hirst, 1953) assurant ainsi l'extension de la maladie au-delà de la parcelle. L'épidémie peut être ainsi qualifiée de régionale, car les spores de contamination peuvent être transportées jusqu'à 11 km de distance des foyers primaires (Spijkerboer *et al.*, 2002; van der Zaag, 1956).

1.2.3.3. Reproduction asexuée

P. infestans se caractérise par un cycle majoritairement aérien. Le mycélium se développe dans les tissus de l'hôte (organes aériens et tubercules) et produit, à leur surface, des sporangiophores sur lesquels se forment des sporanges. Ces sporanges, typiques de la reproduction asexuée, peuvent se disperser par voie aérienne ou par l'eau et atteindre ainsi le feuillage de plantes voisines (Medina et Platt, 1999).

Il faut un taux d'humidité relative supérieur à 90 % et une température comprise entre 3 et 26°C (optimum à 21 °C) pour que la sporulation ait lieu (Crosier, 1934; Harrison, 1992). La durée de vie des sporanges en dehors du tissu hôte est relativement courte (quelques heures à quelques jours). Sur des tissus hôtes sensibles, ils peuvent germer directement (température optimale de 24°C) et on parle de germination directe, tandis qu'autour de 12 °C, ils forment environ 10 à 12 zoospores biflagellées qui se déplacent en nageant dans l'eau libre avant de s'enkyster, puis de former un tube germinatif (germination indirecte). Le tube germinatif (germination directe et indirecte) pénètre directement dans la plante hôte par les stomates ou forme d'abord un appressorium, qui facilite la pénétration de l'hyphe dans les tissus. À l'intérieur de la plante, le mycélium se développe dans les espaces intercellulaires et dans les cellules. Il forme des haustories qui pénètrent dans les cellules ; la température optimale pour la pénétration est de 21°C. Ces filaments mycéliens forment à leur tour des sporangiophores qui donnent naissance à de nouveaux sporanges en tant qu'inoculum secondaire, à l'extérieur des tissus. Cette phase correspond à la sporulation et a lieu sur feuilles, uniquement à leur face inférieure, sur tiges ou sur tubercules.

En fin de culture ou en cas de pluies, les sporanges peuvent tomber directement sur le sol en absence de surface foliaire disponible et sont entraînés par ruissellement d'eau jusqu'aux tubercules, assurant ainsi l'infection de ces derniers. Le parasite pénètre dans les tubercules

par les lenticelles ou par des blessures, forme un mycélium et constitue une forme de conservation de l'agent pathogène pendant l'hiver et redémarre l'année suivante : soit par les repousses, avec des tubercules infectés laissés dans le sol pendant tout l'hiver ou dans les tas de déchets, les écarts de triage, soit par des tubercules infectés, sans symptôme visible, plantés l'année suivante. Dans les régions à climat tempéré, comme en France, *P. infestans* se conserve principalement d'une année à l'autre par l'intermédiaire de mycélium dans les tubercules vivants malades restés dans le sol ou bien dans les tas de déchets restés à côté des champs.

1.2.3.4. Reproduction sexuée

Le mildiou se caractérise aussi par un cycle de reproduction sexuée. *P. infestans* est un organisme hétérothallique, avec deux types de compatibilité sexuelle, A1 et A2. Ces deux types sexuels A1 et A2 produisent l'un et l'autre des sporanges servant à la reproduction asexuée.

Lorsque des mycéliums de types sexuels différents se rencontrent, ils forment des oogones et des anthéridies, donnant naissance à des spores sexuées, les oospores. Ces oospores, sont sphériques et ont une paroi épaisse. Leur durée de vie en dehors du tissu hôte est relativement longue (quelques semaines à plusieurs années). Ces oospores sont ainsi capables de se maintenir plusieurs années au champ et de réinfecter ensuite une culture de pomme de terre (Drenth *et al.*, 1995). Lorsqu'elles germent, les oospores forment un tube germinatif à l'extrémité duquel apparaît un sporange, qui germe à son tour soit directement, soit après avoir formé des zoospores.

1.2.3.5. Evolution des populations de Phytophthora infestans

Les méthodes de lutte adoptées contre les bioagresseurs (utilisation de variétés résistantes et application de fongicides), mais aussi les pratiques culturales (rotations, fertilisation, irrigation) provoquent des changements importants dans des écosystèmes. Les populations de *P. infestans* présentent une capacité à évoluer et à s'adapter rapidement à ces changements. De plus, la brièveté du cycle du pathogène, la grande taille des populations, le taux de multiplication important et les caractères polyclycliques (nombre important de générations pendant une saison culturale) et polyétiques (épidémie récurrente d'une année à l'autre)

confèrent aux populations de *P. infestans* une capacité d'évolution rapide (Montarry *et al.*, 2008). Cette capacité de variation concerne ses traits d'histoire de vie, comme son pouvoir pathogène (virulence, agressivité).

Jusqu'en 2003, les populations françaises de cet oomycète étaient presque exclusivement constituées de souches appartenant au type sexuel A1. Ce bioagresseur étant hétérothallique, seule sa reproduction asexuée était alors possible en France. Depuis 2005, la fréquence des isolats de type sexuel A2 a augmenté fortement et régulièrement, d'abord dans le Nord de la France et puis dans toutes les principales régions productrices de pomme de terre (Corbière *et al.*, 2010; Dubois et Duvauchelle, 2007; Montarry *et al.*, 2010). Néanmoins la présence d'oospores n'a jamais été mise en évidence en France (Rakotonindraina *et al.*, 2012b).

1.3. Les méthodes de lutte

La priorité de la lutte contre le mildiou est d'empêcher l'installation de la maladie et, le cas échéant, de réduire au maximum la vitesse de propagation de l'agent pathogène (Lebreton *et al.*, 1998). Mais si une attaque est parvenue tout de même à s'installer, la stratégie de lutte consiste alors à limiter au maximum son développement afin de minimiser les dégâts foliaires et d'éviter une contamination ultérieure des tubercules (Duvauchelle et Andrivon, 1996). Différentes stratégies de lutte contre le mildiou existent et peuvent être associées.

1.3.1. Prophylaxie et rotation

Ces mesures consistent à limiter au maximum les sources d'inoculum primaire par rotations culturales et élimination des tas de déchets, issus de la récolte précédente, souvent laissés à proximité des parcelles. Les tas de déchets constituent, la source principale d'inoculum primaire (surtout dans le Nord de la France). Les rotations culturales sont nécessaires pour éviter les infections par l'inoculum produit sur les repousses de tubercules laissés aux champs et par les oospores, dans les pays où elles existent. Mais ces sources ne sont jamais totalement éliminées et il est relativement difficile de contrôler les repousses. La prévention des épidémies passe également par l'utilisation de tubercules de semences sains et la destruction des repousses (sources d'inoculum primaires, mais favorisant également l'expansion de la

maladie). La destruction des fanes avant la récolte par des traitements thermiques, mécaniques ou chimiques permet de diminuer les risques de contamination des tubercules au moment de la récolte. Enfin, le buttage permet également de réduire les risques de contamination car les spores atteignent moins facilement les tubercules

1.3.2. Lutte chimique

La lutte chimique, avec l'utilisation de fongicides de contact, pénétrants ou systémiques, reste actuellement la principale mesure de lutte contre le mildiou de la pomme de terre (Gaucher *et al.*, 1998) et de nombreux traitements fongicides sont appliqués tout au long du cycle cultural. La pomme de terre est en effet l'une des cultures les plus dépendantes de l'usage des fongicides, avec un Indice de Fréquence de Traitement (IFT) moyen de 16 à cause de cette maladie (Inra, Écophyto R&D. Quelles voies pour réduire l'usage des pesticides ? 2010). L'utilisation massive de fongicides systémiques a aussi conduit à sélectionner des isolats résistants à ces matières actives, qui appartiennent principalement au groupe des phénylamides, Métalaxyl et son énantiomère Méfénoxam (Gisi et Cohen, 1996). Des isolats résistants à ces matières actives sont désormais présents ; c'est pourquoi les fongicides à base de phénylamines, qui peuvent avoir leur utilité en début de saison, ne doivent être utilisés qu'en traitement préventif et pas plus de trois fois la même année sur la même parcelle.

1.3.3. Lutte génétique

Le déploiement de variétés de pomme de terre résistantes au mildiou (ou la sélection génétique) est sans doute la meilleure alternative à l'utilisation des fongicides. De nombreux programmes reposant sur l'introduction de gènes de résistance ont été engagés, avec pour but la sélection de variétés ayant une bonne valeur agronomique et une résistance durable au mildiou (Montarry, 2007). Ces programmes se sont longtemps basés sur l'introduction de résistances spécifiques, à caractère monogénique. Actuellement, onze de ces gènes (R1 à R11) ont été identifiés et introduits chez *S. tuberosum* à partir de *S. demissum* (Wastie, 1991). Des gènes similaires ont également été identifiés chez d'autres espèces apparentées à S. tuberosum (Vleeshouwers *et al.*, 2011). Cependant, ces gènes conférant à la plante une résistance totale, sont plus ou moins rapidement contournés par les populations parasitaires, entrainant la perte

de leur efficacité et ne peuvent constituer à eux seuls une méthode de lutte durable. Les sélectionneurs s'orientent donc actuellement vers la recherche de résistances partielles, polygéniques, potentiellement identifiables au niveau moléculaire au travers des loci de résistance quantitative QTL (Quantitative Trait Loci), espérant ainsi une meilleure durabilité. La gestion de ces résistances, pour éviter leur érosion, consiste à raisonner leur utilisation en associant différentes résistances dans une même plante, ou bien encore dans le paysage (le parcellaire) ou dans le temps (les rotations). Les récents travaux de transgénèse et plus précisement de cisgenèse, permettent également d'espérer des progrès en matière de cumul d'allèles favorables au cours des prochaines années (Haverkort *et al.*, 2008).

1.3.4. Lutte intégrée – les Outils d'Aide à la Décision (OAD)

En France, dès le début des années 60, les ingénieurs agricoles, Guntz, Divoux et Concé ont bâti le premier simulateur d'épidémie de mildiou à partir de données climatiques mesurées dans la végétation (Guntz, 1959). Le modèle épidémiologique Guntz-Divoux, basé sur l'exploitation des données journalières de température et hygrométrie trihoraires, permettait de calculer et de prévoir les conditions favorables à l'émergence et au développement de la maladie (Divoux, 1963, 1964). Pendant plusieurs décennies, ce dispositif a été utilisé par les services officiels du Ministère de l'Agriculture (Service de la Protection des Végétaux) afin d'émettre, par région, les Avertissements Agricoles pour les différents bassins de production de pomme de terre. Ultérieurement, le modèle Milsol (Ladeveze, 1988), lui-même inspiré du modèle américain Blitecast, est venu compléter le dispositif afin de quantifier plus précisément les risques d'épidémie.

Au début des années 90, un groupe de travail européen s'est constitué afin d'élaborer des stratégies de protection intégrée contre le mildiou de la pomme de terre (EUNETICP, 1997 ; Duvauchelle et Dubois, 1997). Depuis plus de 10 ans, ce réseau est toujours opérationnel (http://www.euroblight.net) ; par sa dynamique d'échanges réciproques et de partage d'information, il a permis de nombreuses avancées en matière d'outils d'aide à la décision (OAD), en valorisant par ailleurs toutes les avancées technologiques de transmission de l'information. En France, cela s'est traduit par l'amélioration du dispositif de prévision vers un modèle encore plus intégratif, MilPV, avec interface directe sur l'ordinateur de l'utilisateur. Parallèlement, Arvalis-Institut du Végétal développait le modèle Mildi-LIS,

conçu sur le même socle épidémiologique, formalisé par Ullrich et Schrödter et précisant les périodes de non-risque (negative prognosis) (Ullrich et Schrödter, 1966).

Depuis 2008, ces deux outils ont fusionné afin d'offrir aux utilisateurs un dispositif unique, Mileos®. Les deux organismes, Arvalis-Institut du Végétal et la Direction Générale de l'Alimentation (Ministère de l'Agriculture), porteurs de cet outil commun, ont maintenant la charge conjointe de veiller à son optimisation. L'étude présentée ici s'inscrit dans cette dynamique.

1.4. Objectifs de la thèse

On le voit, la lutte contre le mildiou de la pomme de terre constitue un enjeu majeur pour la sécurité alimentaire, la santé du consommateur et la préservation de l'environnement. Plus de 167 ans après l'apparition de la maladie en Europe et les terribles ravages qu'elle a provoqués, les différents acteurs de la filière sont désormais conscients de la complexité du pathosystème et de la nécessité d'une approche de protection intégrée contre le pathogène, prenant en compte un ensemble le plus large possible de moyens de contrôle. Dans ce contexte, la modélisation des effets de pratiques culturales et de la résistance variétale sur les épidémies de mildiou de la pomme de terre devient indispensable pour pouvoir expérimenter *in silico* et continuer à progresser vers une protection intégrée, performante et durable.

Ainsi, parce que le monde agricole intra-européen, fort concurrentiel, est régulièrement pointé du doigt par la société civile comme un des acteurs les plus pollueurs de l'environnement, la réflexion pour la mise en œuvre d'une protection intégrée de la culture de pomme de terre constitue le socle de base du présent travail de thèse. L'adaptation des pratiques culturales (contrôle cultural), la lutte chimique, la lutte physique et la résistance variétale sont les composantes majoritaires de la protection intégrée contre la maladie. Mais, face à cet agent pathogène redoutable qu'est *P. infestans*, il reste actuellement à optimiser chacune de ces approches, toutes intrinsèquement efficaces et à les combiner de façon optimale tout en préservant leur efficacité réelle, dans le temps et dans l'espace.

Après plus de 160 ans d'installation dans le vieux Continent, le formidable potentiel d'adaptation de *P. infestans* a largement été démontré, d'une part, par un développement de

gènes de virulence accompagnant le déploiement des variétés à résistance spécifique (Wastie, 1991), et par un développement de sous-populations résistantes aux matières actives de synthèse appliquées sur la culture (Gisi et Cohen, 1996), d'autre part.

Compte tenu de la complexité des mécanismes mis en scène lors du processus d'adaptation du bio-agresseur face aux dispositifs visant à son contrôle et à la diversité des pratiques agricoles actuelles, le recours à la modélisation est nécessaire. Cette démarche offre la possibilité d'intégrer un maximum de paramètres, de les faire varier et d'imaginer de multiples interactions entre ces paramètres afin d'en mesurer les effets.

Malgré les avancées concernant la modélisation du pathosystème depuis les années 60, il existe un certain nombre de manques quant aux modèles développés. Tout d'abord, les effets des pratiques agricoles ne sont au mieux généralement pris en compte que par le biais du choix variétal ou de l'application de fongicides (Raposo *et al.*, 1993 ; Gaucher et Chambat., 2002 ; Andrade-Piedra *et al.*, 2005a et 2005b ; Olanya *et al.*, 2007 ; Kleinhenz *et al.*, 2007 ; Cakir, 2007). Dans la majorité des modèles disponibles, les processus épidémiologiques représentés sont généralement pilotés par les variables climatiques et peu ou pas par les états du couvert. La production d'inoculum primaire est généralement passée sous silence avec l'argument qu'elle n'est jamais limitante (Ladeveze, 1988). Ce point peut être gênant dès lors que l'objectif de la modélisation est la gestion intégrée de la maladie à l'échelle d'un territoire (Aubertot *et al.*, 2006). Il est donc apparu important de développer une approche de modélisation originale permettant de lever ces verrous en mobilisant des modèles déjà établis et en développant de nouveaux. Cette démarche de modélisation ne s'oppose pas à la démarche expérimentale pour analyser des processus complexes. Au contraire, elle est complémentaire, comme le montre ce travail où modélisation (chapitres 2, 3, 4, et 5) ; expérimentation (chapitre 4) ; diagnostic en parcelles agricoles (chapitre 3) sont clairement articulés.

Dans le chapitre 2, le modèle de simulation développé pour le pathosystème colza-phoma SIPPOM-WOSR (Lô-Pelzer, 2008; Lô-Pelzer *et al.*, 2010a; Lô-Pelzer *et al.*, 2010b) a été revisité et adapté au cas du mildiou de la pomme de terre.

Envisagé à l'échelle du territoire, le schéma conceptuel global décrit l'ensemble des modules constitutifs : i) modèle de culture, simulant le rendement accessible, ii) fonction de dommage

(perte de rendement), iii) module de dispersion de l'agent pathogène et iv) le modèle épidémiologique extrait du modèle Mileos®, iv) le module représentant les dynamiques des repousses.

Le codage informatique de certains de ces modules est réalisé afin de permettre leur intégration au sein de la plate-forme RECORD[3] (Bergez *et al.*, 2012).

Le chapitre 3 présente le développement et l'avaluation de la qualité prédictive d'un modèle représentant la dynamique des repousses dans les parcelles ou dans des tas de déchets. Le module épidémiologique Mileos® est déjà dans un format exploitable, sous forme d'un outil d'aide à la décision (OAD), accessible directement par l'utilisateur de terrain avec des données météorologiques comme données d'entrée associées aux données phénologiques de la culture et de pression parasitaire dans l'environnement. Toutefois, le paramètrage de chaque début de campagne est assorti d'un certain niveau d'imprécision dû à la difficulté d'appréciation de l'inoculum primaire.

Ainsi que le confirment les travaux de synthèse de Cooke *et al.* (2011) pour l'Europe continentale, complétés par l'analyse exhaustive de Hannukkala pour les pays plus septentrionaux (Hannukkala, 2012), la source d'inoculum primaire est à envisager soit au niveau de la semence (très faible probabilité avec l'utilisation de plant certifié), soit au niveau de l'environnement proche de la culture par le biais des repousses de pomme de terre non maîtrisées (reliquat de la production de l'année précédente laissée en terre) ou bien au niveau de tas de déchets. Le chapitre 3 est entièrement consacré à la modélisation de ce processus spécifique à la culture de pomme de terre.

[3] *RECORD : plate-forme REnovation et COoRDination de la modélisation de cultures pour la gestion des agrosystèmes ; Inra – Mathématiques & Intelligence Artificielle.*

L'évaluation de la qualité prédictive a également été réalisée dès lors que les jeux de données observées étaient disponibles. Notamment, le module de la fonction dommage (ou perte de rendement) a été évalué pour sa qualité prédictive grâce à un jeu de données expérimentales de terrain, obtenues de 2006 à 2009 ; le chapitre 4 développe cette analyse comparative.

Dans le chapitre 5, des scénarios de gestion intégrée du mildiou de la pomme de terre ont été simulés. A l'issue de la construction des différents modules constitutifs de SIPPOM-de-terre (culture et dommage, épidémiologique, dispersion et résistance génétique spécifique) et de leur intégration au sein de la plate-forme RECORD par codage informatique, trois jeux de données climatiques (2006, 2007 et 2009), enregistrées en Bretagne, permettent de simuler plusieurs stratégies de pratiques culturales ; la lutte chimique variant d'une application systématique à une protection raisonnée en fonction de différents seuils de traitement. Les effets de ces pratiques culturales contrastées sont analysés non seulement du point de vue agronomique (rendement) et socio-économique, mais également vis-à-vis de son impact sur l'environnement.

Enfin, dans le chapitre 6, une revue exhaustive des avancées et limites des différentes approches méthodologiques est réalisée sur l'ensemble du travail.

2. De SIPPOM-WOSR à SIPPOM-de-terre : adaptation du modèle conceptuel

2.1. SIPPOM et SIPPOM-WORS

Un modèle nommé SIPPOM (Simulator for Integrated Pathogen POpulation Management) a été développé afin d'aider à concevoir des stratégies de contrôle d'un pathogène donné en combinant un ensemble de méthodes de contrôle (génétiques, culturales, physiques et chimiques), afin de satisfaire un ensemble de critères agronomiques, environnementaux et socio-économiques (Figure 2.1). SIPPOM permet donc d'étudier les effets d'une large gamme de systèmes de cultures et de mettre au point des stratégies intégrant l'efficacité des matières actives et la maîtrise de la durabilité des résistances variétales de la plante hôte vis-à-vis du pathogène considéré (Lô-Pelzer *et al.*, 2010a). Lors de sa conception et de son développement, la réflexion s'est orientée sur la généricité de la structure de SIPPOM (Lô-Pelzer, 2008; Lô-Pelzer *et al.*, 2010a). Ainsi, sa structure générique devait être pertinente pour l'étude d'autres pathosystèmes.

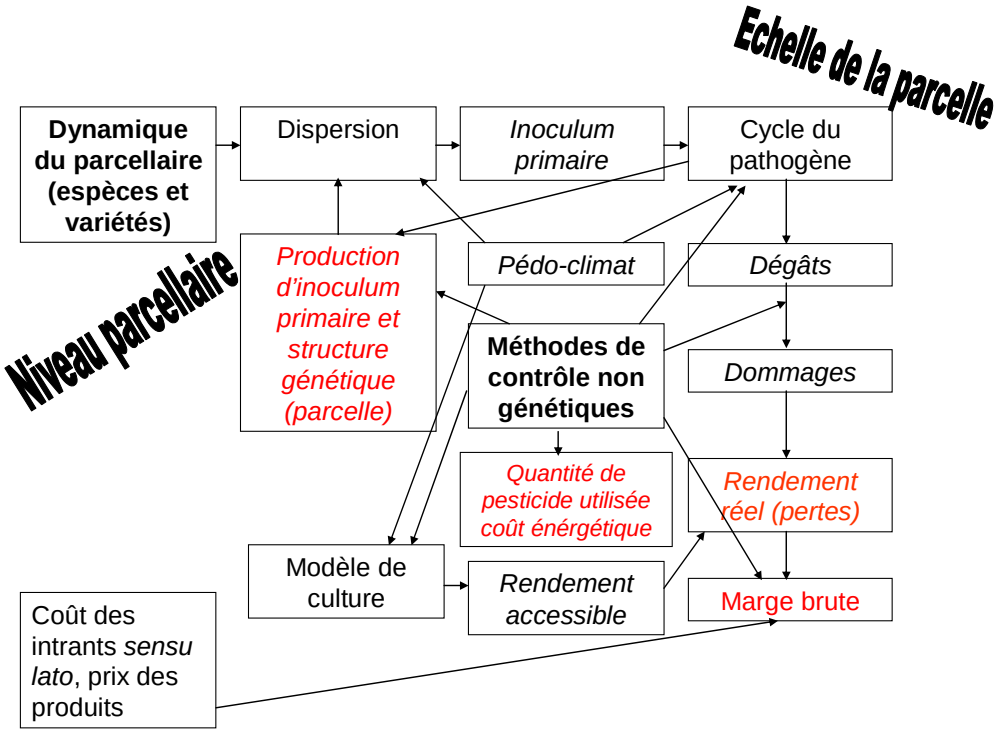

Figure 2.1 Schéma conceptuel de SIPPOM, modèle générique simulant les effets des systèmes de culture et de leur agencement spatial sur les épidémies et la durabilité des résistances spécifiques.

Un premier travail de développement du modèle SIPPOM a porté sur le cas du phoma du colza et a donné naissance au modèle SIPPOM-WOSR (Simulator for Integrated Pathogen POpulation Management, Winter Oil Seed Rape). Ce modèle représente les effets des systèmes de culture (choix de la succession des cultures, choix variétal pour le colza, traitements fongicides et méthode de contrôle cultural : adaptation du travail du sol, date et densité de semis, gestion de l'azote au sein de la succession) et de leur agencement spatial sur les dynamiques épidémiques d'un agent pathogène (*Leptosphaeria maculans*) et sur l'adaptation de ces populations à des résistances variétales spécifiques (Lô-Pelzer, 2008). C'est un modèle spatialement explicite qui simule des échanges d'inoculum à des échelles temporelles pluriannuelles et spatiales régionales.

Sa structure (Figure 2.2) est le résultat d'un couplage entre un modèle de culture simulant le développement du peuplement végétal, un modèle épidémiologique simulant la production d'inoculum, l'infection et les dommages et enfin un modèle de population permettant de suivre la dynamique épidémique des populations pathogènes en terme de virulences, ce qui permet de caractériser l'efficacité des résistances spécifiques.

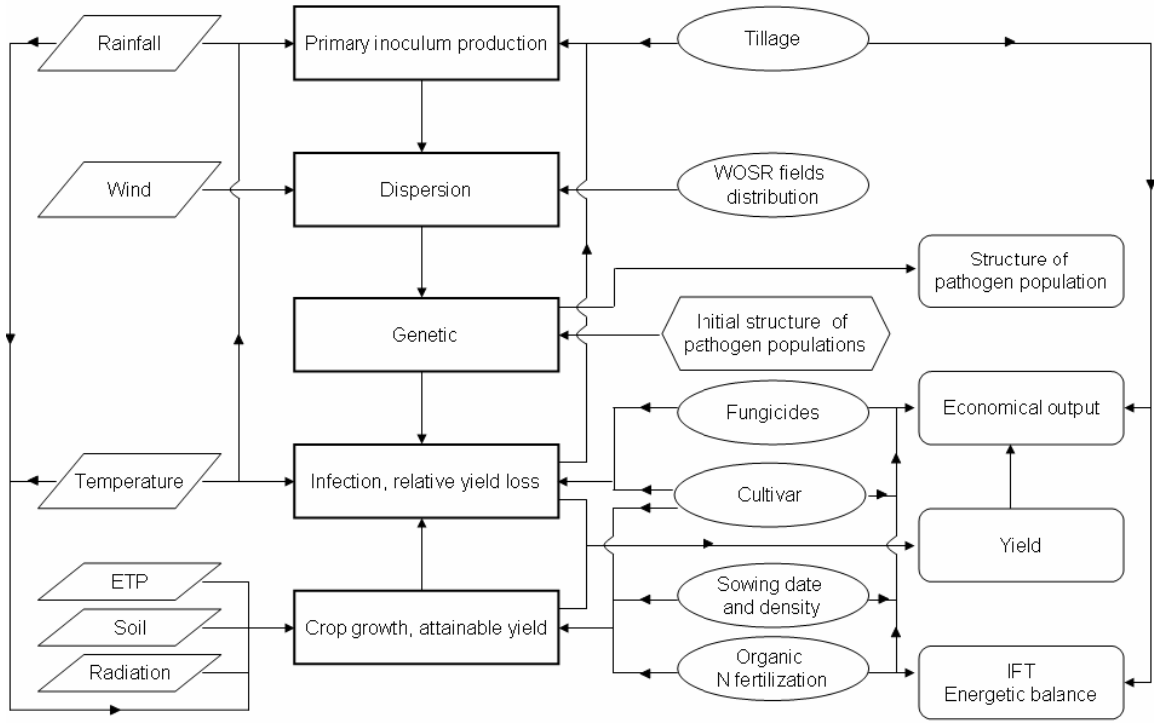

Figure 2.2 Schéma conceptuel de SIPPOM-WOSR (Lô-Pelzer *et al.*, 2010a). Chaque forme représente une des composantes du modèle : ▭ représente les différents modules, ▱ désigne les variables d'entrée climatiques, ⬭ correspond aux variables d'entrée décrivant les pratiques culturales, ▭ représente les différentes variables de sortie, ⬡ est une variable d'état.

La figure 2.2 montre que SIPPOM-WOSR est composé de cinq modules distincts dont :

i) le premier simule la production d'inoculum primaire ;

ii) le deuxième représente la dispersion ;

iii) le troisième simule l'état de la culture et le rendement accessible ;

iv) le quatrième calcule un indice de sévérité de la maladie (en tenant compte de l'effet des résistances qualitatives et quantitatives et des traitements fongicides) et la perte relative de rendement ;

v) le cinquième est le module génétique qui permet de représenter l'évolution de la structure génétique des populations.

En outre, SIPPOM-WOSR dispose de quatre variables de sortie principales. Ce sont :

i) la variable agronomique « rendement » qui dépend de la note de sévérité de la maladie et du rendement accessible ;

ii) une variable génétique appelée « structure des populations pathogènes » qui représente la fréquence des différents pathotypes ;

iii) deux variables environnementales : l'Indice de Fréquence de Traitement (IFT) et le coût énergétique des conduites. L'IFT est un indice qui correspond au nombre de doses homologuées épandues à l'hectare sur une parcelle pendant une année culturale (Champeaux, 2006 ; Pingault, 2007). Pour SIPPOM, l'IFT correspond au nombre de traitements parce qu'il considère que tous les traitements sont appliqués à la dose homologuée (Lô-Pelzer, 2008) ;

iv) une variable économique qui correspond à une estimation de la marge nette à partir du coût des pratiques appliquées et le prix de vente des récoltes de cultures.

2.2. Adaptation de SIPPOM-WOSR au cas du mildiou de la pomme de terre

2.2.1. Détermination des composants fonctionnels

L'adaptation de SIPPOM-WOSR au pathosystème *P. infestans / S. tuberosum* consiste à intégrer, dans la structure générique de SIPPOM, des modèles développés spécifiquement pour la pomme de terre ou représentant différentes phases de la maladie (représentation de son cycle biologique, dispersion, fonction de nuisibilité). Comme pour SIPPOM-WOSR, l'objectif pour le mildiou de la pomme de terre est de pouvoir disposer d'un modèle capable de tester des stratégies de production intégrée. L'identification et le choix des modèles sont d'abord basés sur une recherche bibliographique. Il s'agit d'identifier dans la littérature le maximum de connaissances disponibles sur les processus considérés. Les critères de choix sont d'abord basés sur la capacité du modèle à accomplir l'objectif qui lui est assigné dans SIPPOM. Un modèle de culture est par exemple susceptible d'être retenu s'il permet de simuler l'état de la culture et le rendement accessible, tout en permettant de prendre en compte les interactions entre le peuplement et la population pathogène auxquelles il peut être soumis. Le second critère de choix est la simplicité. En effet, la structure de SIPPOM étant déjà complexe, il serait inutile, voire défavorable, d'utiliser des modèles nécessitant un trop grand nombre de variables d'entrée et de paramètres. Le choix entre les modèles potentiels a été effectué en fonction de la facilité d'acquisition des paramètres et des variables nécessaires au fonctionnement du modèle. Enfin, nous avons privilégié les modèles dont les formalismes sont homogènes du point de vue de l'analyse dimensionnelle. Ce travail d'adaptation a donc consisté à :

- Faire un état de lieu de connaissances bibliographiques disponibles en ce qui concerne le mildiou de la pomme de terre pour chacun des modules à pourvoir
- Identifier ceux qui sont susceptibles d'être utilisés pour le développement du modèle
- Choisir parmi ceux qui ont été identifiés le modèle le mieux adapté
- Réaliser le diagramme de Forrester du modèle choisi

- Le cas échéant, effectuer une évaluation de la qualité prédictive du modèle choisi avec des jeux de données idoines

2.2.2. Structure de SIPPOM-de-terre

Un modèle de culture, une fonction de dispersion, un modèle épidémiologique et une fonction de nuisibilité ont été identifiés et adaptés de manière à pouvoir être directement intégrés dans la structure générique de SIPPOM (en conservant ses formalismes génétiques qui sont génériques). Néanmoins, il est d'une part nécessaire de disposer d'un module permettant de représenter de manière quantitative la production d'inoculum. D'autre part, il est nécessaire d'améliorer la manière dont les effets de la conduite de la pomme de terre sur la maladie sont représentés.

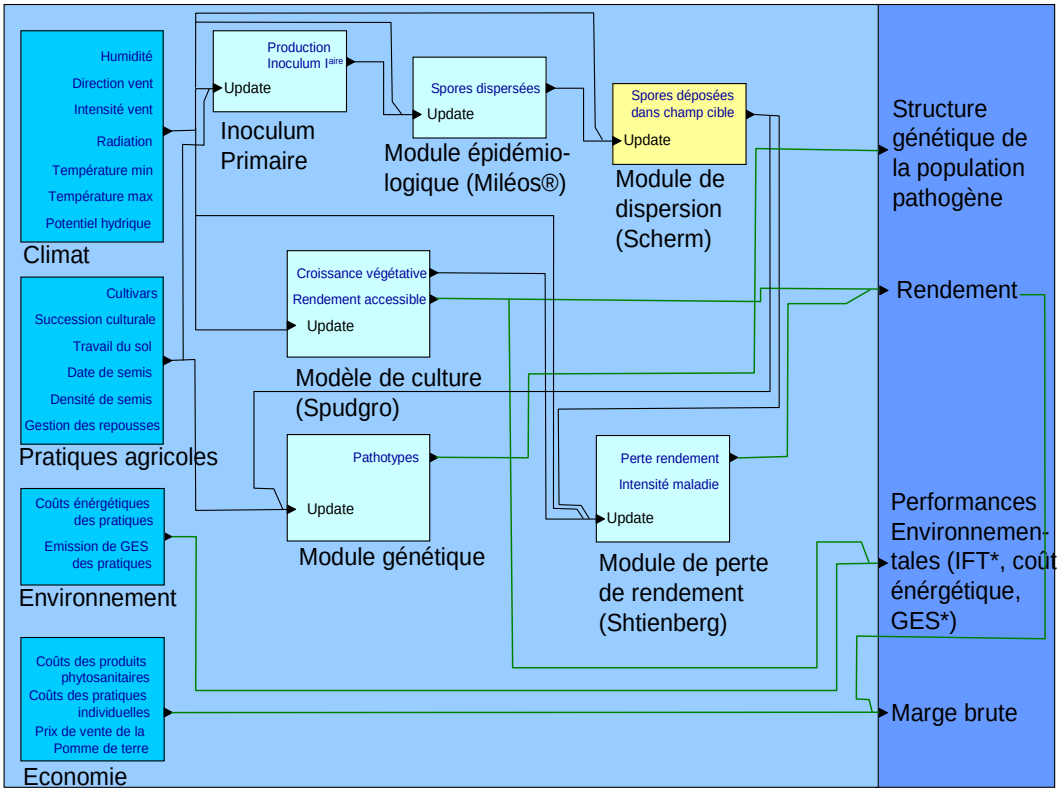

Figure 2.3 Diagramme fonctionnel de SIPPOM adapté au mildiou de la pomme de terre sur la plate-forme RECORD.

* IFT: Indice de Fréquence des Traitements ; GES : Gaz à effet de serre

2.3. Modules préexistants et modules à concevoir

2.3.1. Modèle de culture

L'adaptation de SIPPOM au cas du mildiou de la pomme de terre nécessite de disposer d'un modèle de culture simulant le rendement accessible. De nombreux modèles ont déjà été développés pour cette culture (Tableau 2.1). Parmi les modèles existants, le modèle Spudgro, développé par Johnson *et al.* (1986) semble le plus approprié à notre étude car il répond aux exigences prédéfinies : il a été spécialement développé pour représenter les dommages des bioagresseurs de la pomme de terre et, de plus, il est relativement simple, c'est-à-dire que le nombre de variables et de paramètres est faible. Sa structure, également utilisée dans le modèle WHEATPEST (Willocquet *et al.*, 2008), permet de prendre en compte les effets de pressions biotiques sur l'élaboration du rendement (Figure 2.4).

Les modèles de culture sont des représentations mathématiques qui simulent le fonctionnement du système sol-plante-atmosphère sous l'influence de pratiques culturales. Ces relations mathématiques servent à estimer des grandeurs agronomiques (par exemple, le rendement) qui caractérisent ce fonctionnement en liaison avec des facteurs environnementaux physiques, chimiques, voire biologiques, et les techniques culturales. Ce fonctionnement du système sol-plante-atmosphère est composé et est régi par de nombreux mécanismes qui ne peuvent être pris en compte dans leur ensemble. Par conséquent, les modèles de cultures reposent sur la hiérarchisation des processus biologiques, physiques et chimiques à représenter. Leurs structures dépendent des objectifs visés et des conditions de leur utilisation.

Nous aurions pu mettre en œuvre la méthode de développement de modèle présentée par Adam *et al.* (2010) et implémentée sous le logiciel CROSPAL (CROp Simulator: Picking and Assembling Libraries) afin de développer notre modèle de culture. Néanmoins, malgré les avantages évidents de cette approche, nous avons retenu un seul modèle complet et simple (Spudgro) à partir d'une analyse experte.

Le modèle Spudgro est donc un modèle simple de développement et de croissance qui simule l'élaboration du rendement de la culture en fonction des conditions climatiques. Les

acronymes utilisés dans ce modèle sont listés dans le tableau 2.2. Ses variables d'entrée sont composées de données météorologiques (température et radiation solaire), de données physiologiques caractérisant la croissance et le développement de la plante (durée de la période de croissance, durées des stades de développement végétatif et de tubérisation, précocité de la variété), et enfin une caractéristique physique du sol : l'évolution du potentiel hydrique (SWP : Soil Water Potential). Le modèle permet de calculer la quantité de matière sèche synthétisée ainsi que sa répartition dans la plante dans un pas de temps journalier. Les conditions d'accumulation et d'évolution de la quantité de matière dans les différents organes de la plante déterminent, à la fin du développement de la culture, le rendement final.

Tableau 2.1 Exemples de modèles de culture développés pour la culture de la pomme de terre

Modèle	Description	Objectifs		Références
LINTUL-POTATO	Modèle de croissance et de développement de la plante	Optimisation du rendement et stratégie de choix du génotype selon les conditions du milieu	**+++**	(Haverkort et Kooman, 1997; Kooman et Haverkort, 1995)
SPUDGRO	Modèle de croissance et de développement de la plante	Prévision du rendement en fonction d'éléments de la conduite de la culture et des conditions pédoclimatiques	**+**	(Johnson *et al.*, 1986)
DAISY potato	Modèle de croissance de la plante et du dynamique hydrique et d'azote	Optimisation du rendement et stratégies de gestion des pratiques culturales selon les conditions environnementales	**+++**	(Heidmann *et al., 2008)*
2DSPUD	Modèle de croissance et de développement de la plante	Optimisation du rendement et stratégies de choix de l'itinéraire technique selon les conditions du milieu	**++**	(Timlin *et al.*, 2002)
MAPP	Modèle de croissance et de développement de la plante	Aide à la construction d'itinéraires techniques	**+++**	(MacKerron, 2007)
SIMPOTATO	Modèle de croissance de et de développement de la plante	Prédiction du rendement de la culture	**++**	(Hodges *et al.*, 1992)
CropsystVB-Simpotato	Modèle de croissance de la plante et de la dynamique hydrique et d'azote	Optimisation du rendement Gestion de l'irrigation Gestion de la fertilisation Prédiction de la pollution azotée	**+++**	(Alva *et al.*, 2004)

+ Modèle simple avec un nombre modéré de variables d'entrée et de paramètres facilement accessibles

++ Modèle compliqué, nombre élevé de variables, de paramètres et d'équations

+++ Modèle très compliqué, nombre très élevé de variables d'entrée et de paramètres

a) Elaboration et accumulation de la matière sèche par jour (DMAc)

L'accroissement de la matière sèche par unité de surface caractérisée par la variable 'Dry Matter accumulated DMAc' ([DMAc]= $ML^{-2}T^{-1}$) résulte de l'efficacité de l'activité photosynthétique qui est proportionnelle à la surface foliaire verte de la plante (Allen et Scott, 1980) et au rayonnement intercepté (Monteith, 1977) :

DMAc = PTRi * TSR * PNCGR* MSRF * PA Equation 2.1

La proportion de rayonnement total intercepté ([PTRi]=1) dépend de l'indice de surface foliaire (LAI) qui est estimé à partir de la masse sèche des feuilles par unité de surface ([LEAF]=ML^{-2}) et des tiges ([STEM]=ML^{-2}). TSR (Total Solar Radiation) représente le rayonnement global journalier ([TSR]=MT^{-3}). PNCGR (Potential Net Crop Growth Rate) est le taux potentiel d'accroissement ([PNCGR]=$TL^{-2}\theta^{-1}$). MSRF (Moisture Stress Reduction Factor) est un facteur de réduction dû au stress hydrique ([MSRF]=1). Les conditions climatiques aussi peuvent exercer des pressions (stress hydrique, raccourcissement ou rallongement des temps thermiques correspondant à l'évolution de l'âge physiologique ([PA]=θT) par les valeurs minimum ou maximum de la température journalière) qui peuvent influencer la variable DMAc.

Ensuite, cette quantité de matière calculée sur une plante moyenne est accumulée dans le réservoir ASSIM avant d'être répartie dans les différents organes de la plante tels que les feuilles (LEAF), la tige (STEM), les racines (ROOT) et le tubercule (TUBER).

b) Répartition et mise en réserve de la matière sèche

L'accroissement de la matière sèche par unité de surface fabriquée par jour vers les différents organes de la plante est calculé par les équations modifiées de Michaelis-Menten (Fishman *et al.*, 1984).

dL = K2 * (K1 /(K1 + STEM + ROOT + TUBER))
dS = K3 * (STEM / (STEM + K1 *(UnitOfMassPerUnitSoilArea+ TUBER)))
dR = K4 * (ROOT / (ROOT + K1 * (UnitOfMassPerUnitSoilArea+TUBER)))
dT = K5 * (TUBER / (TUBER + K1)) Equation 2.2

où dL représente l'accroissement journalier de biomasse par unité de surface dans les feuilles, dS représente l'accroissement journalier de biomasse par unité de surface dans la tige, dR représente l'accroissement journalier de biomasse par unité de surface dans les racines, et dT représente l'accroissement journalier de biomasse par unité de surface dans le tubercule). Les paramètres K1, K2, K3, K4, K5, et UnitOfMassPerUnitSoilArea sont homogènes à une masse par unité de surface.

Les feuilles sont les « sources » et les autres organes sont considérés comme des « puits ». Au fur et à mesure que les organes puits se développent, il y a augmentation de la répartition de matière en leur faveur au dépend de celle de l'organe source (feuilles).

Le modèle considère également en fonction du développement de la plante (PA) la sénescence des feuilles. A la mort des feuilles selon leur âge et jusqu'à la sénescence totale, il y a une réallocation vers ASSIM de leur matière sèche. La quantité allouée a été classée et définie lors de leur accumulation journalière.

La quantité de matière effectivement reçue par un organe à un instant donné est la proportion de quantité de matière prévue pour cet organe par rapport à la quantité totale de matière répartie pour toute la plante multipliée par la quantité totale de matière accumulée dans ASSIM à cet instant. Il faut mentionner que, dans la publication originale, le stress hydrique (SH) a également une influence sur la répartition de ces assimilats. Nous considérons dans ce travail qu'il n'y a pas de stress hydrique (MSRF=1 dans l'équation 2.1). En prenant l'exemple des feuilles, l'accroissement de leur quantité de matière est donc donnée par :

$$dLEAF/dt = (dL/(dL + dS + dR + dT))*K6*ASSIM \qquad \text{Equation 2.3}$$

L'évolution de cette quantité dans le temps est l'addition des matières déjà cumulées au niveau de l'organe par celles nouvellement apportées. Pour l'exemple des feuilles, on a :

$$LEAF\ (t) = \Delta LEAF + LEAF\ (t - 1) \qquad \text{Equation 2.4}$$

c) Quantité de matière sèche initiale (MSG)

Le modèle prend en compte le fait que la quantité de matière sèche contenue dans les semences de pomme de terre (différente selon les variétés) constitue la quantité initiale de matière allouée aux ébauches des différents organes de la plante. D'après les travaux de Moorby & Milthorpe (1975) pris en compte par le modèle, l'efficacité de répartition diffère selon l'organe de destination (ERiL, ERiS, ERiR). A ce stade de développement, l'initiation à la tubérisation n'a pas encore eu lieu, c'est pourquoi cette répartition ne concerne que les feuilles, les tiges et les racines.

Tableau 2.2 Acronymes et description des composantes de Spudgro de Johnson *et al.* (1986)

Acronyme	Unité	Description
		Paramètres
ERiL	-	Efficacité de répartition initiale pour les feuilles (= 0.08)
ERiR	-	Efficacité de répartition initiale pour les racines (= 0.16)
ERiS	-	Efficacité de répartition initiale pour la tige (= 0.16)
K2	$g.m^{-2}$	Paramètre de répartition de Michaelis-Menten pour LEAF (= 1.0)
K3	$g.m^{-2}$	Paramètre de répartition de Michaelis-Menten pour STEM (= 6.0)
K4	$g.m^{-2}$	Paramètre de répartition de Michaelis-Menten pour ROOT (= 1.0)
K6	j^{-1}	Taux d'utilisation journalier de la matière sèche accumulée ASSIM (= 0.75)
PNCGR	$g.MJ^{-1}.°C^{-1}.j^{-1}$	Taux d'accroissement potentiel de la plante
RLDM	-	Taux de remobilisation de la matière sèche des feuilles à la sénescence (= 0.50)
		Variables d'entrée
D50	j	Date en jour julien où 50% des plants ont levé
K1	$g.m^{-2}$	Constante de répartition globale de Michaelis-Menten (= f(Var))
K5	$g.m^{-2}$	Constante de répartition de Michaelis-Menten pour TUBER (= f(Var))
SWP	bar	Potentiel hydrique du sol (Soil Water Potential)
Tmax	°C	Température maximale journalière
Tmin	°C	Température minimale journalière
TTmax	°C j	Age physiologique maximal de la plante
TTt	°C j	Age physiologique nécessaire pour débuter la tubérisation
Var	-	Variété
		Variables d'état
AP	°C j	Age physiologique (Francl, 1989)
ASSIM	$g.m^{-2}$	Biomasse sèche cumulée par unité de surface de sol
DMAc	$g.m^{-2}.j^{-1}$	Taux d'accroissement de matière sèche par unité de surface de sol et de temps
LAI	$m^2.m^{-2}$	Indice de surface foliaire (Leaf Area Index)
LEAF	$g.m^{-2}$	Biomasse sèche des feuilles par unité de surface de sol
Mil	-	Sévérité du mildiou (proportion de surface foliaire attaquée)
MSG	$g.m^{-2}$	Matière sèche initiale des plants par unité de surface de sol
MSRF	-	Facteur de réduction dû au stress hydrique (=f(SWP))
PTRi	-	Proportion de rayonnement total intercepté (= f(LAI))
ROOT	$g.m^{-2}$	Quantité de matière sèche des racines par unité de surface de sol
STEM	$g.m^{-2}$	Quantité de matière sèche des tiges par unité de surface de sol
TSR	$MJ.m^{-2}.j^{-1}$	Total Solar Radiation Rayonnement global journalier
TUBER	$g.m^{-2}$	Quantité de matière sèche des tubercules par unité de surface de sol

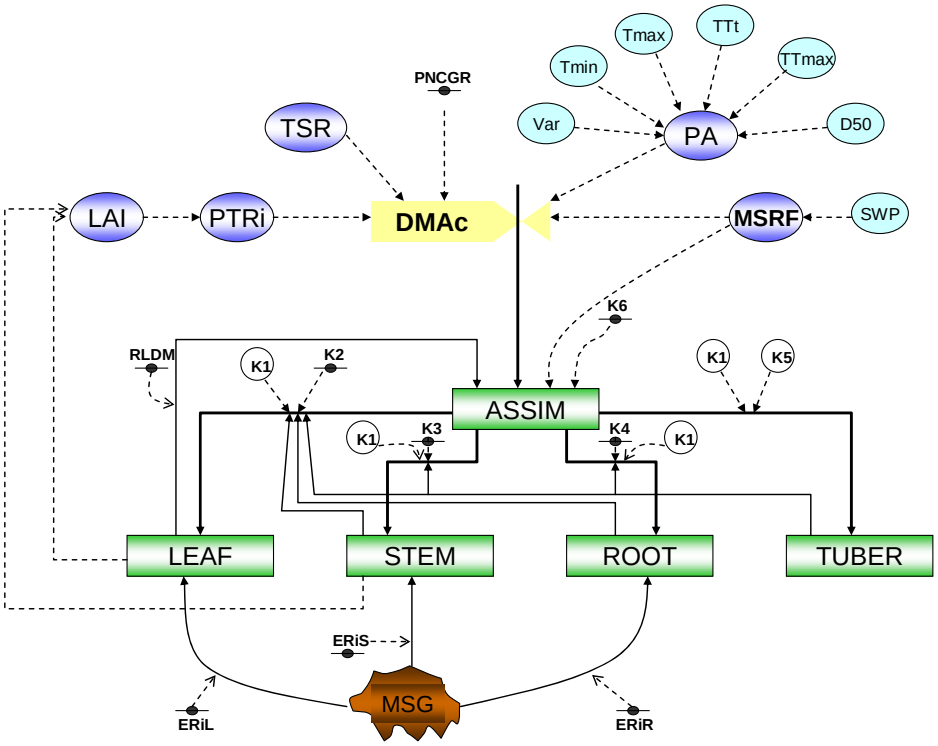

Figure 2.4 Diagramme de Forrester de Spudgro (Johnson *et al.*, 1986). Les flèches pleines représentent les flux de matière et les pointillés les flux d'information. Les rectangles verts correspondent aux variables d'état, les ovales en bleu ciel représentent les variables d'entrée, les violets correspondent aux variables intermédiaires. La forme irrégulière correspond à la variable source. La forme en clapet (valve) représente le taux d'accroissement de la biomasse. Les soucoupes représentent les paramètres. Se référer au tableau 2.2 pour la définition des variables et paramètres.

2.3.2. Modèle épidémiologique

Les modèles épidémiologiques concernant le mildiou de la pomme de terre ont été développés depuis 1950. On peut citer par exemple le modèle BLITECASTE (Raposo *et al.*, 1993 ; Olanya *et al.*, 2007), LATEBLIGHT (Andrade-Piedra *et al.*, 2005a et 2005b), SIMBLIGHT1 (Kleinhenz *et al.*, 2007), ou encore WINSTEL et ULLRICH-SCHRODTER Model (Gaucher et Chambat., 2002 ; Cakir, 2007). Ils ont généralement pour objectif d'optimiser le nombre et les dates d'interventions pour les applications de fongicides en simulant l'évolution de la maladie. Nombre d'entre eux ont été développés par les chercheurs européens. Gaucher (2001) a montré la diversité de ces modèles (Figure 2.5). Cependant, dans le cadre de cette étude , en collaboration étroite avec des spécialistes français du mildiou de la pomme de terre, le choix du modèle épidémiologique s'est porté sur ceux développés et utilisés, de longue date par le Service de la Protection des Végétaux (Ministère de l'agriculture). De cette façon, nous avons pu disposer des formalismes idoines pour les conditions de culture françaises et

bénéficier des interactions avec les concepteurs de ces modèles. Ce sont les raisons pour lesquelles les modèles de Guntz-Divoux et Milsol ont été retenus pour représenter l'évolution de la maladie.

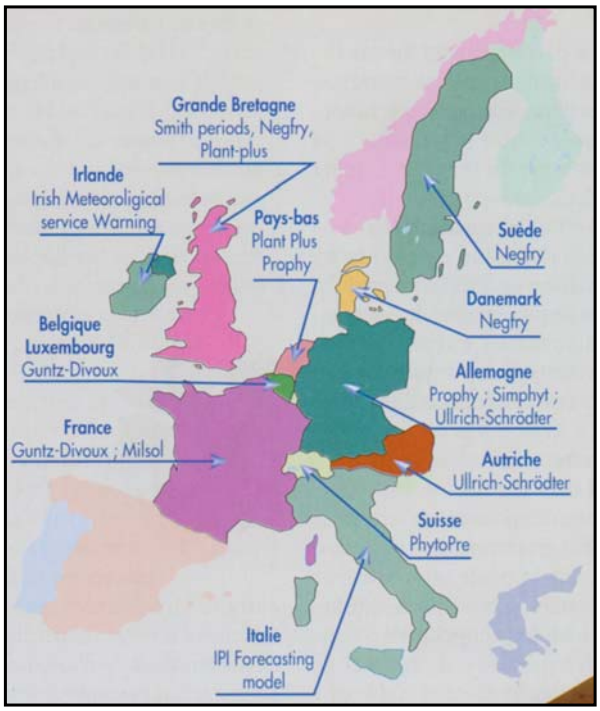

Figure 2.5 Modèles et outils d'aide à la décision pour lutter contre le mildiou de la pomme de terre utilisés en Europe (Gaucher, 2001)

1. Modèle épidémiologique de Guntz-Divoux

Le modèle de Guntz-Divoux a été développé en France à partir de 1963 (Divoux 1963, 1964). Il est basé sur l'utilisation d'un ensemble de données climatiques (température minimale et maximale journalière, hygrométrie trihoraire) qui permettent de calculer et de prévoir les conditions propices à l'émergence du mildiou de la pomme de terre et à son développement. Il identifie ainsi les périodes à risque et permet de déterminer les dates de traitement optimales avec des fongicides pendant la phase épidémique. Le modèle prend en compte les phases de contamination, d'incubation et de sporulation du cycle de *P. infestans*.

- Détermination de la période de risque de contamination

Dans les années 60 en France, Guntz, Divoux et Concé ont étudié le phénomène de contamination à partir de données microclimatiques mesurées dans la végétation. Ils ont ainsi identifié que la contamination était liée à la durée d'hygrométrie supérieure à 90 % et à la

température moyenne durant cette période. Ils ont pu déterminer que la pénétration des spores est très faible aux températures inférieures à 7 °C. Les risques s'accroissent jusqu'à 27 °C, diminuent au-delà de cette valeur et sont pratiquement nuls à 29 °C. A partir de ces résultats, Guntz et Divoux ont construit un abaque (Figure 2.6) qui permet de déterminer les périodes à risque de contamination par *P. infestans*. On y trouve trois niveaux de risque : risque nul, risque léger (I) et risque élevé (II). Un programme informatique détermine le risque à partir de données climatiques et de l'abaque. C'est la raison pour laquelle le modèle de Guntz-Divoux est considéré comme un modèle de prévision épidémiologique qualitatif.

- Calcul de la durée d'incubation

Dans ce modèle, la durée de l'incubation, qui commence le lendemain de la contamination, dépend uniquement de la température moyenne journalière. Des taux d'incubation ont été établis en fonction de cette température moyenne journalière (Figure 2.7). La notion d'unité d'incubation (grandeur adimensionnée) peut être perçue comme l'équivalent d'un temps thermique qui traduit l'influence de la température sur le phénomène biologique considéré. Le modèle calcule donc un cumul d'unités d'incubation (UIC, équation 2.5). L'incubation est terminée quand UIC ≥ 7.

$$UIC(n) = \sum_{j=1}^{j=n} ti(j)\Delta t \qquad \text{Equation 2.5}$$

où n représente le nombre de jours après la contamination, ti(j) est le taux d'incubation au jour j ($[ti(j)]=T^{-1}$), et Δt est le pas de temps considéré ($\Delta t = 1$ jour).

- Sporulation et dissémination

Dans le modèle de Guntz-Divoux, on admet que la sporulation est systématique et importante. Le modèle fait l'hypothèse implicite que l'inoculum primaire n'est pas limitant. La dissémination se fait principalement par la pluie et le vent qui dispersent les spores sur les feuilles voisines, mais elle n'est pas représentée par le modèle.

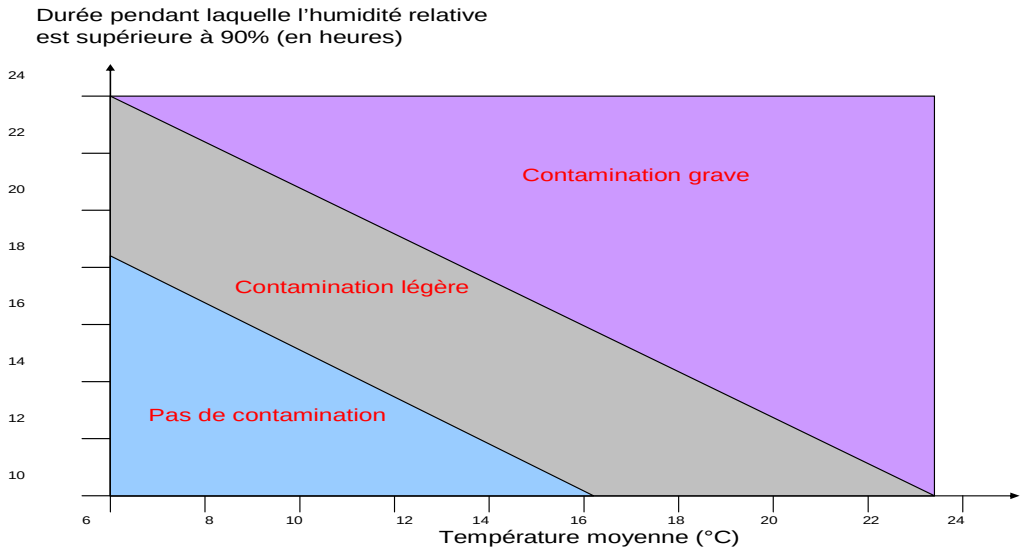

Figure 2.6 Echelle de gravité des contaminations en fonction de la durée pendant laquelle l'humidité relative est supérieure à 90°% et de la température au sein du couvert végétal (Duvauchelle et Dubois, 1997).

Ce modèle, s'appuyant sur les connaissances de développement du mildiou à partir des conditions climatiques propices, détermine donc les périodes où le risque épidémique est le plus probable. C'est ainsi que sont précisées la date du premier traitement et ainsi que les interventions phytosanitaires suivantes. Ce modèle est assez précis lors de périodes à risque élevé. En revanche, il surestime le nombre de traitements en période de risque faible d'où l'intérêt de développer un autre modèle quantitatif.

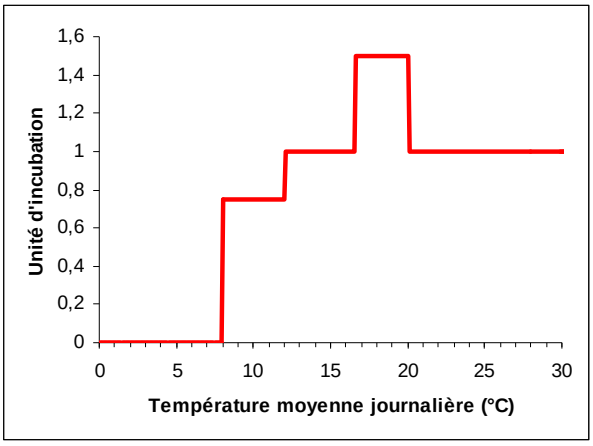

Figure 2.7 Taux d'incubation en fonction de la température moyenne journalière, donné par Guntz-Divoux et revu par Conce (Duvauchelle et Dubois, 1997). Si la température maximale de la journée est supérieure (strictement) à 30°C, on considère que le nombre d'unités d'incubation est nul.

2. Modèle épidémiologique Milsol

Le modèle Milsol proposé par G. Lechapt en 1985 (d'après Ladeveze, 1988) a été construit à partir des éléments du modèle de Guntz-Divoux. Il est également complété par le système de Wallin, issu du modèle américain « Blitecast » et du modèle anglais « Blight » de Sparks (Ladeveze, 1988). Il simule, avec un pas de temps de 12 heures, le niveau de risque de mildiou en se basant sur le calcul du nombre de spores vivantes présentes sur le feuillage de la culture. Il permet de cette manière une quantification de l'épidémie. Milsol comporte 4 compartiments selon le cycle épidémique de *P. infestans*.

- Premier compartiment : survie des spores et contamination

  a) Contamination ou germination des spores

La contamination est représentée par une variable notée UDESPO (unité de développement des spores, grandeur adimensionnée) qui correspond au développement accompli par les spores en 1 heure à 21°C (conditions optimales). L'accroissement horaire de la contamination correspond à l'augmentation des unités de développement des spores (UDESPO) par unité de temps et s'écrit :

$TUDESPO(\theta) = p_1\theta + p_2$ si $\theta \leq 18$ °C Equation 2.6a

$TUDESPO(\theta) = p_3$ si $\theta > 18$ °C Equation 2.6b

avec $[TUDESPO]=T^{-1}$, $[p_1]=T^{-1}\theta^{-1}$, $[p_2]=T^{-1}$, $[p_3]=T^{-1}$. Les valeurs des paramètres p_1, p_2 et p_3 valent respectivement 0.5 h^{-1} $°C^{-1}$; 1.0 h^{-1}; et 10 h^{-1}.

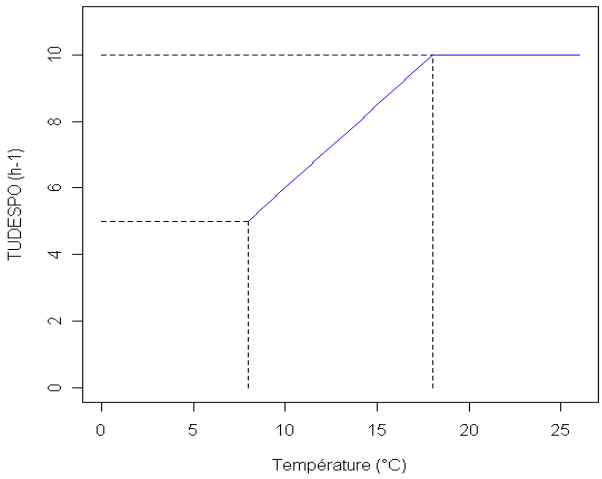

Figure 2.8 Taux de développement des spores en fonction de la température (Ladeveze, 1988).

Le degré de développement des spores (noté CUMDDS, grandeur adimensionnée) correspond à l'intégrale, en fonction du temps, du taux de contamination entre l'instant initial et un instant donné (exprimé en nombre d'heures depuis l'instant initial). Il est calculé par la formule suivante :

$$CUMDDS(n) = \sum_{h=1}^{h=n} TUDESPO(\theta(h)) \qquad \text{Equation 2.7}$$

où n est le nombre d'heures écoulées depuis l'instant initial, θ(h) est la température moyenne à l'heure h, TUDESPO est le taux d'accroissement des unités de développement des spores.

Enfin, le taux de contamination (ou proportion de spores ayant germé) est décrit par la variable GRAVI ([GRAVI] = 1). Ce taux dépend des conditions d'hygrométrie et du degré de développement des spores CUMDDS(n) (Figure 2.9).

$GRAVI(n) = (CUMDDS(n) - D0) / (D1 - D0)$ si Hr > 90 % Equation 2.8a

$GRAVI(n) = 0$ si Hr < 90 % Equation 2.8b

Où Hr est l'humidité relative, D0 = 100 unités UDESPO, représente le degré de développement des spores à partir duquel il y a germination (si Hr > 90%), et D1 = 150 unités UDESPO, le degré de développement des spores à partir duquel toutes les spores ont germé (si Hr > 90 %).

D'après Ladeveze (1988), à hygrométrie favorable (supérieure à 90%), il faut une centaine d'unités UDESPO (D0) afin que les premières spores commencent à germer. Celles-ci correspondent à la période pendant laquelle les conditions de température et d'humidité relative sont favorables aux spores pour se développer afin d'émettre les tubes germinatifs. La figure 2.8, basée sur les travaux de Guntz-Divoux, montre par exemple qu'il faut une dizaine d'heures à température horaire moyenne supérieure à 18°C avant d'atteindre les 100 unités UDESPO, donc avant que la contamination ou la germination des spores débute. Cette durée est rallongée si cette température moyenne horaire est inférieure à 18°C. La proportion de spores contaminatrices augmente linéairement entre D0 et D1 et la figure 2.9 montre que la

totalité de spores présentes sur le feuillage a germé quand on atteint D1 (avec 150 unités UDESPO).

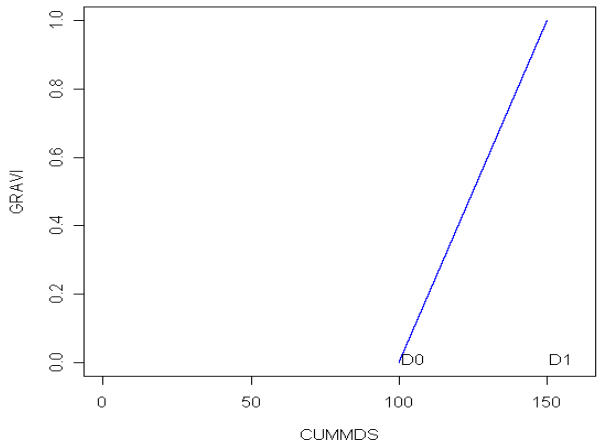

Figure 2.9 Taux de contamination en fonction du degré de développement des spores (Ladeveze, 1988).

b) Nombre de spores contaminatrices

Le nombre de spores contaminatrices est représenté par la variable POIDS (grandeur adimensionnée). Il est calculé par la formule suivante :

$$POIDS = GRAVI * SPORES \qquad \text{Equation 2.9}$$

Il est obtenu en multipliant le taux de contamination par le nombre de spores issues de la dispersion de l'inoculum primaire et arrivant sur l'ensemble de la culture (noté SPORES, ([SPORES] = 1).

c) Survie des spores

Le taux de survie horaire (noté SURVIE, grandeur adimensionnée) dépend des conditions d'hygrométrie et du degré de développement de spores CUMDDS.

Quand l'hygrométrie est favorable, toutes les spores survivent et une partie d'entre elles vont germer si les conditions de contamination sont réunies.

$SURVIE = 1$	si Hr > 90%			Equation 2.10a
$SURVIE = 1 - CUMDDS / Dc$	si Hr < 90 %	et	CUMDDS ≤ Dc	Equation 2.10b
$SURVIE = 0$	si Hr < 90 %	et	CUMDDS > Dc	Equation 2.10c

Où Dc = 100 unités UDESPO, degré de développement à partir duquel le taux de survie horaire des spores est nul si Hr < 90%.

Si l'hygrométrie est défavorable (inférieure à 90%), toutes les spores qui ont entamé leur germination (CUMDDS > Dc) meurent en une heure. Le taux de survie des autres spores décroît linéairement (Figure 2.10) en fonction de leur degré de développement.

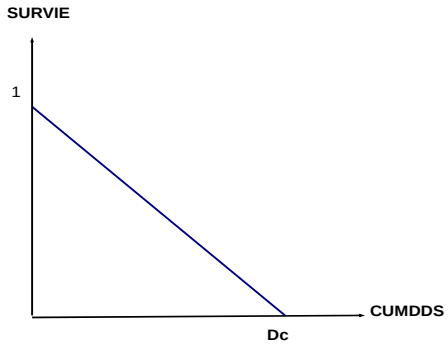

Figure 2.10 Taux de survie en fonction du degré de développement des spores (Ladeveze, 1988).

- Deuxième compartiment : incubation et sporulation potentielle

Ce sont les deux phases successives qui suivent la contamination.

a) Unités d'incubation INCUB

La variable INCUB (unité d'incubation, grandeur adimensionnée) représente le développement du mycélium dans les tissus en 1 heure à 21 °C (conditions optimales). Ce développement dépend uniquement de la température (Figure 2.11). L'augmentation des unités de développement du mycélium (INCUB) par unité de temps s'écrit :

$TINCUB(\theta) = p_4.\theta$ si $\theta \leq 18$ °C Equation 2.11a

$TINCUB(\theta) = p_4.\theta - RET(\theta)$ si $\theta > 18$ °C Equation 2.11b

Avec [TINCUB] = T^{-1}, [p_4] = $T^{-1}\theta^{-1}$, et où la variable RET est un terme correctif représentant un retard de croissance dû à la température ([RET] = T^{-1}). La valeur de p_4 est égale à 0.05 $h^{-1}{}^{\circ}C^{-1}$.

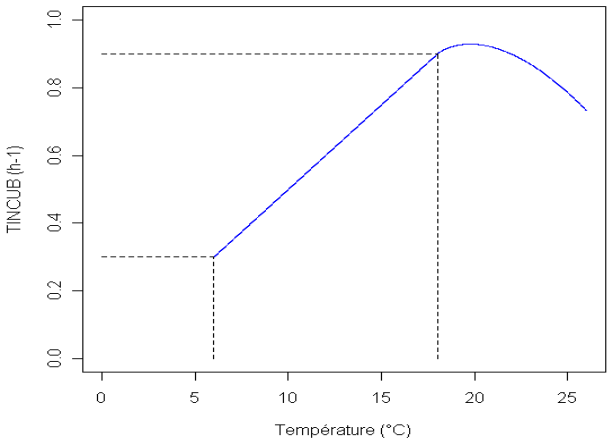

Figure 2.11 Taux d'incubation des mycéliums en fonction de la température (Ladeveze, 1988).

Le taux d'incubation s'accroît linéairement en fonction de la température jusqu'à 18 °C. Mais les températures élevées supérieures à 18 °C sont considérées comme préjudiciables à la croissance du mycélium. Au-delà de cette valeur, INCUB subit une décroissance quantifiée par le terme correctif correspondant au retard de croissance RET (Figure 2.12) :

$$RET(\theta) = p_5(\theta - \theta_{opt})^{p_6} \qquad \text{Equation 2.12}$$

avec $[p_5] = T^{-1}\theta^{-p6}$ et $[p_6] = 1$ ($p_5 = 0.025\ h^{-1}°C^{-1.5}$, $p_6 = 1.5$) et où θ_{opt} est la température optimale pour l'incubation ($\theta_{opt} = 18$ °C).

Le degré de développement du mycélium dans les tissus (noté AGE, grandeur adimensionnée) correspond à l'intégrale en fonction du temps des taux d'incubation depuis la contamination. Il représente également l'âge d'un cycle à un moment donné. Il est calculé par la formule suivante :

$$AGE(n) = \sum_{h=1}^{h=n} TINCUB(\theta(h)) \qquad \text{Equation 2.13}$$

Où n est le nombre de demi-journées écoulées depuis l'instant initial, θ(h) est la température moyenne à h demi-journées, TINCUB est le taux d'accroissement des unités de développement du mycélium dans les tissus, et Δt est le pas de temps considéré (Δt=12 heures).

b) Capacité de sporulation

La capacité de sporulation, notée KASPO ([KASPO] = 1), est le potentiel de sporulation d'une lésion occasionnée par une spore en fonction de l'AGE. La variable KASPO dépend de la variable AGE car les lésions sporulantes apparues en fin d'incubation (75 unités selon Sparks) s'étendent progressivement, tout en se nécrosant par le centre (Ladeveze, 1988). Cela se traduit d'abord par un accroissement linéaire (entre 75 et 150 unités d'AGE) du potentiel de sporulation jusqu'à atteindre la valeur FACT, puis une réduction jusqu'à ce que la lésion ne soit plus en état de sporuler. Sparks (cité par Ladeveze, 1988) a montré que la lésion est entièrement nécrosée à l'âge de 225 unités. Ces variations s'écrivent donc :

$KASPO\ théorique = FACT\ (AGE - p_7) / p_7$ si $p_7 < AGE \leq p_8$ Equation 2.14a

$KASPO\ théorique = FACT\ (p_9 - AGE) / p_9$ si $p_8 < AGE < p_9$ Equation 2.14b

Où FACT ([FACT] = 1) représente le maximum du potentiel de sporulation d'une lésion (FACT = 2000) correspondant à une surface maximale pouvant sporuler. Les paramètres p_7, p_8, p_9 valent respectivement 75, 150, et 225 unités d'incubation.

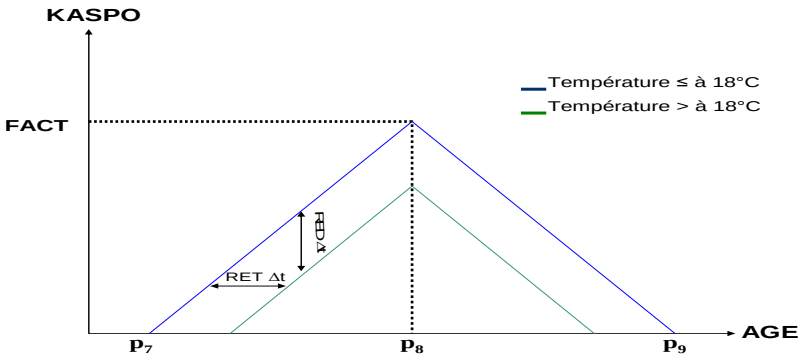

Figure 2.12 Capacité de sporulation en fonction du degré de développement du mycélium dans les tissus (Ladeveze, 1988).

Sur un intervalle de temps compris entre le début et la fin de la sporulation, la capacité de sporulation est l'intégrale en fonction du temps de la courbe KASPO.

Les températures supérieures à 18 °C, outre l'effet retardateur sur le développement (RET), ont également un effet réducteur sur le potentiel de sporulation (noté RED, grandeur adimensionnée). La réduction sur le potentiel de sporulation par unité de temps s'écrit :

$$TRED(\theta) = FACT * p_{10}(\theta - \theta_{opt})^{p_6}$$ Equation 2.15

Avec [TRED] = T^{-1}, [FACT] = 1, [p_6] = 1 et [p_{10}] = $T^{-1}\theta^{-p6}$ (p_6 = 1.5, p_{10} = 0.004 $h^{-1}°C^{-1.5}$, FACT = 2000, et θ_{opt} = 18 °C).

Le degré de réduction du potentiel de sporulation (noté AFFAIB, grandeur adimensionnée) correspond à l'intégrale du taux de réduction depuis l'incubation. Il est calculé par la formule suivante :

$$AFFAIB(n) = \sum_{h=1}^{h=n} TRED(\theta(h))$$ Equation 2.16

Où n est le nombre de demi-journées écoulées depuis l'instant initial, θ(h) est la température moyenne à h demi-journées, TRED est le taux de réduction du potentiel de sporulation.

Le potentiel de sporulation réel s'écrit :

KASPO réelle = KASPO théorique - AFFAIB Equation 2.17

c) Sporulation potentielle d'un cycle

La variable POSPO représente la sporulation potentielle des lésions occasionnées par l'ensemble des spores contaminatrices. Elle est calculée par période de 12 heures de la manière suivante :

*POSPO = KASPO réelle * POIDS* Equation 2.18

d) Potentiel de sporulations

Le potentiel de sporulation noté SPOSPO (grandeur adimensionnée) est la somme des sporulations potentielles de tous les cycles effectués (nombre de cycles effectués noté 'n'):

$$SPOSPO = \sum_{h=1}^{h=n} POSPO$$ Equation 2.19

- **Troisième compartiment : Sporulation réelle**

La production de spores dépend de l'humidité et de la température. Selon Sparks, la sporulation a lieu uniquement quand Hr > 90 % et la température est comprise entre 3 et 26 °C. Il n'y a pas de sporulation si ces conditions ne sont pas remplies (Crosier, 1934).

a) Unité de développement de la sporulation

La sporulation est représentée par une variable USPORU (unité de développement de la sporulation, grandeur adimensionnée). Elle correspond au développement de la sporulation accompli en 1 heure à 21 °C (conditions optimales). Le taux d'accroissement des USPORU s'écrit :

$$TUSPORU(\theta) = p_{11}(\theta - \theta_{\min})^{p_{12}}\left[p_{13} - p_{14}(\theta - \theta_{\min})\right] \qquad \text{Equation 2.20}$$

Avec [TUSPORU] = T^{-1}, [p_{11}] = θ^{-p12}, [p_{12}] = 1, [p_{13}] = T^{-1} et [p_{14}] = T^{-1} θ^{-1}. Les valeurs des paramètres p_{11}, p_{12}, p_{13}, p_{14}, valent respectivement 0.009°C^{-2} ; 2 ; 1.0°h^{-1} et 0.037 h^{-1}°C^{-1}.

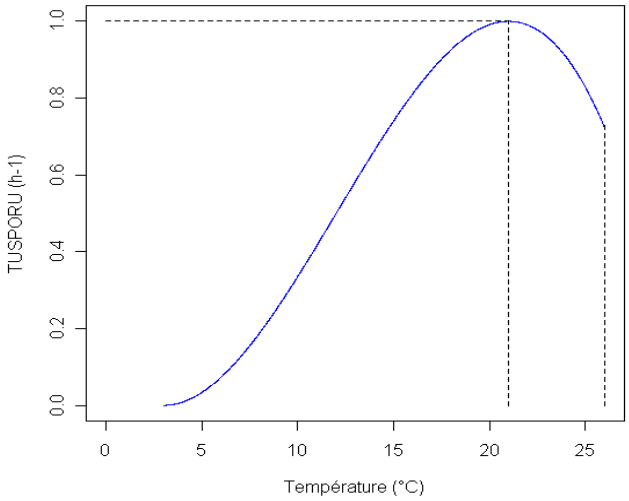

Figure 2.13 Taux de développement de la sporulation en fonction de la température horaire moyenne (Ladeveze, 1988).

Le nombre d'unités de développement de la sporulation noté CUMSPO (grandeur adimensionnée) correspond à l'intégrale en fonction du temps de l'accroissement des USPORU depuis l'incubation. Il est calculé par la formule suivante :

$$CUMSPO(n) = \sum_{h=1}^{h=n} TUSPORU(\theta(h)) \qquad \text{Equation 2.21}$$

Où n est le nombre d'heures écoulées depuis l'instant initial, θ(h) est la température horaire moyenne, TUSPORU est le taux d'accroissement des unités de développement de la sporulation, et Δt est le pas de temps considéré (Δt=1 heure).

b) Activité de sporulation

La variable ACTISPO (activité de sporulation, grandeur adimensionnée) est la proportion de spores effectivement produites par rapport à la sporulation potentielle. Elle est calculée par la formule :

$$ACTISPO = \frac{CUMSPO - CUM0}{CUM1 - CUM0} \qquad \text{Equation 2.22}$$

Où CUM0 est un paramètre adimensionné correspondant à la valeur de CUMSPO à partir de laquelle débute l'activité de sporulation et où CUM1 correspond à la valeur de CUMSPO à partir de laquelle l'activité de sporulation atteint son maximum. CUM0 et CUM1 valent respectivement 6 et 10. La figure 2.14 montre qu'ACTISPO s'accroît linéairement entre ces deux valeurs et puis reste constant au-delà de CUM1.

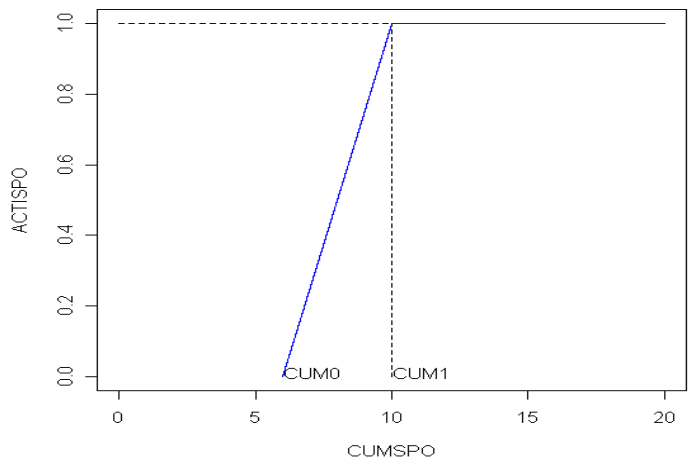

Figure 2.14 Activité de sporulation en fonction du nombre d'unités de développement de la sporulation (Ladeveze, 1988).

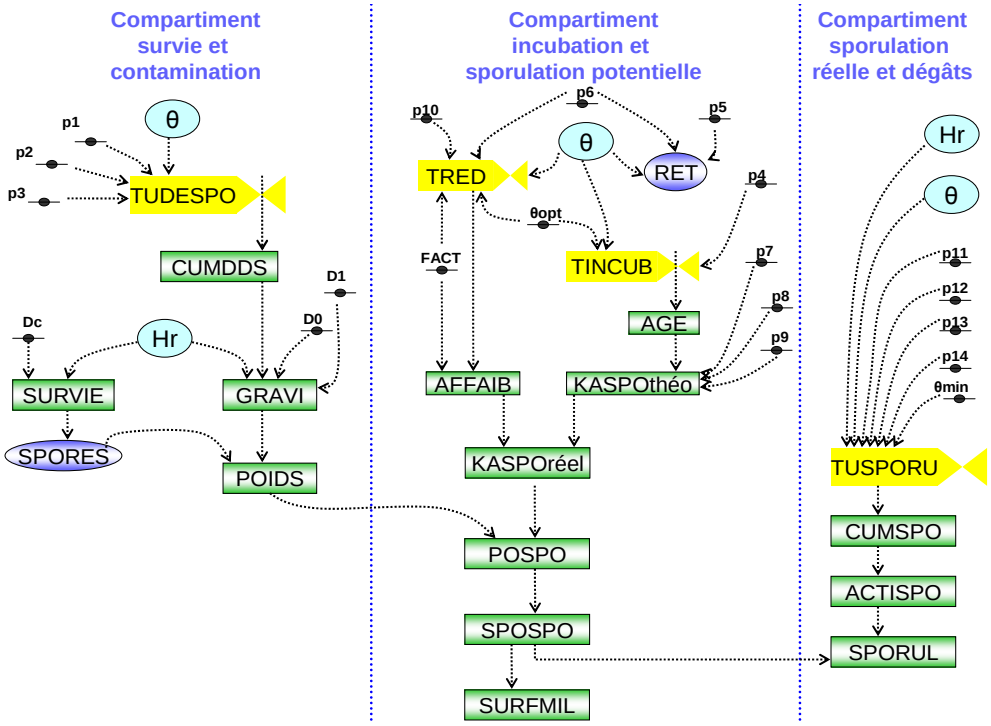

Figure 2.15 Diagramme de Forrester du modèle Milsol (Ladeveze, 1988). Les traits bleus en pointillés matérialisent les subdivisions des compartiments. Les flèches en pointillés représentent les flux d'information. Les rectangles verts correspondent aux variables d'état, les ovales bleu ciel représentent les variables d'entrée, les violets correspondent aux autres variables d'état intermédiaires. La forme en clapet (valve) représente les taux d'accroissement ou de réduction des unités de développement. Les petits ovales noirs représentent les paramètres. Se référer au tableau 2.3 pour la définition des symboles.

Tableau 2.3 Acronymes et description des composantes de Milsol (Ladeveze, 1988)

Acronyme	Unité	Description
		Compartiment Survie et Contamination
		Paramètres
D0	-	Degré de développement pour le début de la germination (=100)
D1	-	Degré de développement pour taux de contamination totale (=150)
Dc	-	Degré de développement pour taux de survie nul (=100)
p1	$h^{-1}\,°C^{-1}$	Coefficient d'unités de développement de spores $\theta \leq 18$ °C (=0.5)
p2	h^{-1}	Coefficient d'unités de développement de spores $\theta \leq 18$ °C (=1.0)
p3	h^{-1}	Coefficient d'unités de développement de spores $\theta > 18$ °C (=10)
		Variables d'entrée
Hr	%	Humidité relative
θ	°C	Température moyenne horaire
		Variables d'état
CUMDDS	-	Degré de développement des spores
GRAVI	-	Proportion de spores ayant germé
POIDS	-	Nombre de spores contaminatrices
SPORES	-	Nombre de spores issues de la contamination primaire
SURVIE	-	Taux de survie des spores
TUDESPO	h^{-1}	Taux d'accroissement des unités de développement
		Compartiment Incubation et Sporulation potentielle
		Paramètres
FACT	-	Maximum du potentiel de sporulation
p4	$h^{-1}\,°C^{-1}$	Coefficient d'unité d'incubation (=0.05)
p5	$h^{-1}\,°C^{-1.5}$	Coefficient d'unité d'incubation (=0.025)
p6	-	Coefficient d'unité d'incubation (=1.5)
p7	-	Coefficient d'unité d'incubation (=75)
p8	-	Coefficient d'unité d'incubation (=150)
p9	-	Coefficient d'unité d'incubation (=225)
p10	$h^{-1}\,°C^{-1.5}$	Coefficient du retard sur le développement (=0.004)
θ opt	°C	Température optimale pour l'incubation (=18)
		Variable d'entrée
θ	°C	Température moyenne d'une demi-journée
		Variables d'état
AFFAIB	-	Degré de réduction du potentiel de sporulation
AGE	-	Degré de développement du mycélium dans les tissus
KASPOréel	-	Potentiel de sporulation réel
KASPOthéo	-	Potentiel de sporulation théorique
POSPO	-	Sporulation potentielle des lésions
RET	h^{-1}	Retard sur la croissance
SPOSPO	-	Sporulation potentielle de tous les cycles
TINCUB	h^{-1}	Taux d'accroissement des unités d'incubation
TRED	h^{-1}	Taux de réduction du potentiel de sporulation
		Compartiment Sporulation réelle
		Paramètres
p11	$°C^{-2}$	Coefficient d'unités de développement de la sporulation (=0.009)
p12	-	Coefficient d'unités de développement de la sporulation (=2)
p13	h^{-1}	Coefficient d'unités de développement de la sporulation (=1)
p14	$h^{-1}\,°C^{-1}$	Coefficient d'unités de développement de la sporulation (=0.037)
θ min	°C	Température minimum pour la sporulation (=3)
		Variables d'entrée
Hr	%	Humidité relative
θ	°C	Température moyenne horaire
		Variables d'état
ACTISPO	-	Activité de sporulation
CUMSPO	-	Nombre d'unités de développement de la sporulation
SPORUL	-	Nombre de spores prêtes à être disséminées
TUSPORU	h^{-1}	Taux d'accroissement des unités de développement de la sporulation

c) Sporulation réelle

La sporulation réelle est représentée par la variable SPORUL ([SPORUL] = 1) et elle correspond au nombre de spores produites et prêtes à être dispersées.

*SPORUL = ACTISPO * SPOSPO* Equation 2.23

- **Quatrième compartiment : dispersion des spores**

Milsol a pris en compte les travaux de Hirst en 1955, cités par Guntz (1959) qui confirment que la dispersion des spores est étalée pendant la période diurne. Il s'agit de la libération des spores produites le jour et la nuit précédant. On considère arbitrairement que toutes les spores sont libérées à midi. Ladeveze (1988) spécifie que cette dispersion dépend de la maturation des spores en présence de lumière et de leur détachement des sporangiophores en condition d'hygrométrie faible.

Les données climatiques sont enregistrées dans des fichiers climatiques qui sont transformés en fichiers de séquences favorables et défavorables. Le modèle Milsol ajoute une information quantitative aux informations données par le modèle de Guntz-Divoux. Il calcule la date et l'importance des contaminations. Les risques de contamination sont calculés toutes les 12 heures au lieu de 24 heures pour son aîné, et la sévérité varie de manière continue entre 0 et 1 au lieu de 3 niveaux de sévérité. L'intensité de sporulation est également calculée, l'évolution globale de la maladie est donnée par ACTISPO et l'évolution du cycle par POSPO, ce qui n'était pas donné par le modèle de Guntz-Divoux.

Le modèle Milsol prévoit la variable SPOSPO (qui correspond au nombre de spores potentiellement produites par les tissus contaminés). Nous avons rajouté (Figure 2.15) une autre variable intitulée SURMIL (Surface mildiousée) qui donne la taille de lésion correspondante. Nous avons utilisé des données expérimentales de l'Inra – UMR APBV de Ploudaniel et UMR BiO3P de Rennes-Le Rheu dont les résultats ont montré que la densité de sporanges était de 1.77 10^4 cm^{-2} de lésion en moyenne pour la variété Bintje. Nous utilisons alors cette donnée pour convertir le nombre de spores en une taille de lésion.

2.3.3. Modèle de perte de rendement

Ce module de fonction de dommage constitue l'objet du chapitre 4, qui est un article publié dans la revue « Plant disease ». On peut toutefois remarquer que bien que la température moyenne journalière (moyenne, mini, maxi) soit un déterminant essentiel du développement de l'agent pathogène et de la nuisibilité (chapitre 4), le concept de temps thermique n'est pas mobilisé, ni dans le modèle épidémiologique retenu (Ladeveze, 1988), ni dans le modèle de nuisibilité (Shtienberg *et al.*, 1990). Ce concept, largement utilisé en agronomie est en revanche mobilisé dans le modèle de culture Spudgro (Johnson *et al.*, 1986).

2.3.4. Modèle de dispersion

a) Le modèle de Scherm

Ce modèle prévoit la concentration de spores (notée y) à une distance s d'une source ponctuelle d'émission et à un instant t. Cette concentration est calculée par la formule suivante (les symboles utilisés dans ce modèle sont listés dans le tableau 2.4) :

$$y(s,t) = \frac{1}{2\pi\left(\frac{v_0}{r}\right)^2}\exp\left(rt - \frac{sr}{v_0}\right) \qquad \text{Equation 2.24}$$

Tableau 2.4 Symboles et description des variables du modèle de Scherm (1996)

Symbole	Unité	Description
		Constante
π	-	Rapport entre le périmètre d'un cercle et son diamètre
		Variables d'entrée
r	unité$^{-1}$ j^{-1}	Taux d'infection
s	M	Distance à la source
t	J	Temps
v_0	m j^{-1}	Vitesse (frontal) de propagation
		Variable d'état
y	m^{-2}	Concentration de sporanges

La vitesse de propagation v_0 est fonction de l'échelle épidémique (Tableau 2.5) de Heesterbeek et Zadocks (1987) qui détermine que :

- une épidémie de classe zéro (0) est une épidémie se déroulant sur une saison de culture unique et concernant un champ ou une parcelle définie
- une épidémie de premier ordre couvre une seule saison de culture mais des larges surfaces (plusieurs champs)
- une épidémie de second ordre est une épidémie causée par une maladie polyétique couvrant de larges surfaces.

Tableau 2.5 Vitesse de propagation des spores en fonction de l'échelle épidémique

Echelle épidémique	Echelle temporelle t	Echelle spatiale s	Vitesse de propagation v_0	Références
Ordre zéro	4 semaines	30 m	3.7 m j^{-1}	Minogue et Fry, 1983
Premier ordre [a]	3 mois et demi	800 km	~ 7.5 10^3 m j^{-1}	Bourke, 1964
Premier ordre [b]	2 mois et demi	450 km	~ 6.0 10^3 m j^{-1}	Stevens, 1933
Second ordre [c]	7 mois et demi	1500 km	~ 6.6 10^3 m j^{-1}	Stevens, 1933

a Epidémie en Europe en 1845

b Epidémie aux Etats-Unis en 1843

c Epidémie aux Etats-Unis de 1843 à 1845

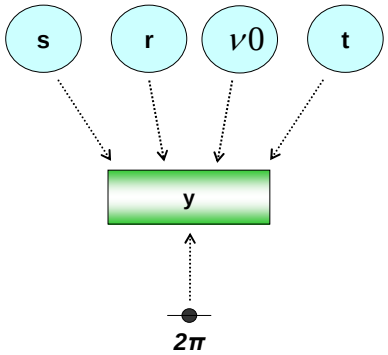

Figure 2.16 Diagramme de Forrester du modèle de dispersion de Scherm (1996). Le rectangle vert correspond à la variable de sortie (concentration en spores en tout point de l'espace), les ovales en bleu ciel représentent les variables d'entrée. Le petit ovale noir représente le paramètre mathématique du modèle. Se référer au tableau 2.4 pour la définition des symboles.

b) Simulation réalisée avec le modèle

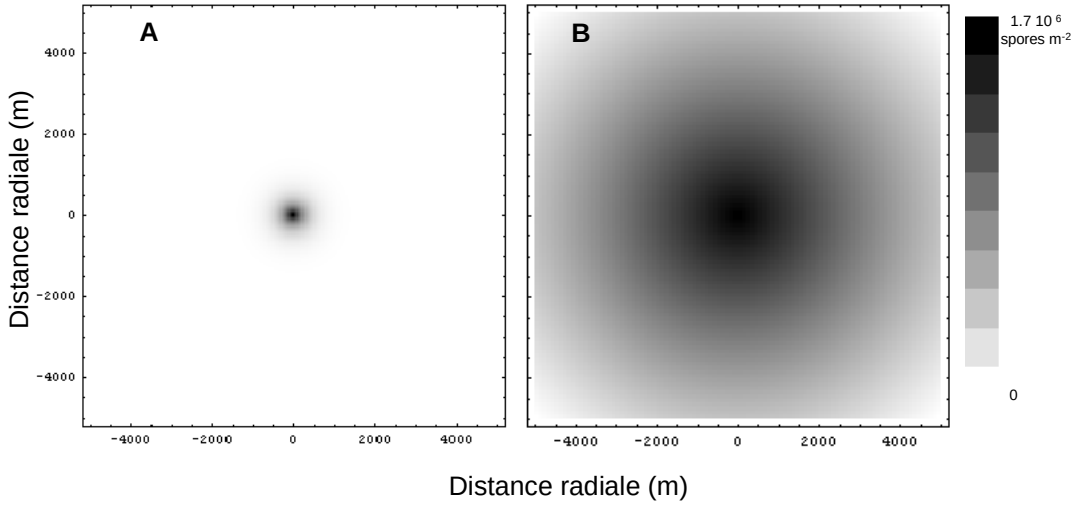

Figure 2.17 Visualisation à l'aide du logiciel Mathématica 5.2 d'un exemple de dispersion avec un vent isotrope calculé avec le modèle de Scherm (1996) avec un taux d'infection r = 0.42 j^{-1} ; une vitesse de propagation v_0 = 6.0 10^3 $m.j^{-1}$; un temps de simulation t = 100 jours et une distance s = 5000 m. A représente l'état au début de la simulation (t = 1 jour). B représente l'état à la fin de la simulation (t = 100 jours). Le dégradé en noir et blanc représente la concentration de spores d'un point situé à une distance s de la source.

Ce modèle de Scherm (1996) peut être utilisé comme modèle de base pour représenter la dispersion dans SIPPOM-de-terre. En effet, il permet de déterminer le taux de dépôt des spores à une distance donnée d'une source (Figure 2.17). L'espace peut donc être décomposé en un ensemble de pixels contenant des sources d'inoculum ou des surfaces foliaires susceptibles d'être infectées. Comme dans SIPPOM-WOSR (Lô - Pelzer, 2008), ou Anthracnose Tracer (Diggles *et al*, 2002) on considère que l'inoculum primaire est émis au centre des pixels sources (Figure 2.17). Le nombre de spores reçues par un pixel cible dépend de sa distance à la source, et de l'orientation du vent. Le nombre moyen de spores déposées par unité de surface d'un pixel cible (noté D) peut alors être calculé par la formule :

$$D = \frac{1}{\left(l_f - l_i\right)} \int_{l_i}^{l_f} d\left(x\right) dx \qquad \text{Equation 2.25}$$

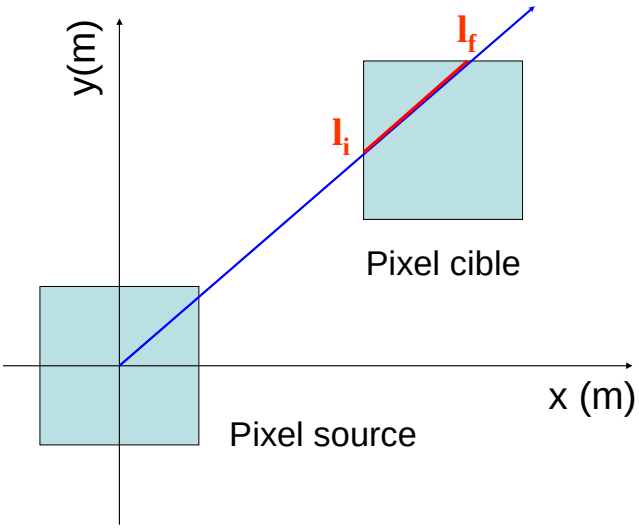

Figure 2.18 Segment (trait rouge) représentant le dépôt de spores sur un pixel cible à partir d'un pixel source. La flèche bleue représente la direction du vent.

2.3.5. Modèle de production d'inoculum primaire

Nos recherches bibliographiques et l'expertise de spécialistes français ont permis de montrer qu'aucun modèle de ce type n'était disponible au début de notre travail de thèse pour *P. infestans*. Cependant, les mécanismes de production d'inoculum primaire sont bien connus des spécialistes (cf. paragraphe 1.2.2). Nous avons donc mis l'accent au cours de notre travail sur le développement d'un modèle qui simule la quantité d'inoculum primaire à partir des principales sources. C'est ce qui fera l'objet du chapitre 3 du présent document.

2.3.6. Modèle génétique

C'est le module génétique de SIPPOM-WOSR (Lô-Pelzer, 2008) qui a été utilisé pour implémenter SIPPOM-de-terre. Il présente le défaut de se baser, en ce qui concerne le végétal, sur une résistance variétale spécifique (monogénique) alors que nous avons vu dans le chapitre 1 que ce type de résistance ne correspondait plus aux objectifs actuels des sélectionneurs de pommes de terre qui cherchent plutôt, en matière de résistance au mildiou, à cumuler un ensemble de QTL/allèles favorables dans le même fond génétique conduisant à une résistance polygénique partielle mais plus durable. Cependant, nous avons fait le choix de

rester sur le module génétique d'origine car i) certains gènes de type R (ou certaines combinaisons de gènes de type R) utilisé(e)s chez la pomme de terre restent encore efficaces sur le terrain alors qu'ils sont déployé(e)s depuis plusieurs années, ii) de nouveaux gènes R ont été plus récemment identifiés chez un certain nombre d'espèces apparentées (autre que *S. demissum*, source initiale des gènes R) et sont en cours d'introduction dans l'espèce cultivée par croisements sexués ou cisgénèse. Le déploiement raisonné et la durabilité de ces nouveaux gènes restent donc des enjeux importants pour la culture de pomme de terre.

Outre la migration du pathogène, le module génétique de SIPPOM-WOSR prend en compte la sélection et la recombinaison qui agissent sur la taille et la structure des populations pathogènes. Ceci permet de simuler des stratégies qui limitent les pressions de sélection exercées sur les populations pathogènes. Hormis la migration qui sera prise en charge par le modèle de dispersion de Scherm (1996), la structure proposée dans SIPPOM-WORS est donc conservée dans SIPPOM-de-terre notamment en ce qui concerne la sélection et la recombinaison, car ces formalismes sont génériques (Lô-Pelzer *et al*., 2010) et adaptés aux situations de relations hôtes/parasites fonctionnant sur un mode gène pour gène.

2.3.6.1. Formalisation de la sélection

Le profil de résistance d'un cultivar est représenté par un vecteur formé par un ensemble n d'éléments R_i (gène majeur i pour la résistance spécifique). R_i peut prendre le caractère « OUI » quand elle possède le caractère de résistance ou le caractère « NON » sinon. En parallèle, un pathogène est caractérisé par un vecteur formé de n éléments A_i (gène d'avirulence ou pas, correspondant au gène de résistance spécifique R_i de la plante hôte). A_i prend le caractère « OUI » quand il possède le caractère d'avirulence associé à la résistance de son hôte, et « NON » sinon. Pour un pathosystème comportant n résistances spécifiques, le nombre de pathotypes possible vaut donc 2^n. Quand un pathogène disposant du gène d'avirulence associé au gène de résistance spécifique de la plante, il y a reconnaissance « gène pour gène » définie par Flor (1971). La plante engage une série de signaux de mécanismes de défense et produit une réaction d'hypersensibilité au niveau du point d'impact du pathogène. C'est uniquement dans ce cas qu'il y a résistance de la plante. Dans tous les autres cas, il y a infection (Tableau 2.6).

Pour une résistance spécifique définie, c'est donc le produit du caractère OUI marquant sa résistance variétale par le caractère OUI de la présence du gène d'avirulence associé chez le pathogène qui donne la valeur zéro signifiant l'absence d'infection. Dans tous les autres cas, c'est la valeur 1 signifiant que l'infection sera observée.

Tableau 2.6 Représentation de la relation gène pour gène (d'après Flor ; 1971)**.**

		Plante hôte	
	Résistance spécifique R / Gène d'avirulence A	NON	OUI
Pathogène	NON	Pas de reconnaissance → infection = 1	Pas de reconnaissance → infection = 1
	OUI	Pas de reconnaissance → infection = 1	Reconnaissance → infection = 0

Pour savoir si un pathotype donné infecte ou pas une plante, il faut regarder la compatibilité de chacune des résistances spécifiques présentes et des gènes d'avirulence du pathotype considéré. On code $R_j = 1$ si la résistance spécifique j est présente. On code $R_j = 0$ si la résistance spécifique j est absente. De même, pour le pathotype i, on code $A_{ij} = 1$ si le gène d'avirulence j est présent et A = 0 si le gène d'avirulence est absent. On calcule une variable représentant l'incompatibilité entre le pathotype et le cultivar considéré. Cette variable, notée I_i pour le $i^{ème}$ pathotype, est égale à la somme des produits de chacun des n éléments R_j représentant les résistances spécifiques et des variables A_{ij} représentant le gène d'avirulence j du pathotype i. Si I_i est égal à zéro, le pathotype et le cultivar sont compatibles et il y a infection.

$$I_i = \sum_{j=1}^{j=n} R_j A_{ij} \qquad \text{Equation 2.26}$$

Ainsi, la proportion d'individus susceptibles d'entraîner une infection vaut :

$$F_{compatible} = \sum_{i=1}^{i=2^n} f_i \delta_{I_i 0}$$ Equation 2.27

Avec f_i : fréquence du pathotype i donné ; δ, symbole de Kronecker (δ_{xy} = 1 si x = y, δ_{xy} = 0 sinon).

Une parcelle donnée peut recevoir des spores de différents pathotypes provenant de différentes sources. Ces spores sont caractérisées par un nombre et par les fréquences f_i des différents pathotypes. Il suffit alors de sommer l'ensemble des pathotypes provenant des différentes sources pour obtenir le nombre de spores reçues ainsi que la nouvelle distribution des fréquences f_i des pathotypes.

2.3.6.2. Formalisation de la recombinaison

En ce qui concerne la recombinaison, elle permet l'apparition dans les descendances de nouvelles combinaisons des caractères parentaux. Elle peut donc avoir une influence sur la vitesse de contournement des résistances spécifiques par l'agent pathogène. SIPPOM permet de simuler la recombinaison de 2 ou 3 (au maximum) gènes d'avirulence. Pour cela, il possède un coefficient représentant la liaison physique entre les gènes. Ce coefficient est nul dans le cas où les deux gènes sont complètement liés, ce qui veut dire qu'il n'y pas de recombinaison possible. Il vaut 0.5 si les deux gènes sont indépendants. Les éléments du vecteur représentent la présence (1) ou l'absence (0) du gène d'avirulence.

3. VOLunteer POtato Numerical Estimator (VOLPONE), a model that simulates the dynamics of volunteer potato density and Leaf Area Index

Jean-Noël Aubertot[a], Toky Rakotonindraina[a], Roselyne Corbière[b], Catherine Chatot[c], Valérie Pinchon[d], Pauline Lasue[d], Frédérique Aurousseau[e], Emmanuel Guillery[f], Yvon Pouliquen[f], Ludovic Dubois[g], Denis Gaucher[h], Olivier Marloie[i], Jean-Eric Chauvin[j]

[a] INRA, UMR 1248 AGIR, BP52627, F-31326 Castanet Tolosan Cedex, France.
Jean-Noel.Aubertot@toulouse.Inra.fr, trakoton@toulouse.Inra.fr
[b] INRA, UMR1349 IGEPP, F-35653 Le Rheu CEDEX.
Roselyne.Corbiere@rennes.Inra.fr
[c] GERMICOPA R&D, Kerguivarch, F-29520 Châteauneuf du Faou, France.
catherine.chatot@germicopa.fr
[d] FREDON de Picardie, 19 bis rue Alexandre Dumas, F-80092 Amiens CEDEX 3, France.
vpinchon.fredonpic@wanadoo.fr, plasue.fredonpic@orange.fr
[e] COMITE NORD, F-76110 Bretteville du grand Caux, France.
frederique.aurousseau@comitenordplant.fr
[f] BRETAGNE PLANTS, Roudouhir, F-29460 Hanvec, France.
e.guillery@plantsdebretagne.com, y.pouliquen@plantsdebretagne.com
[g] DRAAF-SRAL Nord Pas de Calais, F-62750 Loos en Gohelle, France.
Ludovic.Dubois@agriculture.gouv.fr
[h] ARVALIS – Institut du Végétal, F-91720 Boigneville, France.
d.gaucher@arvalisinstitutduvegetal.fr
[i] INRA, UMR 1114 EMMAH, Domaine Saint Paul, F-84914 Avignon, France.
olivier.marloie@avignon.Inra.fr
[j] INRA, UMR1349 IGEPP, F-29260 Ploudaniel, France.
Jean-Eric.Chauvin@rennes.Inra.fr

Corresponding author: Jean-Noël Aubertot, INRA, UMR 1248 AGIR, BP52627, F-31326 Castanet Tolosan Cedex, France. E-mail: Jean-Noel.Aubertot@toulouse.Inra.fr; Tel: +33 (0)5 61 28 50 21, Fax: +33 (0)5 61 76 55 37

Résumé

Les repousses de pomme de terre représentent une réelle préoccupation dans les zones de culture. Ces repousses sont en effet considérées comme des mauvaises herbes, très compétitives pour les autres cultures avec lesquelles elles sont présentes dans les champs cultivés. Mais elles constituent également des hôtes pour les principaux agents pathogènes (*e.g. Phythophthora infestans*) et pour la plupart des virus de cette culture, des réservoirs pour les ravageurs (*e.g.* doryphore) et les diverses espèces de nématodes. Un modèle, appelé « VOLPONE : VOLunteer POtato Numerical Estimator », a été développé pour prédire la densité de ces repousses de pomme de terre, leur indice de surface foliaire (LAI) et leur biomasse, qu'elles soient issues des champs ou des tas de déchets. VOLPONE a été développé à partir de connaissances et données publiées dans la littérature et de modèles préexistants. Les variables d'entrée de VOLPONE sont les pratiques culturales (densité de plantation, cultivar utilisé, applications d'herbicides, taille du pas de chaîne de la récolteuse, séquence des cultures, travail du sol, options de gestion des tas de déchets (bâchage ou non, traitement à la chaux ou non) et les conditions météorologiques (température minimale et maximale journalière du sol à - 10 cm de profondeur). La densité théorique des repousses est calculée en fonction des pratiques culturales, y compris le choix des cultivars. Cette densité théorique est ensuite diminuée par un certain nombre de processus tels que l'action du gel sur la mortalité des tubercules restant dans le sol, la concurrence avec les cultures subséquentes, les applications d'herbicides. Pour les tas de déchets, l'action du gel, le bâchage ou non, ainsi que le traitement ou non à la chaux constituent les facteurs de réduction. La densité réelle ainsi obtenue est ensuite intégrée dans un modèle de culture dynamique simple nommé « Spudgro ». Ce dernier est utilisé pour prédire la dynamique (LAI) et la biomasse de la pomme de terre. Un ensemble de données observées sur le terrain (depuis 2007 jusqu'en 2011) de densités de repousses dans les champs (0 à 38 tiges m^{-2}) et sur les tas de déchets (de 0 à 212 tiges m^{-2}), a été récolté dans trois principaux bassins de production de pommes de terre en France : le Nord, la Picardie et la Bretagne. Cet ensemble de données a été utilisé pour évaluer la qualité prédictive globale de Volpone. Celle-ci est très correcte (Efficience = 0,94; Root Mean Square Error de prédiction = 12,7 m^{-2}; biais = 165,6 m^{-2}). Cette étude fournit ainsi des références utiles sur la dynamique de repousses de pommes de terre dans les champs et sur les tas de déchets. VOLPONE peut maintenant être utilisé pour: i) aider à la conception des stratégies de contrôle des repousses de pommes de terre; ii) aider à réaliser l'intégration des modèles spatialement explicites pour représenter les effets des pratiques culturales et des conditions météorologiques sur la gestion durable du mildiou de la pomme de terre.

3.1. Abstract

Volunteer potatoes are a major concern in potato growing areas. Not only are they weeds for other field crops but they also host various pests: major pathogens such as *Phythophthora infestans*; most potato viruses; insects such as Colorado potato beetle and various nematode species. In addition, potato waste piles can also be major reservoirs for some of these pests at the landscape level, if not managed properly. A model, named VOLunteer POtato Numerical Estimator (VOLPONE), was developed to predict potato volunteer density, Leaf Area Index (LAI) and biomass in both in fields and potato waste piles. VOLPONE was developed using published data, and models. VOLPONE's input variables describe cropping practices and weather. Input variables describing cropping practices are: planting density, cultivar, herbicide applications, potato use (which determines the harvester chain size), crop sequence, tillage, and waste pile management options (no management, pile sheeting date or lime treatment date). Weather is described by the minimum and maximum daily temperature at -10 cm below soil surface. For each potato crop in the crop sequence, a theoretical potato density is calculated as a function of cropping practices, including cultivar choice. The vertical displacement of tubers left after harvest is represented using a matrix sub-model. This theoretical volunteer potato density is thereafter decreased by a number of processes: frosting, competition with succeeding crops, herbicide applications. For potato waste piles, only frosting, sheeting and lime treatment were considered as reducing factors. Once the actual number of volunteer potato density is determined, Spudgro, a simple dynamic crop model is used to predict the dynamic of potato LAI and biomass. A function describing the survival rate of potatoes as a function of thermal time and tuber biomass was developped. In addition, a physical model was develop to calculate thermal time under a given temperature threshold at any soil depth. A dataset on volunteer potato density in fields (0 to 38 stems m^{-2}) and waste piles (0 to 212 stems m^{-2}) was created using observations in the three main potato growing areas in France: North, Picardy and Brittany for five years (2007-2011). The adopted sampling strategy was determined using stochastic simulations and hypotheses on volunteer potato spatial distribution and density. This dataset was used to assess the overall predictive quality of VOLPONE, whereas independent data were used to assess the predictive quality of sub-models created to design VOLPONE. The overall predictive quality of VOLPONE was good (Efficiency = 0.94; Root Mean Square Error of Prediction = 12.7 m^{-2}; bias = 165.6 m^{-2}). This study provides useful references on volunteer potato dynamics in commercial fields and waste piles. VOLPONE can now be used to: i) help design control strategies of volunteer

potatoes; ii) help develop integrated spatially explicit models to represent the effects of cropping practices and weather on one or various pests on potato.

Keywords: *Solanum tuberosum*, tuber, cultural control, Integrated Pest Management, volunteer, waste piles, cropping system.

3.2. Introduction

Wherever potatoes are grown extensively, volunteer potatoes are a major concern for crop management. Volunteer potatoes may arise from true seed (Askew, 1993) but the main source comes from tubers remaining in potato field following harvest or in waste piles from tubers in outgrade piles and discard heaps (Boydston and Seymour, 1994). Their density depends on a combination of factors such as unsuitable harvesting machinery, no harvest of too small sized tubers, short crop sequences, following crops that do not fully cover soil, and cold temperatures (Cooke *et al.*, 2011). Tubers can survive (and subsequently emerge) in production situations with mild winters or where tubers are buried deeply enough not to be exposed to cold lethal temperatures (Lutman, 1977; Boydston *et al.*, 2006). Potato volunteers are highly competitive with rotational crops for light, water and nutrients (Boydston and Seymour, 1994). This leads to significant yield losses (*e.g.* Williams *et al.*, 2007). They also can also alter the quality of harvests (Orson, 1993; Boydston and Seymour, 2002). In commercial and seed potato fields, volunteer potatoes can cause cultivars' contamination and rejection of certification and (Ogilvy *et al.*, 1989). Volunteer potatoes (also called groundkeepers) are therefore a serious weed problem for several subsequent years for most crops succeeding potato such as wheat (Ogilvy *et al.*, 1989); green peas and onion (Williams *et al.*, 2005), carrot (Williams and Boydston, 2006), sugar beet (Nieuwenhuizen *et al.*, 2007; Nieuwenhuizen *et al.*, 2010), corn (Boydston *et al.*, 2008). The control of volunteer potatoes is difficult because of tubers' ability to resprout in response to multiple managements like tillage and applications of currently registered herbicides (Boydston and Seymour, 2002; Newberry and Thornton, 2007; Williams *et al.*, 2004). Managing volunteer potato requires a lot of investment in time and costs of up to 500 $ per ha (Boydston and Williams, 2003).

In addition to causing direct crop losses, excess of volunteer potatoes jeopardizes the phytosanitary status in any potato growing area by acting as a reservoir or an uncontrolled

host for most potato diseases and animal pests. It is well known that volunteer potatoes act as reservoirs for fungal pathogens, especially for *Phythophthora infestans*, the causal agent of potato late blight (Boydston, 2004; Zwankhuizen *et al.*, 1998), for potato insects (*e.g.* Colorado potato beetle), and nematodes (*e.g. Globodera* spp). Volunteer potatoes are also the main overwintering host and the primary inoculum source for most potato viruses (*e.g. Potato leafroll virus*, Lutman, 1977; Mojtahedi *et al.*, 2003).

Little is known about the dynamic of volunteer potatoes whereas it is a key process to consider when coping with agricultural practice changes, national regulations to limit the use of pesticides, climate change (especially for winter temperatures), and the evolution of plant pathogens and animal pests. Thus, it is necessary to better analyze and to model the dynamics of volunteer potatoes in order to help design adapted management strategies. More specifically, the development of Decision Support Systems, namely DDS's that help trigger fungicide applications requires information on the actual beginning of the late blight epidemics, i.e. on the primary sources of inoculum. The very initial source of inoculum to the epidemics of late blight is still subject to hypotheses: latent infested seeds, randomly dispersed and uncontrolled infested volunteers or aggregated on waste piles, soil-borne oospores: the respective share of these different potential sources of inoculum still has to be quantified (Cooke *et al.*, 2011; Hannukala, 2012).

The aim of this study is to present a new model, named VOLunteer Potato Numerical Estimator (VOLPONE[3]), that aims at predicting the dynamics of volunteer potatoes in a wide range of production situations as a function of cultural practices (including cultivar choice) and weather conditions. The development of VOLPONE is based on published data and sub-models. Its predictive quality has been assessed using a dataset of potato volunteer density observations in French commercial fields and waste piles. VOLPONE can be used by a large audience ranging from researchers specialized in agronomy, weed science, phytopathology entomology, nematology, virology, or crop protection, to farmer advisers.

[3] *Beyond the acronym, VOLPONE ("sly fox" in Italian) is also a play by Ben Jonson first produced in 1606, contemporaneously with the introduction of potato in Europe.*

3.3. Material and Methods

3.3.1. Basic principles of VOLPONE

VOLPONE is a model that simulates the dynamic of volunteer potatoes as a function of cropping practices and weather in commercial fields and on waste piles. First, the potential volunteer density is calculated. Second, all major factors causing volunteer death are represented to reduce this potential density for the first period of emergence. Third, potato volunteer LAI and biomasses are computed using the Spudgro crop model (Johnson *et al.*, 1986). VOLPONE is a deterministic dynamic model which works with a daily time step. It does not consider explicitly spatial heterogeneity within commercial fields or potato waste piles. However, such heterogeneity can be easily represented by performing a set of simulations for each homogenous zone (in terms of input variables) of the considered spatial unit (*i.e.* a field or a waste pile). Simulations can be performed over several years provided that users can correctly describe input variables. Figure 3.1 represents the functional diagram of VOLPONE. The dynamics of volunteer potato density, biomass and LAI are predicted as a function of cropping practices and weather. Depending on the type of spatial unit considered (field or potato waste pile), the potential volunteer density is calculated as a function of agricultural practices: cultivar, planting density and harvester chain size for commercial fields and cultivar use, potato caliber for potato waste piles. In the case of the randomly dispersed volunteers, the vertical tuber displacement sub-model predicts the amount of tubers in the soil layer susceptible to frosting. Then, various reducing factors are considered to calculate the actual volunteer density: crop sequence, application of herbicides and growth regulator, for fields; date of pile creation, application of growth regulator, date of sheeting or liming for waste piles. A frosting sub-model then determines the actual density of volunteer potatoes using minimum and maximum daily soil temperatures in the upper soil layers. The dynamics of volunteer potato density, biomass and LAI are then predicted with the well established crop model Spudgro (Johnson *et al.*, 1986). VOLPONE was coded using Microsoft Visual Basic 6.3 (Microsoft, 2003).

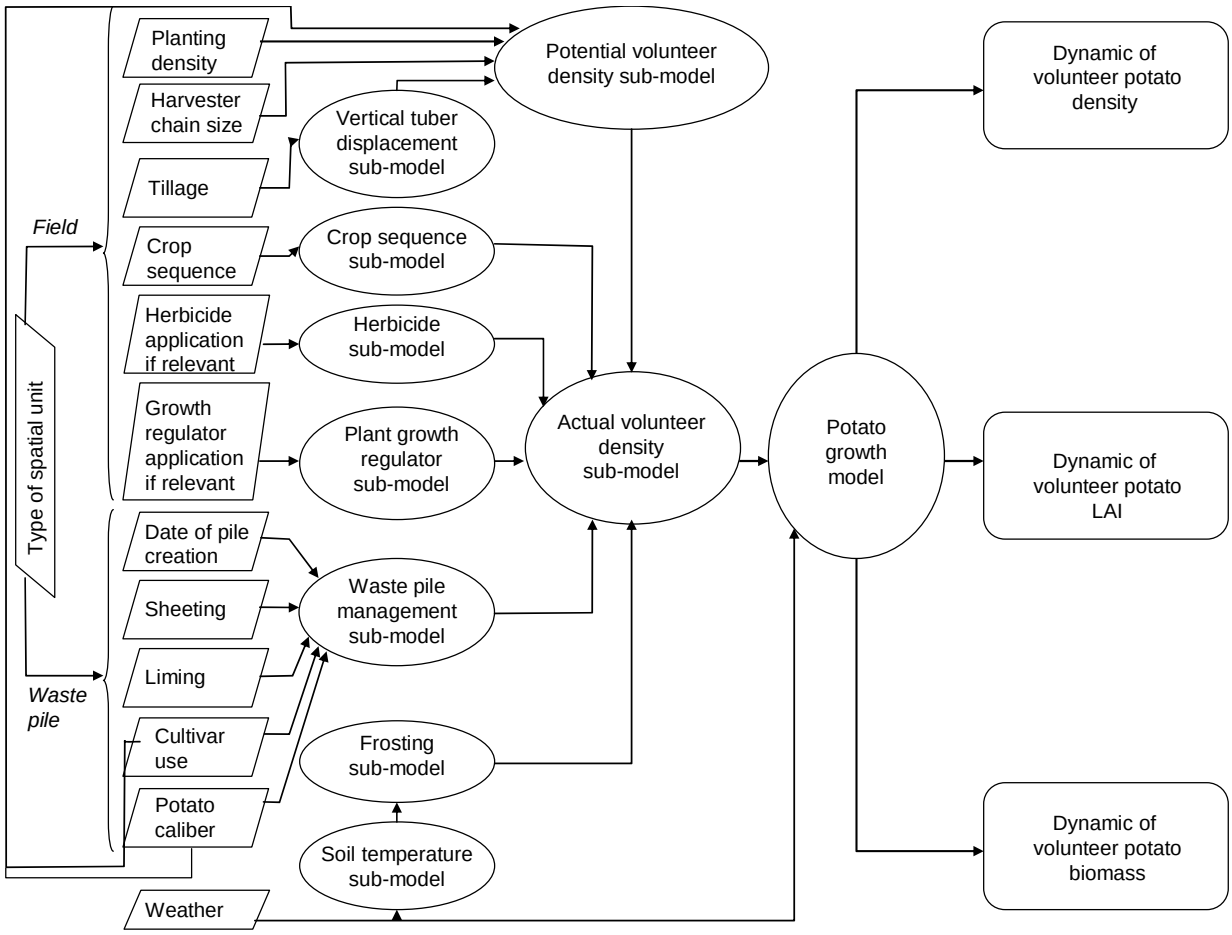

Figure 3.1 Functional diagram of Volpone. Each shape represents a component of the model. ▱ represents input variables; ⬭ represents sub-models; ▭ represents state variables and ▢ represents output variables.

3.3.2. VOLPONE's submodels

3.3.2.1. Potential volunteer potato density sub-model

In fields

The density of potential potato volunteers after harvest *D(var)* is calculated by VOLPONE as the product of the density of tubers planted D_p by a multiplier coefficient (cultivar dependant) *m(var)*, the proportion of tubers that passes through the mesh at harvest (determined by the harvester chain size), and the number of eyes per tuber. The density of tubers remaining in the soil after harvest is calculated as follows:

$$D(\text{var}) = m(\text{var}) * Dp * \sum_{i=1}^{i=cs} \left[P_i(\text{var}) * n_{eyes}(i) \right] \qquad \text{Equation 3.1}$$

With $\sum_{j=1}^{j=n_{csc}+1} P_j(\text{var}) = 1$ Equation 3.2

The dimension, unit and description of the symbols used in equations 3.1 and 3.2 are given in Table 3.1. Default values for parameters $n_{eyes}(i)$ are given in Table 3.2. Default values for *m(var)* and $P_i(var)$ are given in Table 3.2. By default, the number of chain size classes is n_{csc} = 2. For *cs = 1*, the size of left tubers is < 35 mm; for *cs = 2*, the size of left tubers ranges 35-50 mm (Table 3.1 and 3.2).

In waste piles

The following equation is proposed to represent the potential density of volunteer potatoes *D(i)* in waste piles:

$$D(i) = D_{\max}(i) * n_{eyes}(i) \qquad \text{Equation 3.3}$$

where *i* is an integer index with 3 possible values characterizing the size of tubers; i=1: small tubers (<50 mm); i=2: medium tubers (50-100 mm); i=3: large tubers (>100 mm); $D_{max}(i)$ is the maximum number of tubers per surface unit ($D_{max}(i) = d_i^{-2}$, assuming that tubers are distributed according to a regular grid with one tuber per square cell of side d_i; numerical

values were set by expertise to: d_1 = 0.05 m; d_3 = 0.20 m; $d_2 = \frac{d_1 + d_3}{2}$ = 0.125 m, however, due to a higher non germination rate for small tubers, d_1 was multiplied by 1.5 in order to represent a reduction factor of about 2 in germination rate for small tubers; $n_{eyes}(i)$ is the number of available eyes to sprout per tuber (the bigger the tuber, the higher the number of eyes Ellissèche (1996), the following relationship was considered: $n_{eyes}(i)$ = i, see Table 3.2).

Table 3.1 Dimension and meaning of symbols in Equation 3.1

Symbol	Dimension	Description
		State variables
D(var)	L^{-2}	Number of tubers left after harvest per unit area of soil
$n_{eyes}(i)$	-	Number of eyes per tuber, size dependent. $n_{eyes}(1) = 1$, $n_{eyes}(2) = 2$
		Parameters
M(var)	-	Coefficient multiplier, variety dependent
Dp	L^{-2}	Planting density
		Input variables
I	-	Index characterizing the harvester chain size, ranging from 1 to n_{csc}
P_i (var)	-	Proportion of tubers left after harvest with a size class i
Cs	-	Variable characterizing the harvester chain size, integer value ranging from 1 to n_{csc}, characterizing the minimum size of harvested tubers
J	-	Index characterizing tuber size class, ranging from 1 to n_{csc} + 1
n_{csc}	-	Number of harvester chain size classes

Table 3.2 Number of eyes per tuber, coefficient multipliers and proportion of tubers in three classes size of potato for nine varieties. Standard errors are given in parentheses. m(var) and cs are defined in Table 3.1.

		Harvester chain size		
		Cs = 1	Cs = 2	
Variety	**n_{eyes}**	**1**	**1**	**2 (50-100)/3(>100)**
		Class size of tuber (mm)		
	Coefficient multiplier m(var) (sd)	**< 35**	**35 – 50**	**> 50**
Agata	12.91 (3.20)	0.08	0.32	0.60
Atlas	10.65 (0.49)	0.01	0.14	0.84
Binjte	16.92 (2.51)	0.19	0.26	0.55
Charlotte	16.74 (3.01)	0.18	0.57	0.25
Chérie	16.30 (1.13)	0.30	0.65	0.05
Elodie	08.54 (0.79)	0.06	0.41	0.53
Galante	25.56 (3.32)	0.28	0.63	0.09
Lady Christl	17.61 (0.01)	0.07	0.43	0.51
Saturna	13.68 (3.34)	0.07	0.93	0.00

Table 3.3 Origin of observed data used in Volpone

Location	Year	Variables observed	Explanatory variables	Elements observed
Brittany	2010	Density (stem number per m²) Presence or absence of late blight	Cultivar, Planting density Type of harvester Weather Tillage Soil type Herbicide application	30 plots minimum 20 quadrats per plot
Brittany	2011	Density (stem number per m²) Presence or absence of late blight	Cultivar, Planting density Type of harvester Weather Tillage Soil type Herbicide application	34 plots Minimum 20 quadrats per plot
Picardy	2011	Density (stem number per m²) Presence or absence of late blight	Date of pile creation Freezing effect Pile treatment (sheeting or not) Weather / germination	10 waste piles
North	2011	Density (stem number per m²) Presence or absence of late blight	Date of pile creation Freezing effect Pile treatment (sheeting or not) Weather / germination	24 waste piles
North	2009	Density (stem number per m²) Presence or absence of late blight	Date of pile creation Freezing effect	4 waste piles 2 notations 8 quadrats per pile
North	2010	Density (stem number per m²) Presence or absence of late blight	Date of pile creation Freezing effect	6 waste piles 3 notations 8 quadrats per pile
Picardy	2007-2008 2008-2009 2009-2010	Density (stem number per m²) Presence or absence of late blight	Freezing effect Cropping practices effect Hormone effect (Fazor) Tillage	60 plots

3.3.2.2. Tuber vertical displacement sub-model

About four-fifth of tubers left after harvest are buried in the 10-20 cm soil layer, the remaining being at soil surface or in the top 10 cm (Lumkes and Beukema, 1973; Lutman, 1974; Pérombelon, 1975). The probability of freezing during winter are greater for tubers close to soil surface (Lumkes and Beukema, 1973; Askew and Struik, 2007). In a mild winter and even a moderately hard winter, only tubers close to soil surface (tubers between 0 and 5 cm) are much more likely to experience lethal cold temperatures than tubers buried deeper (Lutman, 1974; Boydston *et al.*, 2006). It is therefore crucial to represent the effect of tillage on the vertical distribution of tubers.

A sub-model was developed to represent the effect of ploughing or non-inversion tillage on the vertical distribution of tubers in the soil. The model proposed is based on the matricial relationship proposed by Cousens and Moss, 1990:

$$\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & a_{14} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & a_{24} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} & a_{34} \\ a_{41} & a_{42} & a_{43} & a_{44} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_{1,t} \\ x_{2,t} \\ x_{3,t} \\ x_{4,t} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_{1,t+1} \\ x_{2,t+1} \\ x_{3,t+1} \\ x_{4,t+1} \end{pmatrix} \qquad \text{Equation 3.4}$$

where:

x_{ij} is the number of tubers in layer i before ($j=t$) or after ($j=t+1$) tillage operation (with 0-5 cm, 5-10 cm, 10-15 cm and 15-20 cm depth classes)

a_{kl} is the proportion of tubers moving from layer k to layer l after a tillage operation.

Cousens and Moss (1990) set up a field experiment to estimate the values of Equation 3.4 parameters for mouldboard ploughing and rigid-tine cultivation using colored plastic beads. The values they obtained are the following:

For ploughing:

$$\begin{pmatrix} a_{11}^p & a_{12}^p & a_{13}^p & a_{14}^p \\ a_{21}^p & a_{22}^p & a_{23}^p & a_{24}^p \\ a_{31}^p & a_{32}^p & a_{33}^p & a_{34}^p \\ a_{41}^p & a_{42}^p & a_{43}^p & a_{44}^p \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.02 & 0.21 & 0.37 & 0.29 \\ 0.11 & 0.27 & 0.26 & 0.10 \\ 0.40 & 0.30 & 0.20 & 0.12 \\ 0.46 & 0.21 & 0.18 & 0.48 \end{pmatrix}$$ Equation 3.5

For rigid-tine cultivation:

$$\begin{pmatrix} a_{11}^c & a_{12}^c & a_{13}^c & a_{14}^c \\ a_{21}^c & a_{22}^c & a_{23}^c & a_{24}^c \\ a_{31}^c & a_{32}^c & a_{33}^c & a_{34}^c \\ a_{41}^c & a_{42}^c & a_{43}^c & a_{44}^c \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.70 & 0.33 & 0.02 & 0.00 \\ 0.23 & 0.50 & 0.15 & 0.00 \\ 0.06 & 0.15 & 0.68 & 0.16 \\ 0.02 & 0.01 & 0.16 & 0.84 \end{pmatrix}$$ Equation 3.6

3.3.2.3. Soil temperature sub-model

In order to predict tuber freezing, it is necessary to calculate the temperature profile within the soil. Automatic weather station usually provide the minimum ($\theta_{\min}^{ref}$) and maximum ($\theta_{\max}^{ref}$) daily temperature at -10 cm. A soil temperature sub-model was developed in order to calculate the cumulated thermal time under a given lethal threshold temperature in a given soil layer as a function of the minimum and maximum daily temperature at -10 cm.

Adapting the equation proposed by Hillel (1982) to represent the annual variation of soil temperature, the daily variation of soil temperature at a depth z and time t can be estimated using the following sinusoidal function:

$$\theta(z,t) = \theta_m + Ae^{-\frac{z}{d}} \sin\left[\omega(t - t_o) - \frac{z}{d}\right]$$ Equation 3.7

With $\theta_m = \frac{\left(\theta_{\max}^{ref} + \theta_{\min}^{ref}\right)}{2}$; $A = \frac{\left(\theta_{\max}^{ref} - \theta_{\min}^{ref}\right)}{2}$; z is the depth from soil surface (where z = 0) on a vertical axis downward oriented; $\omega = \frac{2\pi}{24}$ h^{-1} is the daily frequency of thermal fluctuations; d is the damping depth of daily fluctuation with $d = \sqrt{\frac{2D_h}{\omega}}$ where D_h = 5.37 10^{-3} m^2 s^{-1} (McCann *et al.*, 1991); t_0 is the time lag indicating what time the soil surface temperature first

equals θ_m. In this study, entire days will be considered, so the temporality of the sinusoidal function will not matter, t_0 will be taken as 0 h to ease calculations.

The mean temperature in a soil layer between depths z_1 and z_2 (at soil surface, z =0 on a vertical axis directed downward) at a given day (day) and a given hour (h) from an initial time can therefore be calculated as:

$$\overline{\theta}_{z_1-z_2}(day,h)=\frac{1}{z_2-z_1}\int_{z_1}^{z_2}\theta(z,day,h)dz \qquad \text{Equation 3.8}$$

Which integrates analytically into:

$$\overline{\theta}_{z_1-z_2}(day,h)=$$
$$\frac{1}{z_2-z_1}\left(\frac{1}{2}\left(\theta_{\max}^{ref}(day)+\theta_{\min}^{ref}(day)\right)(z_2-z_1)+\frac{d}{4}\left(\theta_{\max}^{ref}(day)-\theta_{\min}^{ref}(day)\right)\right.$$
$$\left.*\left[e^{-\frac{z_2}{d}}\left(\cos\left[\omega(h-t_0)-\tfrac{z_2}{d}\right]-\sin\left[\omega(h-t_0)-\tfrac{z_2}{d}\right]\right)-e^{-\frac{z_1}{d}}\left(\cos\left[\omega(h-t_0)-\tfrac{z_1}{d}\right]-\sin\left[\omega(h-t_0)-\tfrac{z_1}{d}\right]\right)\right]\right)$$
Equation 3.9

Thermal time below a given temperature threshold θ_0 in the soil layer between depths z_1 and z_2 at a given day from an initial time can thus be written as:

$$TT_{z_1-z_2}(day,\theta_0)=\sum_{i_{day}=1}^{i_{day}=day}\sum_{i_h=0}^{i_h=i_{h\max}}\delta_{ij}\overline{\theta}_{z_1-z_2}(i_{day},i_h)\Delta t \qquad \text{Equation 3.10}$$

where i_{day} is an integer index over days, i_h is an integer index over the hours with i_{hmax} = 23 for i_{day} < day and i_{hmax} = h for i_{day} = day; δ_{ij} is the Kronecker symbol, with $i=j$ if $\overline{\theta}_{z_1-z_2}(i_{day},i_h)<\theta_0$ and $i\neq j$ if $\overline{\theta}_{z_1-z_2}(i_{day},i_h)\geq\theta_0$; Δ_t= 1 h.

3.3.2.4. Frosting sub-model

Potato tubers are susceptible to cold injuries under certain physical conditions that determine ice nucleation. Several studies aimed at characterising the mortality of tubers as a function of their physical environment (*e.g.* Wright and Taylor, 1921; Wright and Diehl, 1927; Boydston *et al*., 2006). Boydston *et al* (2006), citing several studies, reported that, in general, when soil

temperature reaches the freezing point (between -1.4 ° C and -1.5 ° C), a proportion of tubers are killed by frost. This proportion increases considerably when soil temperature is around -2.8 ° C. Lumkes and Sijtsma (1972) showed that a temperature of - 2.0 °C during 50 h start to kill potato tubers by frost, but these results do not allow developing a thermal time model of tuber mortality by frost. However, more recent studies conducted in Finland demonstrated that all tubers exposed to a temperature of only -0.2 ° C for more than 60 days were also killed by frost (Mustonen *et al.*, 2009). Further results on death rates of tubers in the soil showed that treatment during 72 h at -2°C resulted in a tuber mortality rate of 61.5% (SE ± 2.80) and 46.3 % at -2.5°C (SE ± 4.79). The survival of tuber at -3°C during 72 h was 8.2% (SE ± 2.77) (Mustonen *et al.*, 2009). These results were used to build the frosting sub-model of VOLPONE:

$$\begin{cases} S_{frost} = 0 & if\ TT_{z_1-z_2}(day,\theta_0) < TT_{Lethal} \\ S_{frost} = aTT_{z_1-z_2}(day,\theta_0) + b & if\ TT_{Lethal} \le TT_{z_1-z_2}(day,\theta_0) \le 0°C\,h \end{cases} \quad \text{Equation 3.11}$$

where S_{frost} is the tuber survival rate in the soil layer between z_1 and z_2, in a given day for which thermal time is $TT_{z_1-z_2}(day,\theta_0)$ with θ_0 = 0°C ; TT_{Lethal} =288 °C h (0 °C basis) is the lethal thermal time (derived from Mustonen *et al.*, 2009); a = 3.5 10^{-3} $°C^{-1}$ h^{-1} and b = 1 (Figure 3.2).

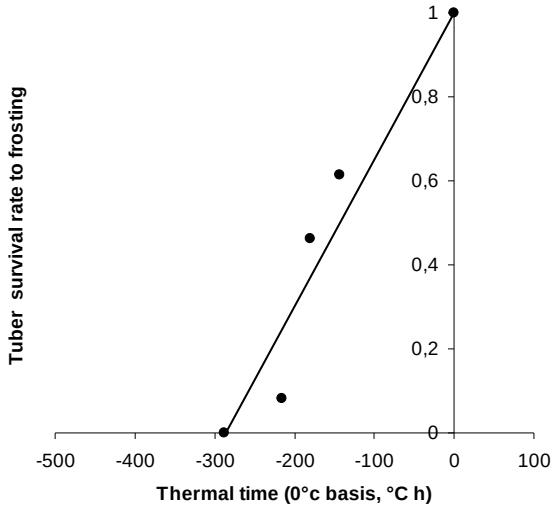

Figure 3.2 Relationship between tuber survival rate to frosting and thermal time value. Points: data from Mustonen *et al.* (2009). Line: VOLPONE frosting sub-model (R^2 = 0.93 for the linear relationship between -288 °C h, with a 0°C basis and 0 °C h)

3.3.2.5. Herbicide sub-model

Herbicides can be used to control volunteer potatoes in commercial fields. Boydston *et al.* (2008) measured the effects of various active ingredients on volunteer potatoes. These data were used to build up the herbicide sub-model of VOLPONE.

$$S_{Herbicide} = Treatment(i) \qquad \text{Equation 3.12}$$

where $S_{Herbicide}$ is the survival rate of volunteer potatoes after an application of herbicide ; i is an integer index ranging from 0 to 3 to describe the herbicide applied: i = 0: no herbicide applied ; i = 1 : application of *Mesotrione* (in maize, Boydston *et al.*, 2008); i = 2: application of *Carfentrazone-Ethyl* (in cereals such as wheat (Boydston, 2004; Boydston and Seymour, 2002)); i = 3 : application of Ethofumesate (in vegetables (Boydston and Seymour, 2002; (Boydston and Seymour, 2002; Boydston, 2004)) ; and treatment (i) is the corresponding survival rate of volunteer potatoes: Treatment(0) = 1; Treatment(1) = 0.05; Treatment(2) = 0.21; Treatment(3) = 0.32.

3.3.2.6. Plant growth regulator sub-model

Maleic hydrazine (MH), potassium salt of 1,2-dihydro-pyridazine-3 ,6-dione is a sprout inhibitor. MH is applied on potato crops during the growing season. It was used primarily to preserve potato storage quality because of its ability to inhibit germination (Paterson *et al.* 1952). However, MH is currently recommended for the control of volunteers because foliar spray before harvest will decrease volunteer densities (Hinchcliff *et al.*, 1993). Suppression of volunteer potato emergence with MH is tuber-size dependent. MH is more effective at reducing the emergence of large tubers than that of small tubers (Ogilvy *et al.*, 1989; Heath *et al.*, 1993). Figure 3.3 represents data observed by Newberry *et al.* (2007) and the logarithmic model that was derived for VOLPONE. This model is written as:

$$\begin{cases} S_{PGR}(M_{Tub}) = 1 \text{ if } M_{Tub} \le M_{Tub}^{Min} \\ S_{PGR}(M_{Tub}) = a \ln\left(\dfrac{M_{Tub}}{M_0}\right) + b \text{ if } M_{Tub}^{Min} < M_{Tub} < M_{Tub}^{Max} \\ S_{PGR}(M_{Tub}) = 0 \text{ if } M_{Tub} \ge M_{Tub}^{Max} \end{cases} \qquad \text{Equation 3.13}$$

where $S_{PGR}(M_{Tub})$ is the survival rate after plant growth regulator application; M_{tub}, tuber mass (g); M_{Tub}^{Min} = 2.89 g is the minimum tuber mass for which plant growth regulator start to prevent germination, M_{Tub}^{Max} = 301.40 g is the maximum tuber mass for which the logarithmic relationship applies; M_0= 1.00 g is the mass unit; a = 0.214 and b = 1.226 are fitted parameters (R^2 = 0.9998) start to limit germination. Since potato tubers are characterized using size calibers rather than mass caliber, it is necessary to calculate the mean survival rate after application of plant growth regulator for calibers. In order to do so, potato tubers are supposed to be spheres with constant volumic mass ρ = 1.1 g cm^{-3}. In that case, the mass of a tuber with radius r is written:

$$M_{Tub}(r) = \frac{4\rho}{3}\pi r^3 \qquad \text{Equation 3.14}$$

The mean survival rate after plant growth regulator application for a given size caliber is therefore:

$$S_{PGR}(d_1, d_2) = \frac{1}{d_2 - d_1}\int_{d_1}^{d_2} S_{PGR}(M_{Tub}(x/2))dx = \frac{1}{d_2 - d_1}\int_{d_1}^{d_2} S_{PGR}\left(\frac{\rho\pi}{6}x^3\right)dx \qquad \text{Equation 3.15}$$

The minimum diameter of potato tuber for which plant growth regulator is effective is defined as:

$$d_{\min} = \left(\frac{6M_{Tub}^{Min}}{\rho\pi}\right)^{\frac{1}{3}} \qquad \text{Equation 3.16}$$

The maximum diameter of potato tuber for which plant growth regulator is not totally effective is defined as:

$$d_{\max} = \left(\frac{6M_{Tub}^{Max}}{\rho\pi}\right)^{\frac{1}{3}} \qquad \text{Equation 3.17}$$

After integration, the mean survival rate after plant growth regulator application for potato tuber of size caliber (d_1-d_2) is:

$$S_{PGR}(d_1,d_2)=1 \text{ if } d_1 \le d_{min} \text{ and } d_2 \le d_{min}$$

$$S_{PGR}(d_1,d_2)=\frac{1}{d_2-d_1}\left[(d_{\min}-d_1)+(b-3a)(d_2-d_{\min})+a\left[d_2\ln\left(\frac{\rho\pi}{6}d_2^3\right)-d_{\min}\ln\left(\frac{\rho\pi}{6}d_{\min}^3\right)\right]\right]$$
$$\text{if } d_1 \le d_{min} \text{ and } d_{min} < d_2 \le d_{max}$$

$$S_{PGR}(d_1,d_2)=\frac{1}{d_2-d_1}\left[(d_{\min}-d_1)+(b-3a)(d_{\max}-d_{\min})+a\left[d_{\max}\ln\left(\frac{\rho\pi}{6}d_{\max}^3\right)-d_{\min}\ln\left(\frac{\rho\pi}{6}d_{\min}^3\right)\right]\right]$$
$$\text{if } d_1 \le d_{min} \text{ and } d_2 \ge d_{max}$$

$$S_{PGR}(d_1,d_2)=\frac{1}{d_2-d_1}\left[(b-3a)(d_2-d_1)+a\left[d_2\ln\left(\frac{\rho\pi}{6}d_2^3\right)-d_1\ln\left(\frac{\rho\pi}{6}d_1^3\right)\right]\right]$$
$$\text{if } d_{min} < d_1 \text{ and } d_{min} < d_2 < d_{max}$$

$$S_{PGR}(d_1,d_2)=\frac{1}{d_2-d_1}\left[(b-3a)(d_{\max}-d_1)+a\left[d_{\max}\ln\left(\frac{\rho\pi}{6}d_{\max}^3\right)-d_1\ln\left(\frac{\rho\pi}{6}d_1^3\right)\right]\right]$$
$$\text{if } d_{min} < d_1 < d_{max} \text{ and } d_2 \ge d_{max}$$

$$S_{PGR}(d_1,d_2)=0 \text{ if } d_1 \ge d_{max} \text{ and } d_2 \ge d_{max} \qquad \text{Equation 3.18}$$

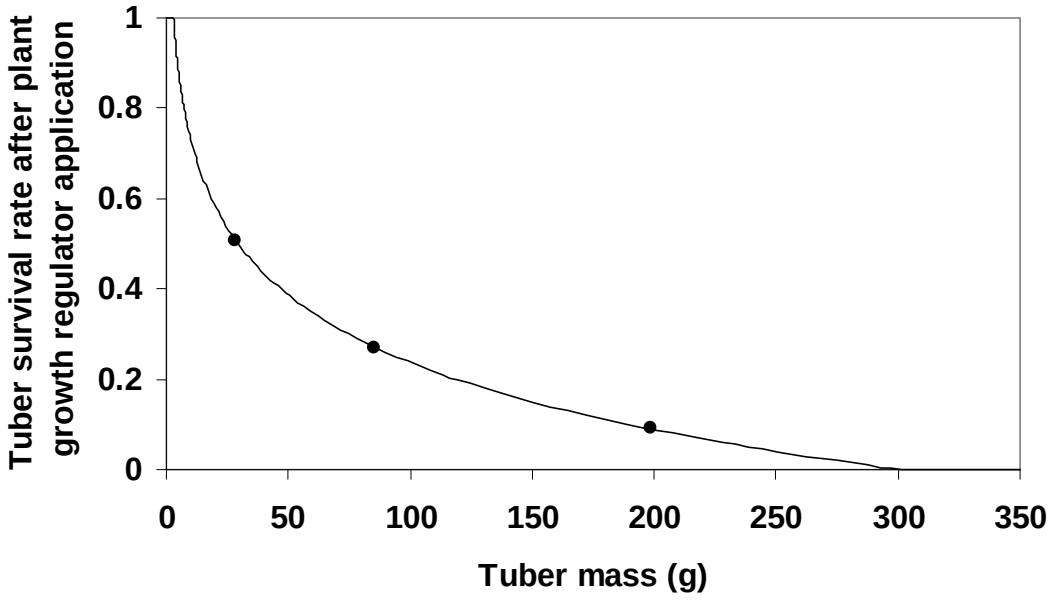

Figure 3.3 Tuber survival rate after plant growth regulator application as a function of tuber mass. Points are data observed by Newberry *et al.* (2007). The line is the logarithmic VOLPONE plant growth regulator sub-model.

3.3.2.7. Crop sequence sub-model

The crop following a potato crop will limit volunteer potatoes by competition for space, incoming solar radiation, water and nutriments (Boydston and Seymour, 1994; Newberry and Thornton, 2007). However, several studies quantified the competition of various crops on volunteer potatoes (Boydston *et al.*, 2008; Williams and Boydston, 2006; Williams *et al.*, 2005). These results were used to parameterise the crop sequence sub-model of VOLPONE (Equation 3.19).

$$S_{Crop\ sequence} = crop(i) \qquad \text{Equation 3.19}$$

where $S_{Crop\ sequence}$ is the survival rate of volunteer potatoes after the following $crop(i)$; i is an integer index ranging from 0 to 3 to describe the crop following the potato crop: i = 0 : no crop sown ; i = 1: *Brassicae*; i = 2: sugar beet; i = 3: wheat; and *crop(i)* is the corresponding survival rate of volunteer potatoes: *Crop(0)* = 1; *Crop(1)* = 0.38; *Crop(2)* = 0.25; *Crop(3)* = 0.15.

3.3.2.8. Waste pile management sub-model

This sub-model represents the effects of waste pile management on volunteer potatoes on these piles. The considered operations are: waste pile creation; sheeting; and liming. This sub-model is written as:

$$S_{WPM}\left(d, d_{\text{liming}}, d_{sheeting}\right) = \delta_{i_1 i_2}^{Creation}\,\delta_{i_3 i_4}^{\text{Liming}}\left(1 - x_{Sheeting}\right) \qquad \text{Equation 3.20}$$

where $S_{WPM}(d, d_{liming}, d_{sheeting})$ is the survival rate of volunteer potatoes d days after the creation of the pile; δ_{ij} is the Kronecker symbol with $i_1 = i_2$ if $d \geq d_{min}$; $i_1 \neq i_2$ if $d < d_{min}$ (d_{min} = 18 days, source: BSV, Pomme de terre Picardie, n°5, 03 mai 2012); $i_3 = i_4$ if $d < d_{liming}$ or if d_{liming} = -1 (d_{liming} is the number of days since pile creation when lime treatment is performed; d_{liming} = -1 if no lime treatment is applied); $i_3 \neq i_4$ if $d.d_{liming} \geq d^2_{liming}$; $x_{sheeting}$ is the proportion of waste pile covered by the sheet if $d \geq d_{sheeting}$, $x_{sheeting}$ = 0 if no sheeting is performed or if $d < d_{sheeting}$.

3.3.2.9. Prediction of actual potato volunteer density

For fields and waste piles, the actual volunteer potato density is calculated with the same procedure by multiplying the potential volunteer potato density by the various survival rates calculated in the sub-models. The main equation of VOLPONE is therefore:

$$D_{actual} = D_{potential} S_{Herbicide} S_{PGR} S_{Crop\ sequence} S_{WPM} S_{frost}$$ Equation 3.21

with $S_{Herbicide} = S_{Crop\ sequence} = 1$ for waste piles and $S_{WPM} = 1$ for fields.

3.3.2.10. Prediction of LAI and biomass

The actual calculated density of volunteer potatoes is used as an input variable of Spudgro (Johnson *et al.*, 1986)

3.4. Evaluation of Volpone's predictive quality

In addition to the goodness of fit of the equations of VOLPONE, its predictive quality was estimated in two ways: by assessing each sub-model independently whenever possible and with a general evaluation of the complete model.

3.4.1. Independent evaluation of the predictive quality of sub-models

The predictive quality of *the tuber vertical displacement sub-model* was evaluated using the experimental results of Lumkes and Beukema (1973).

The soil temperature sub-model was tested by comparing the predicted thermal time (cumulated number of hours under a threshold θ_0=0°C) to measurements at – 1 cm, - 2.5 cm, and - 5 cm as a function of the minimum and maximum daily temperatures measured at -10 cm. The temperatures observed were collected at the Inra experimental station of Saint Paul (GPS coordinates 43 ° 54'59, 42", 4 ° 52'42, 61"). The sensors used are Campbell Model 107, installed horizontally between the surface and 1.5 m deep (2 installed on the surface, 2 to 2.5

cm and a sensor for each of the depths 5, 10, 25, 50, 100, 150 cm). Measurements were performed every 15 seconds.

The relationship between the size caliber and tuber mass was evaluated using experimental data from ARVALIS-Institut du végétal. The individual mass of tubers in five size classes (15-25 mm; 25-35 mm; 35-40 mm; 40-50 mm; 50-75 mm) were measured for ten varieties of potato (Agata, Aurea, Bintje, Caesar, Charlotte, Franceline, Innovator, Lady Claire, Magnum, Safrane), with two irrigation regimes (without and with irrigation), with 4 replicates. An analysis of variance was performed to test the effect of variety, size caliber, irrigation, replicate and their interactions. Normality and homoscedasticity were tested using the Shapiro and Bartlett tests respectively using the R software (Gentleman and Ihaka, 2000) version 2.14.0.

3.4.2. Determination of the number of quadrats to observe to achieve a given precision in the estimation of volunteer density

Simulations were performed in order to determine the number of 1 m² quadrats to observe in order to achieve a given precision when assessing volunteer potato density. Fields with a given volunteer density were simulated, assuming that volunteer potato stems were randomly spatially distributed. *In silico*, these fields were sampled several times, using 1 to n quadrats (n being the maximum number of blocks equal to the total area of the field). This set of data is repeated for volunteer densities, di, ranging from 0.1 to 5 and for 300 simulated experiments. The number of quadrats to be observed was identified according the estimated average (field or pile) volunteer density associated to the required level of accuracy (Rakotonindraina *et al*., 2012b).

3.4.3. Assessment of the overall predictive quality of VOLPONE

A dataset was set up in order to analyse the effect of agricultural practices on volunteer potato density in fields and waste piles and to assess the predictive quality of VOLPONE. Brittany, Nord Pas-de-Calais and Picardy, the three main French regions for potato production were sampled over the 2007-2011 period to represent a wide range of production situations (Table

3.3 and Table 3.4). Thanks to local extension technicians, a set of 34 piles was identified for both regions and scored in 2011. After the sampling period, these piles were actively controlled as it is mandatory requested. Situations for which all input variables mandatory to run VOLPONE were missing were discared.

3.4.3.1. Brittany

This region has an oceanic climate in most coastal areas, favorable to early crop productions, occasionally with plastic covers. Winters are mild with average temperatures and relative humidity moderate all year round (a few days per year with negative temperatures). Volunteer sampling occurred in May 2010 and May 2011, in two different agricultural environments and approximately ten fields were surveyed each year, in each location. In the coastal areas, early potato production is prevalent. All fields had early potato crops in the preceding year; half of them were cultivated with artichoke (near Paimpol) at the time of sampling, the others were not yet cultivated (near Saint Pol de Léon) at the time of sampling (bare soil). The most important feature in this production situation is the very short rotation for the potato with intercrops, as artichoke or cauliflower, which completely cover soil. Further inlands as Brest and Landivisiau, fields were dedicated –the preceding year- to the production of certified potato seeds. The technical rules for such production require a rotation of minimum four years between potato crops (three years without potatoes). When sampled, the fields were covered respectively with winter wheat (18 fields), maize (7), barley (5) and ray-grass (3).

3.4.3.2. Nord Pas-de-Calais and Picardy

This part of the country has a more continental climate with harsh and cold winters and warm summers, suitable for maincrop potato production. All types of potato production are present: fresh consumption, processing (French fries, chips and starch) and certified seeds. Fields are large (ca. 10 ha on average). Scattered waste piles were sampled in May 2011, and 34 piles in total were fully observed.

3.4.3.3. Volunteer density assessment and measured variables

For each field or waste pile to be sampled, the volunteer potato density was observed in 1 m^2 quadrats. Cropping practices (cultivar, type of rotation and intercropping crops, harvesting

techniques) were recorded (data not shown). At the time of sampling, the phytosanitary status of the volunteer plants was recorded.

3.4.4. Criteria used to characterise the predictive quality of VOLPONE

The predictive quality of the model of Volpone was characterized using three statistical criteria: *Bias*, Root Mean Square Error of Prediction (*RMSEP*) and Efficiency:

$$Bias = \frac{1}{N}\sum_{i=1}^{i=N}\left(Y_i^{obs} - Y_i^{sim}\right) \qquad \text{Equation 3.22}$$

where N is the total number of situations, Y_i^{obs} is the observed value for situation i and Y_i^{sim} is the corresponding value simulated by the model. The bias measures the average difference between observed and simulated values. If the model underestimates the considered variable, the bias is positive. Conversely, if the model overestimates the variable, the bias is negative.

$$RMSEP = \sqrt{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{i=N}\left(Y_i^{sim} - Y_i^{obs}\right)^2} \qquad \text{Equation 3.23}$$

RMSEP quantifies the prediction error when the model parameters have not been estimated using the observations Y_i^{obs} used in the calculation of this criterion.

$$Efficiency = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{i=N}\left(Y_i^{sim} - Y_i^{obs}\right)^2}{\sum_{i=1}^{i=N}\left(Y_i^{obs} - \overline{Y^{obs}}\right)^2} \qquad \text{Equation 3.24}$$

The efficiency defines the ability of the model to predict the value of a variable. If the model perfectly predicts the observations, the efficiency is maximum and is equal to 1. The higher the efficiency, the better the model's predictive quality. A null efficiency is equivalent to a model with all predicted values equal to the mean observed values. The distribution of model residuals (observed relative yield losses minus predicted relative yield losses) was analyzed.

Table 3.4 Origin of the observed data used in the evaluation of the predictive quality of VOLPONE

	Commercial fields								**Waste piles**		
Region	Brittany								Nord Pas-De-Calais		Picardy
Locality	Landivisiau		Brest		Saint Pol		Paimpol		Lille	Dunkerque	Amiens
Major crop listed	Cereals		Cereals		No crop		Artichokes		-	-	-
Year of observation	2010	2011	2010	2011	2010	2011	2010	2011	2011		2011
Number of observed plot	6	10	9	8	5	8	10	8	24		10
Plot size (m^2) (Standard error)	24833 (11857)		26667 (10801)		4814 (3567)		6812 (2837)		175 (222)		84 (64)
Density (Number of stems per unit area (m^{-2}))	2.09 (1.99)	2.90 (3.56)	2.97 (3.41)	2.11 (2.44)	5.27 (4.48)	2.22 (1.91)	6.55 (7.39)	4.03 (3.65)	91.84 (48.03)		100.50 (42.26)

3.5. Results

3.5.1. Evaluation of the predictive quality of the tuber vertical displacement sub-model

The predictive quality of the tuber vertical displacement sub-model was fair. Figure 3.4 presents the vertical distributions of potato tubers observed and simulated from various initial positions after cultivation or ploughing. The overall efficiency of the model is 0.30; RMSEP = 0.22; bias = 0.05.

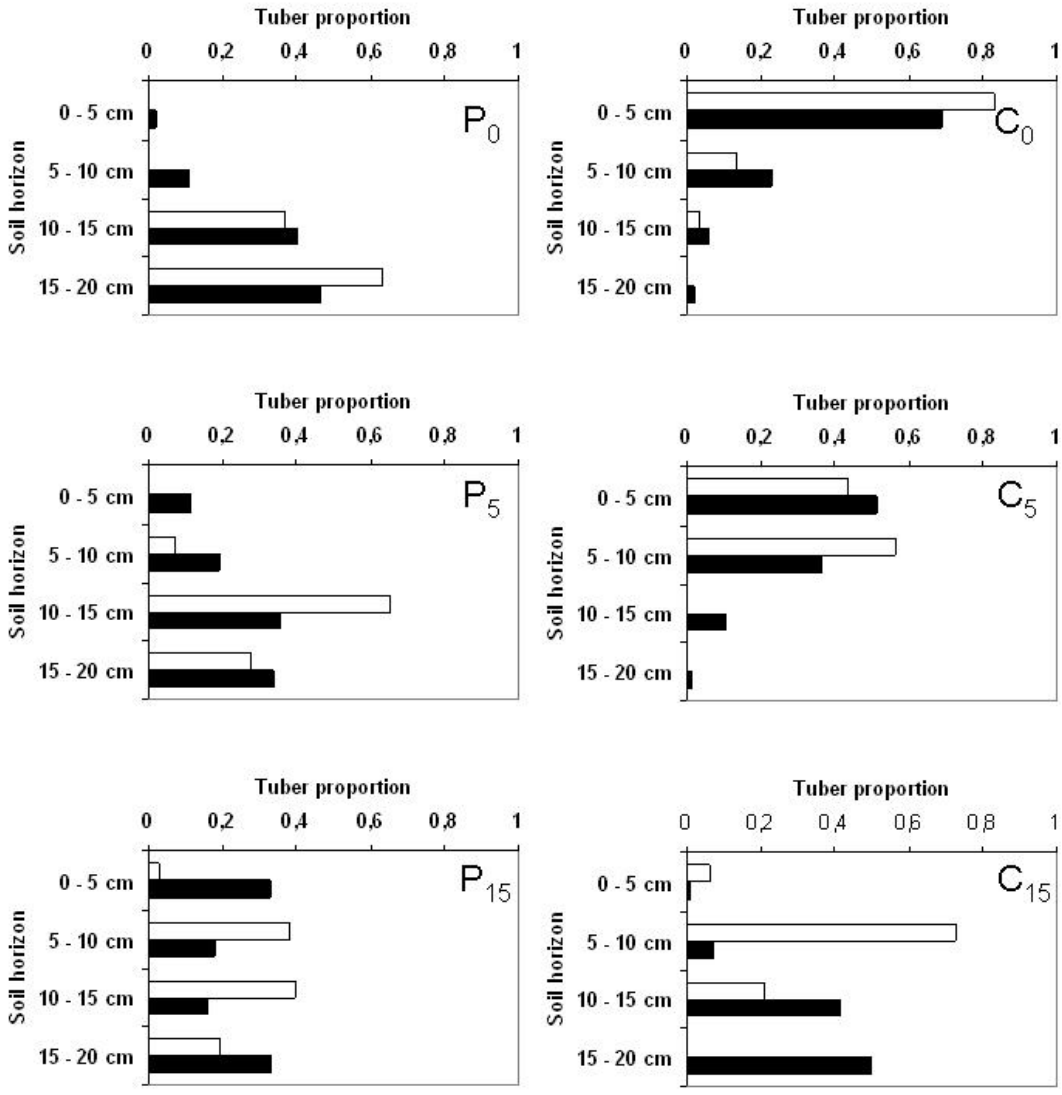

Figure 3.4 Distribution of tubers in each soil horizon after the mode of tillage. Black bar: simulated values; white bar: observed values. P_0 : distribution of tubers, positioned near the surface before ploughing. P_5 : distribution of tubers, positioned at 5 cm depth before ploughing. P_{15} : distribution of tubers, positioned at 15 cm depth before ploughing. C_0 : distribution of tubers, positioned near the surface before cultivation. C_5 : distribution of tubers, positioned at 5 cm depth before cultivation. C_{15} : distribution of tubers, positioned at 15 cm depth before cultivation

3.5.2. Evaluation of the soil temperature sub-model

This sub-model proved to be efficient in predicting thermal time (cumulated number of hours under a given threshold) in various horizons (Efficiency=0.89; Root Mean Square Error of Prediction=0.77; bias=3.15).

3.5.3. Evaluation of the predictive quality of the simple geometrical relationship that predicts mass tuber as a function of caliber

The Shapiro test revealed that the distribution of potato tuber masses (Arvalis-Institut du Végétal data) were normally distributed ($W = 0.82$, p-value = $2.2\ 10^{-16}$). The Bartlett test showed that these data were homoscedastic. The analysis of variance revealed that the only factor explaining tuber mass was caliber ($p = 0.03$). Neither variety, irrigation ($p = 0.71$), block factors or their interactions ($p = 0.63$) were significant. This implies that VOLPONE can use equation 3.14 to transform calibers into tuber mass. This equation has a fairly good predictive quality (Figure 3.5; Efficiency = 0.86; RMSEP = 19.61; Bias = 384.63).

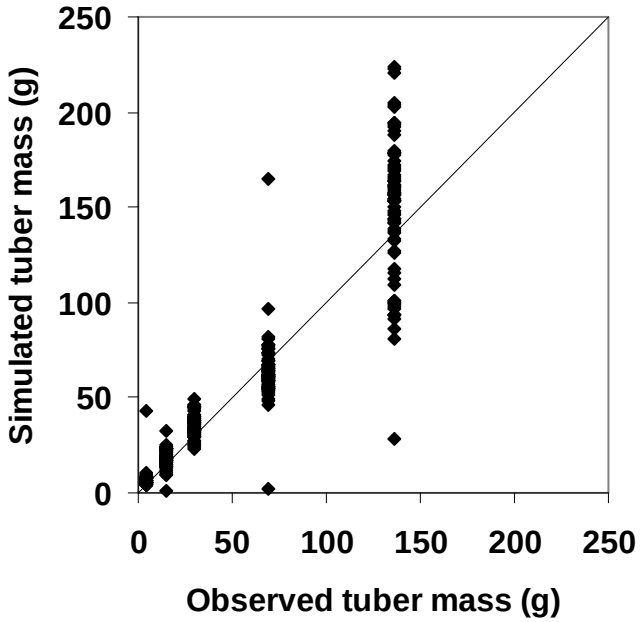

Figure 3.5 Observed and predicted tuber biomass as a function of caliber. The underlying assumptions of the model are that potato tubers can be taken as spheres with constant biomass $\rho = 1.1$ g cm^{-3} and that potato tubers in class d_1-d_2 have a diameter of $d = \frac{1}{2}(d_1 + d_2)$. Efficiency = 0.86; RMSEP = 19.61; Bias = 384.63.

3.5.4. Determination of the number of quadrats to be observed prior to assessing volunteer density

As a result of the simulation study (Figure 3.6), a sample size of 20 quadrats leads to a coefficient of variation of ca. 10%, for densities higher than 5 m^{-2}. For densities ranging from 0.5 to 5 m^{-2} (order of magnitude of densities generally observed in field), a sample size of 40 quadrats leads to a maximum coefficient of variation of ca. 20%. This is higher than the previous case, but for practical reasons and feasibility, it has been decided to sample volunteer density on waste piles with a minimum of 20 quadrats and fields with a minimum of 30 quadrats (for densities higher than 5 m^{-2}) and 40 quadrats (for densities lower than 3 m^{-2}). In all cases, the sample size was determined to provide a reasonable compromise between precision and the required time to score each field and waste pile.

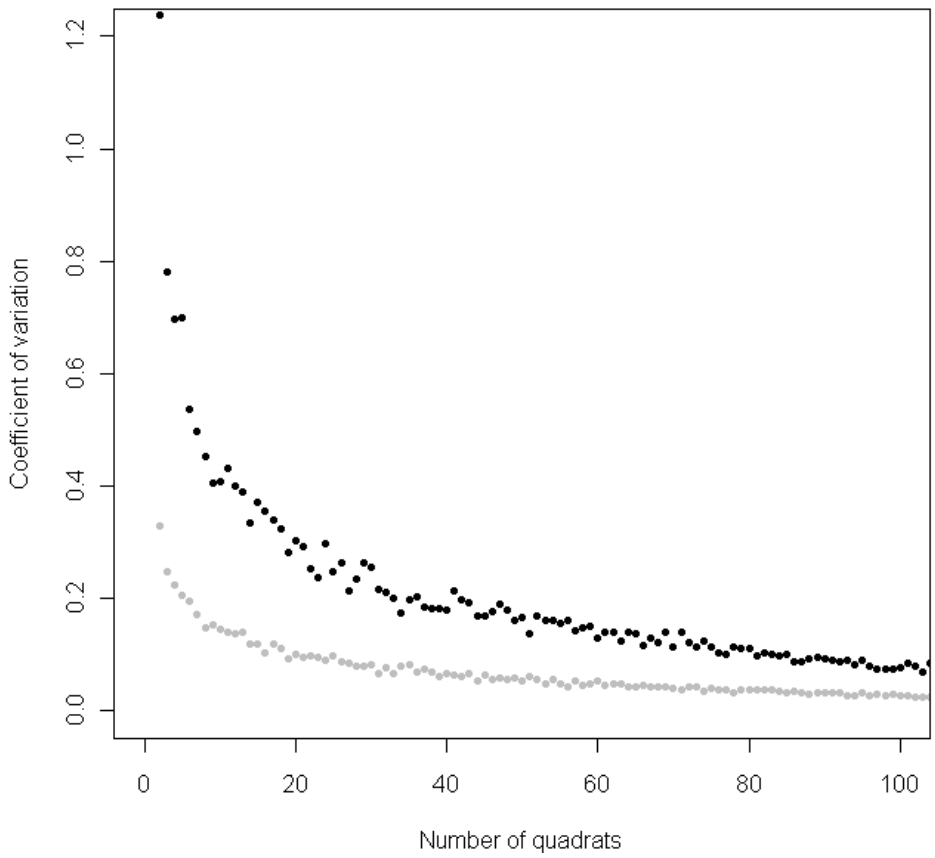

Figure 3.6 Simulated graphs for sample size according volunteer densities. Black dots: 0.5 plants m^{-2}. Grey dots: 5 plants m^{-2}.

3.5.5. Assessment of potato volunteer density

3.5.5.1. In fields (Brittany region)

For both years of observation, volunteer potatoes were present in all sampled fields. Highest densities (ca. 6 stems m^{-2}) were recorded in the coastal areas where early potatoes alternate with artichoke productions (Table 3.4). Cropping practices associated to this specialized production are highly favorable to the development of tubers left in soil: artichoke are planted one meter apart from each other in all directions, leaving uncovered soil where volunteer potatoes can easily grow for a large period of time. In the studied systems, weeds were not controlled chemically; only mechanical weeding was used.

In the inland sampled fields, mostly in the certified seed areas, cereal crops as barley or ray-grasses are more efficient in limiting volunteer growth (Table 3.4). On average, volunteer densities are contained below 2 stems m^{-2}. In winter wheat and maize, volunteer density is intermediate, with a mean of three stems m^{-2} (Table 3.4). Lower density of volunteers was observed in fields near Brest and Landivisiau.

Volunteer potato prevalence was higher in the oceanic part of Brittany and they were less abundant in dense crops (grass, barley, wheat) and in maize which is treated with herbicides and hormones than in artichokes.

3.5.5.2. In waste piles (Picardy and Nord Pas-de-Calais regions)

Large ware and processing production areas were studied in these two Northern Regions, *i.e.* Picardy (near Amiens) and Nord Pas-de-Calais (near Lille and Dunkerque). Waste piles are a common cultural practice among potato producing growers. However, they tend to be found in very isolated areas. Nevertheless, they are always found in potato growing areas. For each pile, the projected horizontal area was assessed (Table 3.4). The largest mean size was observed in Nord Pas de Calais (175 m^2), some piles exceeding 750 m^2 found in the vicinity of packing industries. According the visual estimation of volunteer densities (above 10 stems m^{-2}), 20 quadrats per pile were scored in order to assess the actual density. At the time of sampling, tubers on the piles were emerging and all stages of development were present. Only one pile (in Nord Pas de Calais) was found to be blight infested, this as a result of a very warm but dry spring. However, most piles were infested by large and actively evolving

populations of Colorado beetles (*Leptinotarsa decemlineata*). In both regions, average volunteer densities were very high, above 90 stems m^{-2} regardless of the projected area of the waste pile.

3.5.6. Evaluation of the predictive quality of VOLPONE

VOLPONE proved to predict correctly the density of volunteer potato density (Figure 3.7 Table 3.4). The efficiency of the model is very high with a value of 0.94. These results encompass field and heap observations (39 fields and 37 waste piles). When dissociating the 2 situations, the predictive quality of VOLPONE slightly decreases with an efficiency of 0.66 for fields only and 0.90 for piles only.

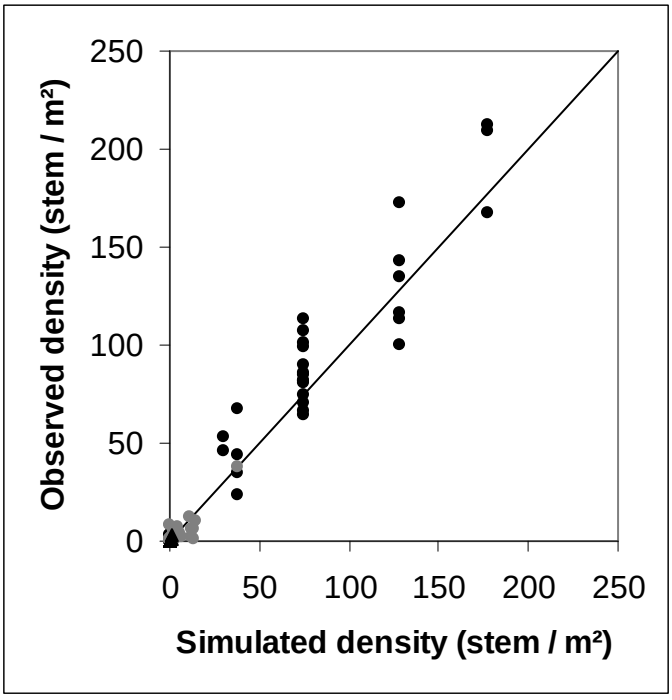

Figure 3.7 Observed versus potato volunteer density simulated by VOLPONE. Black dots: waste piles. Grey dots: fields. Efficiency = 0.94; Root Mean Square Error of Prediction = 12.66; bias = 165.63. The straight line is the 1:1 line.

3.6. Discussion

3.6.1. Observed volunteer potato densities

This paper reports results based on a large collection of field and waste pile quantitative observations. Volunteers were found in all fields of Brittany where potatoes were grown on the previous year, but density varied according to year, preceding crop and cropping practices. It can be emphasized that crops that can strongly compete for resources (water, nutrients, light) will limit volunteer potatoes, fields with weed chemical control. The presented data are original because they represent a wide range of production situations among regions and within regions, from one field to another. They can be used as references in order to better understand how agro-ecosystems function. It is important to stress that interstitial zones (*i.e.* non cultivated areas in time or space) usually suffer from a lack of characterization by scientists whereas they can play a major role in various spatial (as a part of biotope for many living organisms - pests or beneficials-; in erosion processes; gene flows; pesticide or nitrogen pollution at the landscape level; indeed process that can imply interactions at larger scales than field) or temporal processes (*i.e.* polyetic processes for some pests; soil structure dynamic; biogeochemical cycles; stubble decomposition). This study can be therefore seen as a contribution to the understanding of agroecosystems with potato crops. Waste potato piles are more prevalent in the Northern of France and they potentially represent a large source of primary inoculum for *P. infestans* and other pests. However, they are spatially distributed in an aggregated manner at the landscape level. Hence, farmers tend to gather waste piles in order to ease their management. On the contrary, fields with potato crop the preceding years are roughly randomly distributed at the landscape level.

3.6.2. VOLPONE

The two steps (individual for sub-models and overvall) of the evaluation of the predictive quality of VOLPONE were consistent and gave satisfying results. The good predictive quality of VOLPONE indicates that it can be used to design strategies to control volunteer potatoes. Its use is easy because the required input variables were chosen to be easily provided.

However, it should be noted that VOLPONE uses the potato variety as an input variable and that the multiplication rate along with the size distribution of tubers, variety-dependent should be known for varieties not listed in Table 3.2. This is certainly a limit to its use for new varieties or varieties that are less studied. Of course, like any model, VOLPONE still leaves much room for improvement, especially when representing volunteer mortality. The volunteer density prediction on pile is better and easier to perform than in fields. For example, the real mass and spatial distributions of tubers left in soil after harvest are difficult to characterize. If more information was available for these variables, the impact of tillage on the vertical distribution and therefore the effect of freezing would be better simulated. In the tillage sub-model, only the distribution of tubers within the top 20 cm before tillage is considered. Deeper distributions could be considered. In addition, more information on the effect of the crop sequence and herbicides that are also needed.

3.6.3. Conclusions

In addition to a stand alone use of VOLPONE, this model could be linked to other models to represent the effects of cropping practices on the sanitary status of potato crops at the landscape level. Population dynamics of Colorado beetles (*Leptinotarsa decemlineata)*, quarantine cyst nematodes *(Globodera rostochiensis* and. *G. pallida*), soil-borne pathogens (*Rhizoctonia solani*), air borne pathogens strongly depend on volunteer potatoes' dynamics. Models could be built to design adapted control strategies. For instance, the generic structure of SIPPOM (Lô-Pelzer *et al.*, 2010a) could be used as a framework to model various strategies for the durable management of potato late blight. This could be achieved by linking VOLPONE to an epidemiological model to predict primary inoculum production (Mileos®, (Jaunatre and Gaucher, 2011)), a dispersal model (Scherm, 1996), a crop model (Spudgro, (Johnson *et al*., 1986)), a damage function (Rakotonindraina *et al*., 2012a), a sub-model that represents the effects of chemical application, a genetic sub-model that represents changes over time of the genetic structures of *P. infestans* populations as a function of evolutionary forces. Using VOLPONE as a cornerstone to predict primary inoculum at the landscape level, SIPPOM could therefore be used to adapt SIPPOM to potato late blight. This would enable to design durable IPM strategies combining chemical, genetic, physical and cultural control methods.

VOLPONE has been developed using previously published models, relationships or data. It has been kept as simple as possible with the objective to represent the main factors affecting volunteer potato dynamics (effects of cultivar choice, tillage, crop sequence, herbicides, hormones, waste pile management and frosting). The data collected in a wide range of production situations permitted to confirm that VOLPONE is robust enough to represent quantitatively volunteer potato density. Even if it can be improved, like any model, and though a sensitivity analysis should be carried out to better understand its behaviour, VOLPONE is readily available for various research programs in the field of agronomy, weed, plant pathology, and entomology/nematology overall management.

3.7. Acknowledgements

The authors are grateful to Didier Andrivon, Bertrand Edern, Mathilde Bodiou, Nicolas Mezencev, Jo Petton, Roland Pellé, Jean-Marie Nolot and Pierre Perrin for their scientific support and technical inputs. This study was carried out within a PhD project co-funded by Inra and ACVNPT (Association des Créateurs de Variétés Nouvelles de Pomme de Terre) through a Cifre grant (Conventions Industrielles de Formation par la Recherche) and by the project Micmac design (ANR-09-STRA-06) supported by the French National Agency for Research (ANR).

4. Modeling of yield losses caused by potato late blight on eight cultivars with different levels of resistance to *Phytophthora infestans*

Toky Rakotonindraina, Jean-Éric Chauvin, Roland Pellé, Robert Faivre, Catherine Chatot, Serge Savary, Jean-Noël Aubertot

First, sixth and seventh authors: Inra, UMR 1248 AGIR, 31326 Castanet Tolosan Cedex, France; second and third authors: Inra, UMR APBV, Domaine de Kéraïber, 29260 Ploudaniel, France; fourth author: Inra, UMR BIA, 31326 Castanet Tolosan Cedex, France; and fifth author: Germicopa R&D, Kerguivarch, 29520 Châteauneuf du Faou, France.

Plant Disease 96:935-942

Résumé

Le modèle de Shtienberg permet de prédire la perte de rendement causée par l'attaque de *Phytophthora infestans*, agent du mildiou, sur pomme de terre. Il a été développé et paramétré dans les années 1990 sur le continent Nord américain. Notre travail a permis d'évaluer la qualité prédictive de ce modèle en France dans des conditions épidémiques très différentes de celles de la zone de son établissement et variables suivant le climat rencontré entre 2006 et 2009. Ce travail a été entrepris sur une gamme de 8 cultivars présentant des niveaux contrastés de résistance et eux-mêmes très différents de ceux utilisés pour l'estimation initiale des paramètres du modèle. Pour cette évaluation de la pertinence du modèle de Shtienberg en France une expérimentation sur le terrain a été réalisée en 2006, 2007, 2008 et 2009 en Bretagne (Inra, Ploudaniel), afin d'évaluer la sévérité du mildiou et les pertes de rendement. Les dynamiques de progression du mildiou sur le feuillage ont été suivies sur les huit cultivars en absence total de traitement chimique contre le mildiou et en conditions de contamination naturelle. A maturité les tubercules ont été récoltés et pesés ce qui a permis de mettre en relation l'intensité des attaques par le parasite durant la culture, le niveau de dégâts sur le feuillage, la résistance génétique de la plante et le rendement atteint. La comparaison des données obtenues avec celles prédites par le modèle montre que celui-ci estime correctement les pertes de rendement relatifs (efficacité = 0,80; Root Mean Square Error de la prévision = 13,25%; Bias = -0,36%) dans des conditions météorologiques variées qui ont conduit à des situations épidémiques et des évolutions de la maladie très différentes d'une année à l'autre. En plus de l'évaluation de la qualité prédictive du modèle, le travail réalisé a permis de générer un ensemble de données qui décrivent le développement du mildiou sur feuilles de pommes de terre et les dommages associés sur tubercules, en fonction des conditions météorologiques, des applications de fongicides et du niveau de résistance des cultivars. Suite à cette évaluation, le modèle de Shtienberg peut être utilisé en toute confiance dans SIPPOM-de-terre. Il correspond aux critères déterminés, puisqu'il est robuste et simple à utiliser, avec uniquement 11 paramètres et sa qualité prédictive est bonne pour les variétés actuelles de pomme de terre cultivées dans les conditions françaises.

4.1. Abstract

The Shtienberg's model for predicting yield loss caused by *Phytophthora infestans* in potatoes was developed and parameterized in the 1990s in North America. The predictive quality of this model was evaluated in France for a wide range of epidemics under different soil and weather conditions and on cultivars different than those used to estimate its parameters. A field experiment was carried out in 2006, 2007, 2008 and 2009 in Brittany, Western France to assess late blight severity and yield losses. The dynamics of late blight were monitored on eight cultivars with varying types and levels of resistance. The model correctly predicted relative yield losses (Efficiency = 0.80; Root Mean Square Error of Prediction = 13.25 %; Bias = -0.36 %) as a function of weather and the observed disease dynamics, for a wide range of late blight epidemics. In addition to the evaluation of the predictive quality of the model, this paper provides a dataset that describes the development of various late blight epidemics on potato as a function of weather conditions, fungicide regimes and cultivar susceptibility. Following this evaluation, the Shtienberg's model can be used with confidence in research and development programs to better manage potato late blight in France.

Potato (*Solanum tuberosum*) is a major food crop grown in most countries of the world. It is the third crop in order of importance consumed by humans behind wheat and rice (Haverkort *et al.*, 2009). Late blight, caused by the oomycete *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary (*P. infestans*), is the most limiting production factor for potato (Bradeen *et al.*, 2009). This disease may cause severe yield losses, especially under favorable conditions for *P. infestans* if left uncontrolled (Fry *et al.*, 1983). It is therefore necessary to analyze crop losses, especially yield losses, in order to develop efficient control strategies.

Several yield loss assessment models in potatoes have been developed for late blight. However, the modeling approaches that have been used so far mostly rely on statistical relationships between a variable describing the severity of the disease and yield loss, as exemplified by the pioneering work by Large (Large, 1952) in England. This critical-stage method showed that yield loss could be predicted as a function of the date at which 75% of the crop green area foliage had been injured by the disease. Other statistical models have been used to determine critical thresholds for potato late blight. For instance, in the critical-injury-threshold model developed by Olofsson (1968) in Sweden, yield loss was inversely proportional to the period during which the culture was disease free. The "multiple-point methods" derived from multiple regression analyses, developed by James *et al.* (1972) in Canada, determined the potato yield loss as the sum over time of disease increments, weighted by the weekly progress of the epidemic (Latin *et al.*, 1978). Many of these models have shown limitations when used under conditions that differ from those where their parameters were estimated. For instance, the critical-injury–threshold method developed by Oloffson (Olofsson, 1968) in Sweden was inappropriate for Canadian conditions (James *et al.*, 1972).

In complement to statistical approaches, mechanistic representations of processes can be developed to create models less dependent on the dataset used to estimate their parameters. The mechanistic model developed by Shtienberg *et al.* (1990) in, NY, USA predicts yield losses as a function of the dynamics of foliar injuries caused by *P.infestans*, cultivar characteristics and weather conditions. Yield accumulation is a function of the crop's physiological age and the maximum bulking rate. The model estimates yield losses based on the reduction of tuberization due to epidemics, while taking into account the type and level of resistance of the considered cultivar, as well as interactions with environmental conditions. This model presents several advantages: i) its mechanistic structure could ensure some

robustness with regards to the considered production situation; ii) it has few parameters; iii) its input variables are easy to characterize and measure.

In this paper, we evaluated the Shtienberg model on different cultivars and under soil and weather conditions other than where it had been initially parameterized. The hypothesis tested in this study was that the model accurately predicts potato yield losses for various French potato cultivars under soil and weather conditions of Brittany, France. This paper presents the results obtained in a four-year experiment in terms of foliar injury due to potato late blight and the associated yield loss, along with an assessment of the predictive quality of the Shtienberg's model (Shtienberg *et al.*, 1990). The results are discussed with regard to their contribution to the control of potato late blight and their implication for the design of Integrated Pest Management (IPM) or Integrated Crop Management (ICM) strategies (Aubertot *et al.*, 2006; Danis *et al.*, 2011; Deguine *et al.*, 2008) against potato late blight.

4.2. Materials and Methods

4.2.1. Experiment details.

An experiment was carried out over four consecutive years, in 2006, 2007, 2008 and 2009 at the Inra experimental station of Ploudaniel (48°32'13"N, 04°18'47"W, Brittany, France) to analyze yield losses caused by *P. infestans* on eight potato cultivars (Arka, Bintje, Désirée, Eden, Inra 92T 114 76, Inra 92T 120 16, Naturella, Robijn) with different types and levels of genetic resistance to late blight. Bintje and Désirée are susceptible cultivars. Inra 92T 120 16 carries an effective R-gene which has not yet been overcome by the *P. infestans* strains present in France. This resistance source comes from the CIP A population (Landeo *et al.*, 1986), which was introduced into France in 1982. Naturella carries the *S. demissum* R2-gene which is overcome by many *P. infestans* strains (Pilet *et al.*, 2005). Arka possesses at least 1 R-gene, from the wild species *S. demissum* (Joosten, 1991) which is overcome by *P. infestans*. Robijn and Inra 92 T 114 76 present a moderate level of partial resistance. However no genetic study has been made on these genotypes to determine the origin of these resistances, *i.e.* the number, size, and locations of the QTLs involved.

In order to assess yield losses, yields were measured on nontreated and treated plots with preventive fungicides against late blight. Treatments consisted of applying alternating of contact and / or systemic fungicides (*e.g.* Milcozebe with the contact activity of mancozeb; Tattoo C which combines the systemic action of propamocarb hydrochloride with the contact activity of chlorothalonil) every 7 to 10 days, depending on the intensity of epidemics. The number of treatments met the recommendations for use of licensed products to avoid selection of pathogen strains resistant to the active compounds. The potatoes were naturally infected by local strains of *P. infestans*.

The experimental design was an alpha-lattice design with 48 plots (8 cultivars × 2 fungicide regimes × 3 replicates). Each experimental unit consisted of 20 plants, planted at a spacing of 0.32 m between plants and 0.70 m between rows. The size of each plot was 4.48 m². These plots were arranged in rows and columns to control field heterogeneity. Each plot was delimited by a row of the cultivar Bintje (a susceptible cultivar) used as an inoculum spreader. Four types of measurements were made. An automatic weather station monitored relative humidity, rainfall, global radiation, and daily minimum, maximum and mean temperatures. The model requires the minimum and the maximum daily temperatures as input variables to calculate physiological ages (detailed in Eq. 4.) In this study, disease epidemics were visually assessed from emergence until the end of the vegetative period. Disease severities were monitored weekly by estimating the proportion of diseased leaf area (Attoumani-Ronceux *et al.*, 2011; Madden *et al.*, 2007) using a scoring method adapted from the "National Agricultural Advisory Service visual assessment key" promoted by the Disease Measurement Committee of the British Mycological Society (Large, 1952). The severity scale of this visual assessment key is detailed in Table 4.1. Various raters quantified the severity of the disease. In order to prevent any bias due to different appreciations of raters, each block was assessed by the same rater for each year of the experiment. This minimized any potential rater effect with the block effect as recommended by Aubertot *et al.* (2004).

Table 4.1 Visual assessment key used to estimate disease severity in observed data (Large, 1952)

Blight (%)	Description of visual assessment
0.0	No symptom in the plot
0.1	Only a few plants affected here and there, up to 4 spots per plot
1.0	Up to 10 spots per plot
5.0	About 50 spots per plot or general light spotting
10.0	Up to 10% of leaves per plot destroyed, the plot looks green
25.0	Up to 25% of leaves per plot destroyed, nearly every leaflet with lesions, the plot looks green flecked with brown
50.0	Up to 50% of leaves per plot destroyed, the plot looks neither predominantly brown nor green
75.0	Up to 75% of leaves per plot destroyed, the plot looks predominantly brown
90.0	Up to 90% of leaves per plot destroyed
95.0	Up to 95% of leaves per plot destroyed, only a few leaves left green, part of the stems are still green
100	No more green part in the plot, all part of plants are brown

At the end of the season, yield, *i.e.* the mass of tubers per cultivated area unit, was measured for each plot. Relative yield loss was calculated for each cultivar and each replicate using the actual yield (Nutter *et al.*, 1993; Pfender, 2009; Savary and Zadoks, 1992; Savary *et al.*, 2006; Savary *et al.*, 2000) Y_{act} measured on diseased plants (untreated plot) and the attainable yield (Nutter *et al.*, 1993; Pfender, 2009; Savary and Zadoks, 1992; Savary *et al.*, 2006, 2000) Y_{att} measured on healthy plants (treated plot) using the following equation:

$$RYL_{ij} = 100 * \left(\frac{Y_{att}^{ij} - Y_{act}^{ij}}{Y_{att}^{ij}} \right) \qquad \text{Equation 4.1}$$

where RYL_{ij} is the relative yield loss for cultivar *i*, replicate *j*; Y_{att}^{ij} is the attainable yield for cultivar *i*, replicate *j*; Y_{act}^{ij} is the actual yield for cultivar *i*, replicate *j*.

4.2.2. Yield loss modeling.

The basic principle of the model developed by Shtienberg *et al.* (1990) is to represent yield reduction due to foliar injury caused by *P. infestans*. Foliar injury is described by an AUDPC (Area Under the Disease Progress Curve) (Bergamin Filho *et al.*, 1997; Jeger and Viljanen-Rollinson, 2001). This model does not take into account losses caused by direct infection of tubers.

The level of cultivar resistance is not taken into account by the model, because it is already embedded with the input variable that describes the disease epidemics. However, the 3 input variables associated with the "cultivar maturity class" (B, bulking rate for the disease free crop; P_{tg} physiological age at the bulking initiation for a healthy crop; P_{cg} Physiological age at the end of bulking for a healthy crop) can be seen as criteria which also express some level of tolerance since they directly modify the injury-damage relationship (Savary *et al.*, 2006; Zadoks, 1985).

The variables and parameters of this model are listed in Table 4.2 and parameter values are given in Table 4.3. In this model, the relative yield loss was calculated as follows:

$$RYL = 100\left(1-\left(1-\frac{\alpha\left(RAUDPC_{\inf}-RAUDPC_{ref}\right)}{B}\right)\left(\frac{P'_{cb}-P'_{tg}}{P_{cb}-P_{tg}}\right)\right) \qquad \text{Equation 4.2}$$

The symbols used in equation 4.2 are explained in Table 4.2, the terms $(P'_{cb} - P'_{tg})$ and $(P_{cb} - P_{tg})$ represent the thermal time needed for tuberization for a healthy and an infected crop respectively. *RAUDPC* is the Relative Area Under the Disease Progress Curve. The difference between the *RAUDPC* of an infected crop and a reference crop is used to predict yield loss due to potato late blight (Johnson *et al.*, 1986). It is calculated as follows:

$$RAUDPC = \frac{1}{P_{\max}-P_1}\sum_{i=1}^{i=n}\left(\frac{X_{i+1}+X_i}{2}\right)\left(P_{i+1}-P_i\right) \qquad \text{Equation 4.3}$$

where i refers to the rank of observations ranging from 1 to n; n is the total number of observations, X is the proportion of defoliation (or proportion of diseased foliage), P_{max} is the

Table 4.2 Input variables, state variables and output variable of the model developed by Shtienberg *et al.* (1990) to represent yield loss as a function of potato late blight dynamic.

Variables	Symbol	Unit
Input variables		
Bulking rate for the disease free crop, cultivar dependent	B	t/ha p-days
Minimum daily temperature	θ_{min}	°C
Maximum daily temperature	θ_{max}	°C
Physiological age at the bulking initiation for a healthy crop, cultivar dependent	P_{tg}	p-days
Physiological age at the end of bulking for a healthy crop, cultivar dependent	P_{cb}	p-days
State variables		
Physiological age (Francl, 1989)	P	p-days
Physiological age at the first observation	P_1	p-days
Physiological age at the i^{th} observation	P_i	p-days
Physiological age at the bulking initiation for an infected crop, cultivar dependent	P'_{tg}	p-days
Physiological age at the end of bulking for an infected culture, cultivar dependent	P'_{cb}	p-days
Maximum physiological age	P_{max}	p-days
Relative Area under the Disease Progress Curve for the reference crop	$RAUDPC_{ref}$	-
Relative Area under the Disease Progress Curve for the infected crop, cultivar dependent	$RAUDPC_{inf}$	-
Proportion of diseased foliar area for the i^{th} observation	X_i	-
Output variable		-
Relative yield loss	RYL	%

Table 4.3 Parameter values used in the Shtienberg yield loss model

Parameter	Symbol	Value	Unit
Coefficient of maximum bulking rate reduction (Shtienberg *et al.*, 1990)	α	0.252	t/ha p-days
Length of a day (Sands *et al.*, 1979)	Δt_1	24	H
Duration of the effective vegetative development at θ_{min} (Sands *et al.*, 1979)	Δt_2	5	H
Duration of the effective vegetative development between θ_{min} and θ_{max} (Sands *et al.*, 1979)	Δt_3	8	H
Duration of the effective vegetative development at θ_{max} (Sands *et al.*, 1979)	Δt_4	3	H
Minimum temperature for plant growth (Sands *et al.*, 1979)	θ_{inf}	7	°C
Optimum temperature for plant growth (Sands *et al.*, 1979)	θ_{opt}	21	°C
Maximum temperature for plant growth (Sands *et al.*, 1979)	θ_{sup}	30	°C
Proportion of plant growth dependence on Δt_3 (Sands *et al.*, 1979)	a	2/3	-
Proportion of plant growth dependence on Δt_3 (Sands *et al.*, 1979)	b	1/3	-
Scale factor (Sands *et al.*, 1979)	k	10	p-days

maximum physiological age, P_1 is the physiological age for the first observation. In this study, the severity of the disease on the reference crop was always taken as zero (the severity was insignificant) since almost no disease was observed in the treated plots of the experiment.

The physiological ages used in equation 4.2 are calculated as presented in equation 4.4 (Francl, 1989; Miller *et al.*, 2002; Sands *et al.*, 1979; Yuan and Bland, 2005).

$$Pday = \frac{1}{\Delta t_1}\left(\Delta t_2 P(\theta_{\min}) + \Delta t_3 P(a\theta_{\min} + b\theta_{\max}) + \Delta t_3 P(a\theta_{\max} + b\theta_{\min}) + \Delta t_4 P(\theta_{\max})\right) \quad \text{Equation 4.4}$$

with Δt_1 = 24 h; Δt_2 = 5 h; Δt_3 = 8 h; Δt_4 = 3 h; $a = \frac{2}{3}$; $b = \frac{1}{3}$

$$P_x = \sum_{i=1}^{i=x} Pday \quad \text{Equation 4.5}$$

$P(\theta)$ is the rate of development, expressed in p-days/day, whose value depends on the temperature θ (Sands *et al.*, 1979). This function is defined as follows:

If $\theta < \theta_{inf}$ or $\theta > \theta_{sup}$, then $P(\theta)$ = 0 p-days

If $\theta_{inf} \le \theta < \theta_{opt}$, then $P(\theta) = k\left(1 - \frac{(\theta - \theta_{opt})^2}{(\theta_{opt} - \theta_{\inf})^2}\right)$ Equation 4.6

If $\theta_{opt} \le \theta \le \theta_{sup}$, then $P(\theta) = k\left(1 - \frac{(\theta - \theta_{opt})^2}{(\theta_{\sup} - \theta_{opt})^2}\right)$

with θ_{inf} = 7 °C, θ_{opt} = 21 °C, θ_{sup} = 30 °C, k = 10 p-days, and θ_{min} and θ_{max} refer to the minimum, and maximum daily temperature, respectively.

The daily temperature changes over time were described using a sine function (Wallach and Kletter, 1981). The integration of these changes occurring during one day in the modeling of physiological age can be achieved using equation.4.4. Alternatively, these daily changes could also be represented more simply by considering the mean value of the effective

vegetative development temperature of potatoes on a given day (equation 4.7). This second method was also used to calculate the physiological day in order to test its predictive quality.

$$Pday = \frac{1}{2}\left[P(\theta_{\min}) + P(\theta_{\max})\right] \qquad \text{Equation 4.7}$$

4.2.3. Statistical analysis.

Shapiro tests showed that some of the observed data were not normally distributed. The non-parametric tests of Mann-Whitney and Kruskal-Wallis were therefore used for the comparison of relative yield losses among cultivars using the R software (Gentleman and Ihaka, 2000) version 2.10.0. The predictive quality of the model of Shtienberg (Shtienberg *et al.*, 1990) was characterized using three statistical criteria: *Bias*, Root Mean Square Error of Prediction (*RMSEP*) and *Efficiency* (Kabat *et al.*, 1995; Moriasi *et al.*, 2007; Nash and Sutcliffe, 1970; Singh *et al.*, 2005; Wallach *et al.*, 2006):

$$Bias = \frac{1}{N}\sum_{i=1}^{i=N}\left(Y_i^{obs} - Y_i^{sim}\right) \qquad \text{Equation 4.8}$$

where N is the total number of situations, Y_i^{obs} is the observed value for situation i and Y_i^{sim} is the corresponding value simulated by the model. The bias measures the average difference between observed and simulated values. If the model underestimates the considered variable, the bias is positive. Conversely, if the model overestimates the variable, the bias is negative.

$$RMSEP = \sqrt{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{i=N}\left(Y_i^{sim} - Y_i^{obs}\right)^2} \qquad \text{Equation 4.9}$$

RMSEP quantifies the prediction error when the model parameters have not been estimated using the observations Y_i^{obs} used in the calculation of this criterion.

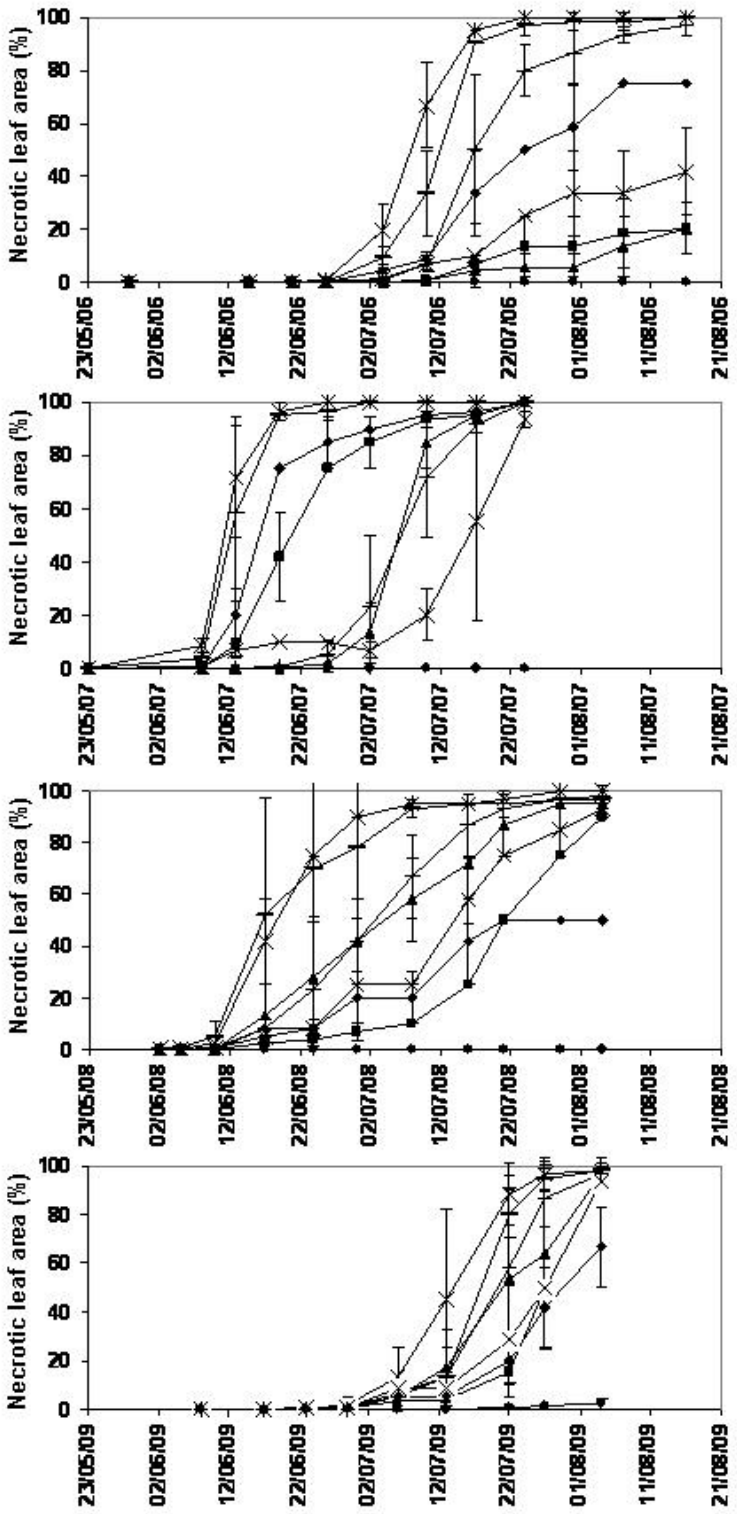

Figure 4.1 Percentage of leaf area injured by potato late blight for eight cultivars in a four year experiment conducted at the Inra Ploudaniel station (Brittany, France). Graphs A, B, C and D represent respectively the disease dynamics in 2006, 2007, 2008 and 2009. Each symbol represents a cultivar. □ : Arka; * : Bintje; - : Désirée; Δ : Eden; × : Inra 92T 114 76; ¤ : Inra 92T 120 16; + : Naturella; ◊ : Robijn. Error bars represent the 95% confidence intervals.

$$Efficiency = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{i=N}\left(Y_i^{sim} - Y_i^{obs}\right)^2}{\sum_{i=1}^{i=N}\left(Y_i^{obs} - \overline{Y^{obs}}\right)^2} \qquad \text{Equation 4.10}$$

where $\overline{Y^{obs}}$ is the mean of observed data. Nash and Sutcliffe (Nash & Sutcliffe, 1970) defined *Efficiency* as a normalized statistic that determines the relative magnitude of the residual variance ("noise") compared to the measured data variance ("information").The *Efficiency* defines the ability of a model to predict the value of a variable. The *Efficiency* can range from -∞ to 1 (Kabat *et al.*, 1995; Moriasi *et al.*, 2007; Nash and Sutcliffe, 1970; Singh *et al.*, 2005; Wallach *et al.*, 2006). If the model perfectly predicts the observations, the *Efficiency* is maximum and is equal to 1. *Efficiency* values lower than 0 indicate that the mean observed values is a better predictor than the simulated values which indicate a poor predictive quality of the model (Kabat *et al.*, 1995; Moriasi *et al.*, 2007; Nash and Sutcliffe, 1970; Singh *et al.*, 2005; Wallach *et al.*, 2006). Values between 0 and 1 are generally viewed as acceptable levels of performance (Kabat *et al.*, 1995; Moriasi *et al.*, 2007; Nash and Sutcliffe, 1970; Singh *et al.*, 2005; Wallach *et al.*, 2006). The closer the model efficiency to 1, the better is the fit between observed and simulated data (Kabat *et al.*, 1995; Moriasi *et al.*, 2007; Nash and Sutcliffe, 1970; Singh *et al.*, 2005; Wallach *et al.*, 2006). The distribution of model residuals (observed relative yield losses minus predicted relative yield losses) was analyzed.

4.3. Results

4.3.1. Temporal dynamics of potato late blight

Disease dynamics depended strongly on weather conditions (Figure 4.1). The year 2006 was an unfavorable for potato late blight, and the epidemic was delayed. By contrast, the 2007 epidemic was a very severe. The epidemic onset was early, and rapidly caused severe injury. The early onset of the disease has completely destroyed the culture. This prevented the formation of a tuber or reduced the tuberization if it had already started. Yield accumulation was interrupted and yield losses were high. 2008 was similar to 2007, however with a weaker epidemic and lower yield losses. In 2009, the disease was severe but its establishment was

late in the season. Weather conditions (temperature, humidity) were favorable to the development of late blight in 2007 and 2008 compared to 2006 and 2009. The timing of epidemic onset, which is also weather-dependent, influenced yield losses too. Epidemics also depended very much on cultivars (Figure 4.1). Cultivar Inra 92T 120 16 differed significantly from other cultivars because it showed no injury except at the end of 2009 (Figure 4.1).

4.3.2. Bulking duration

The bulking duration is defined as the difference in physiological age (expressed in p-days) from tuber initiation to the end of tuberization. Bulking duration depends on the cultivar maturity class. In our experiment, it varied from 350 (Bintje) to 480 p-days (Robijn) for disease-free cultivars (hatched white bars, Figure 4.2). These values were used as references for estimating relative yield losses using equation 4.2. Bulking durations declined with the severity of the late blight epidemics (Figure 4.2). The average was 418 p-days for the eight disease-free cultivars, and fell to 333, 109, 130 and 212 p-days in 2006, 2007, 2008 and 2009 respectively. Bulking durations in 2007 were the shortest because the epidemic was the strongest that year. They were longest in 2006 and intermediate in 2008 and 2009. These results are consistent with the observed disease dynamics (Figure 4.1).

4.3.3. Relative yield losses

Yield losses depended strongly on the cultivars ($p = 4.0 \times 10^{-5}$, Kruskall-Wallis test, Figure. 4.3), not only because epidemics depended on cultivar susceptibility (Table 4.4), but also because the damage function of potato late blight is cultivar-dependent. Inra 92T 120 16 differed from other cultivars because it was the only cultivar without any loss until 2008, and a slight relative yield loss (5%) in 2009 (Figure 4.3). The Mann-Whitney test classified the observed relative yield losses into three groups. The first group was composed only of Inra 92T 120 16, the only cultivar without any significant loss. Another group consisted of cultivars with severe relative yield losses (Bintje and Désirée). Lastly, the remaining cultivars (Eden, Inra 92T 114 76, Robijn, Naturella and Arka) can be considered as an intermediate group and were statistically different from the first two groups.

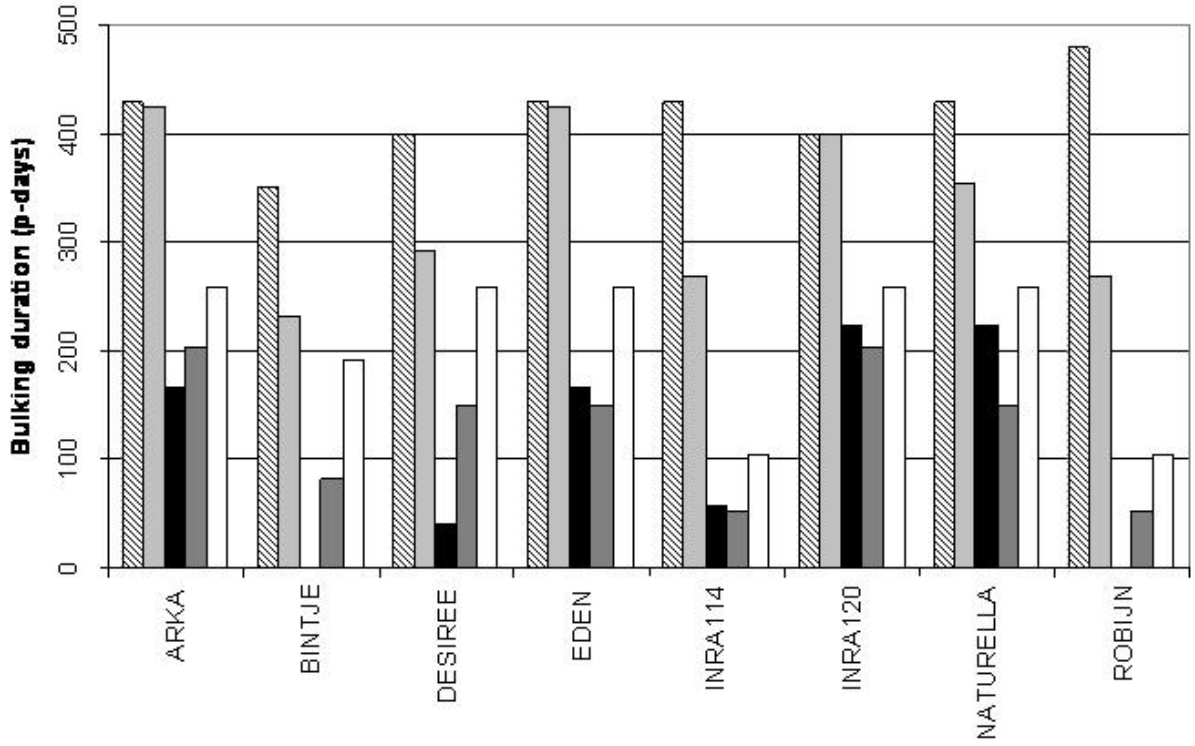

Figure 4.2 Bulking duration for eight cultivars in the four year experiment conducted at the Inra Ploudaniel station (Brittany, France). The bar color represents the year of observation: light grey (2006), black (2007), dark grey (2008), white (2009). The hatched bars represent bulking duration for healthy cultivars.

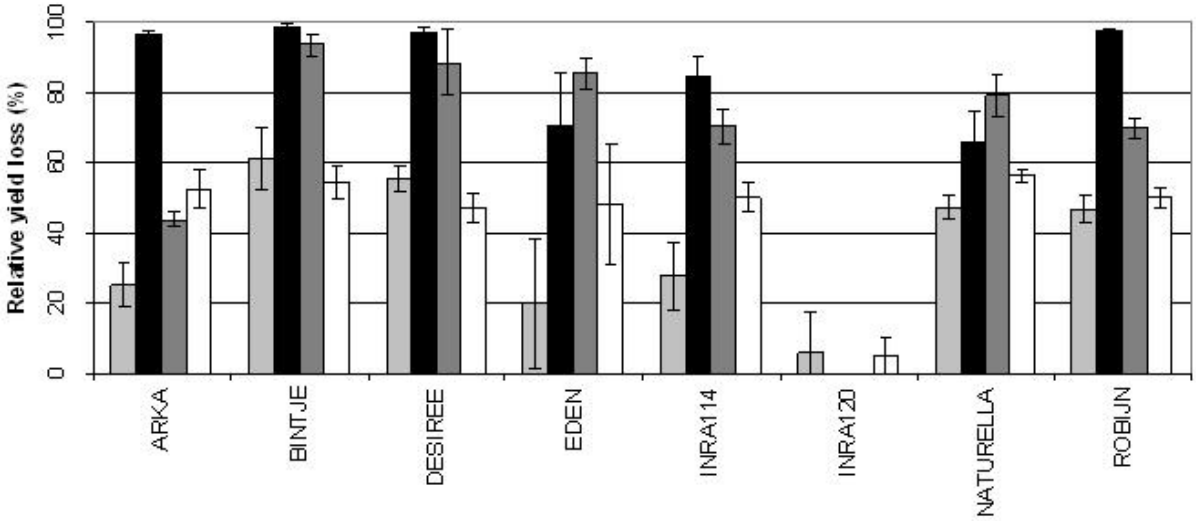

Figure 4.3 Relative yield losses observed for eight cultivars in a four year experiment conducted at the Inra Ploudaniel station (Brittany, France). The bar colour represents the year of observation: light grey (2006), black (2007), dark grey (2008), white (2009). Error bars represent the 95% confidence intervals.

Relative yield losses also differed from one year to another ($p = 3.9 \times 10^{-9}$, Kruskal-Wallis test). For instance, yield losses for the susceptible cultivar Bintje did not exceed 62% in 2006, whereas they were more than 93% in 2007 and 2008 before declining to 54% in 2009. Generally, relative yield losses were significantly higher in 2007 and 2008 than in 2006 and 2009 ($p = 7.0 \times 10^{-11}$, Mann-Whitney test). These results are consistent with the observed disease dynamics (Fig. 4.1).

In addition, interactions between cultivar and year were observed. For instance, 2008 was in general favorable to late blight and caused significant losses for most cultivars. However, Arka was unusually slightly susceptible to the disease this year and experienced lower losses than other cultivars. Arka was also slightly affected by the disease in 2006 (with 25% relative yield loss), but became as susceptible as Bintje in 2007 (96% relative yield loss). Naturella was more sensitive to the disease than Arka in 2006 (with 47% relative yield loss) and was less susceptible than Arka in 2007 (with 66% relative yield loss).

4.3.4. Evaluation of the predictive quality of the Shtienberg's model

The overall predictive quality of the model was good (Fig. 4.4). The model's predictive quality was also good as the efficiency value was high, *i.e.* close to 1. The RMSEP was quite low (13.25%), although the model slightly over-estimated relative yield losses (bias = -0.36%). The residuals were quite evenly distributed over a wide range of yield losses (from 5% to 100%). Importantly, the model was successful in representing the year-to-year variability as well as the inter-cultivar variability of potato late blight epidemics. Residuals were randomly distributed around zero, indicating that the predictions of the model were independent of the observed yield losses (Fig. 4.5).

The calculation of physiological age just using the mean effective vegetative development between the minimum and maximum daily temperature slightly improved the *Efficiency* of the model (0.81) and slightly decreased the RMSEP (12.89%). However, the overall bias of the model was increased (-5.60%) when physiological ages were calculated using this simpler method.

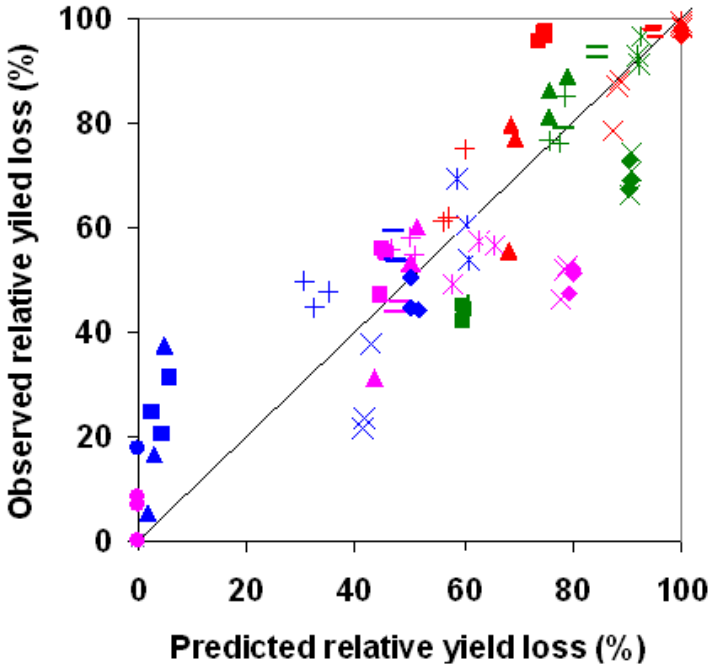

Figure 4.4 Comparison of the relative yield losses predicted by the model of Shtienberg *et al.* (1990) and the relative yield losses observed. The straight line is the 1:1 line. The blue, red, green and yellow colors represent respectively the years 2006, 2007, 2008 and 2009. Each symbol represents a cultivar. □ : Arka; * : Bintje; - : Désirée; Δ : Eden; × : Inra 92T 114 76; ¤ : Inra 92T 120 16; + : Naturella; ◊ : Robijn.

4.4. Discussion

This study provides experimental data about the effects of various levels of cultivar resistance on leaf disease caused by *P. infestans* and the associated damage for a wide range of late blight epidemics in France. In order to characterize disease, the studied variable was the relative yield loss in order to compare cultivars with different potential yields. However, if the cultivars are to be assessed with regard to their production performance, it is the actual yield that should be considered. In this experiment, attainable yields ranged from 24 to 94 t/ha in 2006, 0.3 to 64 t/ha in 2007, 2 to 85 t/ha in 2008, and 26 to 83 t/ha in 2009. The ranking of the eight studied cultivars according to their susceptibility is in agreement with the available knowledge on the late blight genetic resistance factors they harbor. There were probably strains that have a different virulence and aggressiveness, due to constant shifts in the pathogen populations.

The significant differences in yield losses are fully explained by the types and levels of cultivar resistances (Figure 4.3; Table 4.4). There was a large influence of the interaction of

weather and cultivar resistance on the disease dynamics and yield loss. This is taken into account in the model by calculating the RAUDPC, showing that changes in the disease progression were used to predict yield losses due to late blight.

The model (Shtienberg *et al.*, 1990) successfully represented these interactions, indicating that its structure is suitable to take them into account. In addition to its good predictive quality (Figure 4.4), this model is simple to use in terms of input variables, and has a relatively small number of parameters (Table 4.3). It was not necessary to re-estimate the parameters of the model. This is remarkable since these were estimated more than 20 years ago on different cultivars, in another continent (North America) with different soil and weather conditions. This strongly suggests the robustness of the model. However, Shtienberg's model requires very detailed knowledge of varietal characteristics: the bulking rate for the disease-free cultivar; the physiological age at bulking initiation for a healthy crop (from emergence); the physiological age at the end of bulking for a healthy crop (from emergence) This implies that it is usable only on well characterized cultivars. It appears therefore useful to thoroughly characterize the maturity class of new cultivars as their market share increases in order to have robust damage functions for use with Shtienberg's model.

The calculation of physiological age just using the mean value of the effective vegetative development temperature of the crop between the minimum and maximum daily temperature proved to be a simple and efficient way to express daily changes of temperature. However, the calculation simplicity of this method does not compensate for the extra bias added. It is therefore recommended to use the equation proposed by Sands *et al.* (1979) to calculate physiological age.

The Shtienberg's model proved to have a good quality of prediction for modern cultivars grown in French conditions. This will permit to use it to improve potato late blight management not only at the tactical level (chemical control), but also at the strategic level (using IPM approaches that combines cultural, genetic, physical and chemical control).
In Western Europe and especially in France, the management of potato late blight mainly relies on the use of pesticides, which are used systematically over large areas on a long-term basis (Aubertot *et al.*, 2007; Champeaux, 2006). One way to improve this situation is to use decision support systems that attempt to target chemical applications at moments of *P. infestans* high risk (Skelsey *et al.*, 2009). The Shtienberg's model can improve operational

disease warnings for potato late blight when conditions do not favor epidemics by basing warnings on potential damage. This model can be used in the same way as the damage functions embedded within the EPIPRE model (Zadoks, 1989) to help decide whether to spray, not to spray, or wait, based on expected economic benefits of the chemical treatment.

In addition to helping with tactical decision-making, the evaluated model could contribute to the development of an integrated model to help design integrated management strategies of the disease, taking into account the agronomic, environmental and socio-economic performances of the studied cropping systems. This could be achieved by linking this model to an epidemiological model that predicts disease dynamics as a function of weather conditions, cultivar choice and other cultural practices. Furthermore, approaches such as that followed by Lo-Pelzer *et al.* (2010) could be developed to help design integrated strategies aimed at preserving the efficacy of quantitative and/or specific resistances.

The Shtienberg's model proved to have a good quality of prediction for modern cultivars grown in French conditions. This will permit to use it to improve potato late blight management not only at the tactical level (chemical control), but also at the strategic level (using IPM approaches that combines cultural, genetic, physical and chemical control).

4.5. Acknowledgements

The authors are grateful to Roselyne Corbière, Lydia Bousset and Didier Andrivon for their scientific support and essential inputs. This study was carried out within a PhD project co-funded by Inra and ACVNPT (Association des Créateurs de Variétés Nouvelles de Pomme de Terre) through a CIFRE grant (Conventions Industrielles de Formation par la Recherche) and by the project MICMAC design (ANR-09-STRA-06) supported by the French National Agency for Research (ANR). Field experiments were partly supported by the ANR project ADD-CEDRE.

Table 4.4 Relative yield losses associated on the eight cultivars types and levels of resistance over the four years of experiment

Cultivar	Type of resistance according to genealogy and field observations	Resistance level	Relative yield loss observed (%) ± standard deviation (n=3)				
			2006	2007	2008	2009	Mean (n=4)
Bintje	None	Very low	61.1 ± 7.8	98.6 ± 0.6	93.5 ± 2.8	54.4 ± 4.4	76.9 ± 22.4
Désirée	Partial	Low	55.5 ± 3.3	97.3 ± 1.0	88.4 ± 8.4	47.0 ± 4.0	72.1 ± 24.6
Arka	Specific (R1) and partial	Moderate to high	25.4 ± 5.6	96.4 ± 1.0	43.9 ± 1.9	52.7 ± 4.8	54.6 ± 30.1
Eden	Specific and partial	Moderate	19.8 ± 16.3	70.6 ± 13.2	85.4 ± 3.8	48.1 ± 15.2	56.0 ± 28.6
Inra 92T 114 76	Partial	Moderate	27.7 ± 8.8	84.5 ± 5.1	70.4 ± 4.2	50.2 ± 3.6	58.2 ± 24.8
Naturella	Specific (overcome R2)	Low	47.3 ± 2.7	66.0 ± 7.8	79.2 ± 5.0	56.2 ± 1.7	62.2 ± 13.7
Robijn	Partial	Moderate to high	46.5 ± 3.5	97.5 ± 0.7	69.7 ± 2.6	50.0 ± 2.5	65.9 ± 23.4
Inra 92T 120 16	Specific and partial	Very high	5.9 ± 10.3	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	5.1 ± 4.5	2.8 ± 3.2

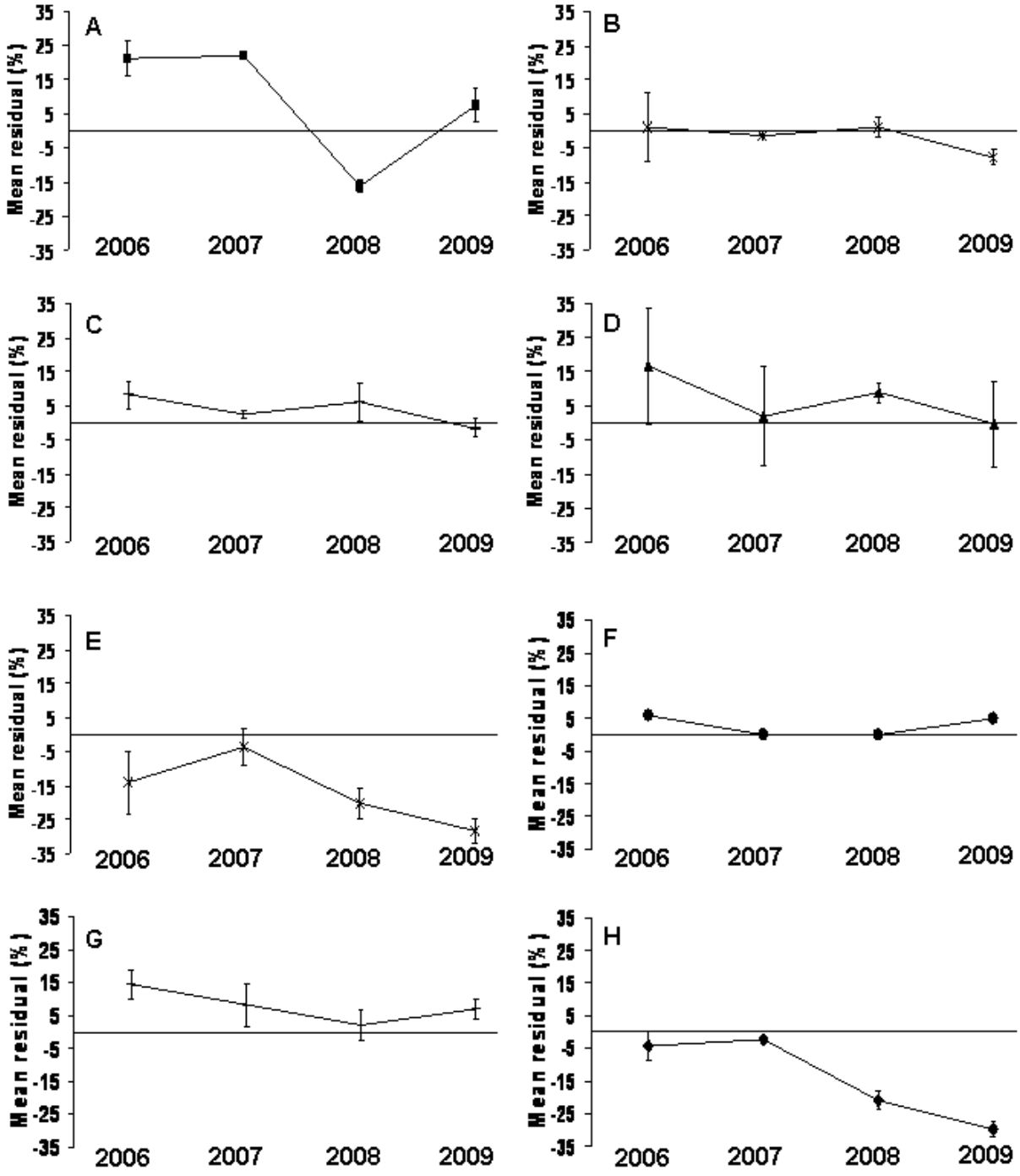

Figure 4.5 Residuals analysis of relative yield loss of late blight in Ploudaniel, in a four year experiment. Residuals were calculated as: (Observed relative yield loss – Predicted relative yield loss). Each symbol represents a cultivar. □ : Arka (A); * : Bintje (B); - : Désirée (C); Δ : Eden (D); × : Inra 92T 114 76 (E); ¤ : Inra 92T 120 16 (F); + : Naturella (G); ◊ : Robijn (H).

5. Exemple de simulations réalisées à l'aide du modèle SIPPOM-de-terre

5.1. Introduction

Ce chapitre a pour objectif d'illustrer les potentialités de SIPPOM-de-terre pour l'analyse des effets de différentes stratégies de gestion du mildiou de la pomme de terre, à partir d'un premier prototype de simulateur informatique développé sur la plate-forme RECORD. Des stratégies de gestion de la maladie à l'échelle de la parcelle ont été simulées pour illustrer l'utilisation du modèle. Le passage à l'échelle du territoire n'est pas finalisé à ce stade, car il a été nécessaire de bien appréhender l'intégration des différents processus au niveau parcelle et parce que le modèle VOLPONE produit en fin de thèse, n'a pas encore été intégré sous RECORD, faute de temps.

La première partie de ce chapitre présente la plate-forme sur laquelle sont développés le simulateur, les choix de modélisation informatique pour chacun des modules et les scenarii de simulation. La deuxième partie concerne les résultats de simulation obtenus et l'analyse de ces premières sorties.

5.2. Matériels et méthodes

5.2.1. Description de la plate-forme RECORD

La plate-forme RECORD (Bergez *et al.*, 2012) de l'Inra a pour objectifs de faciliter la construction, la simulation informatique de modèles représentant différents agro-écosystèmes et d'améliorer leur capitalisation et leur réutilisation au sein de l'Institut. Elle propose un ensemble de fonctionnalités permettant de passer du modèle conceptuel au simulateur informatique, de définir le plan d'expérience, de réaliser les simulations et l'exploration des résultats obtenus.

Elle comprend :

- un logiciel de modélisation et de simulation : VLE
- des fonctionnalités permettant de lier dynamiquement le logiciel développé à des outils d'intérêt comme le logiciel statistique R
- une bibliothèque de modèles et un support à l'utilisation de ses différents éléments.

La démarche de modélisation, mise en avant par la plate-forme, est une approche systémique qui a pour avantage de fournir un cadre méthodologique pour la modélisation conceptuelle de systèmes complexes intégrant plusieurs disciplines. Ainsi, les sous-systèmes sont spécifiés, codés de manière modulaire et hiérarchique. Les interactions entre les sous-systèmes sont établies, puis codées en autant de flux d'information transitant par les ports d'entrée et de sortie des modèles. L'ensemble des modèles est ensuite intégré par couplage au sein de la plate-forme, en cohérence avec les flux d'informations spécifiés lors de la phase conceptuelle. La plate-forme garantit la cohérence des couplages entre les différents modèles et offre des services facilitant le paramétrage et le pilotage des simulations.

5.2.2. Passage du modèle conceptuel SIPPOM-de-terre au simulateur informatique restreint à l'échelle de la parcelle : Prototype 1

A partir du modèle conceptuel SIPPOM-de-terre décrit dans le chapitre 2, nous avons spécifié le prototype 1 (Figure 5.1). C'est un modèle à la parcelle, qui simule les processus bio-physiques, la production d'inoculum secondaire, et qui peut permettre la simulation des effets de pratiques de gestion sur la dynamique épidémiologique de la maladie. La production d'inoculum primaire est ici une donnée d'entrée.

La méthode adoptée pour réaliser le simulateur informatique a consisté dans un premier temps à coder, tester et valider, chacun des sous-systèmes de manière indépendante. Trois modèles informatiques ont été ainsi créés (Climate, Inoculum, Parcelle). Dans un deuxième temps, ils ont été intégrés par couplage au sein du même simulateur (Figure 5.2).

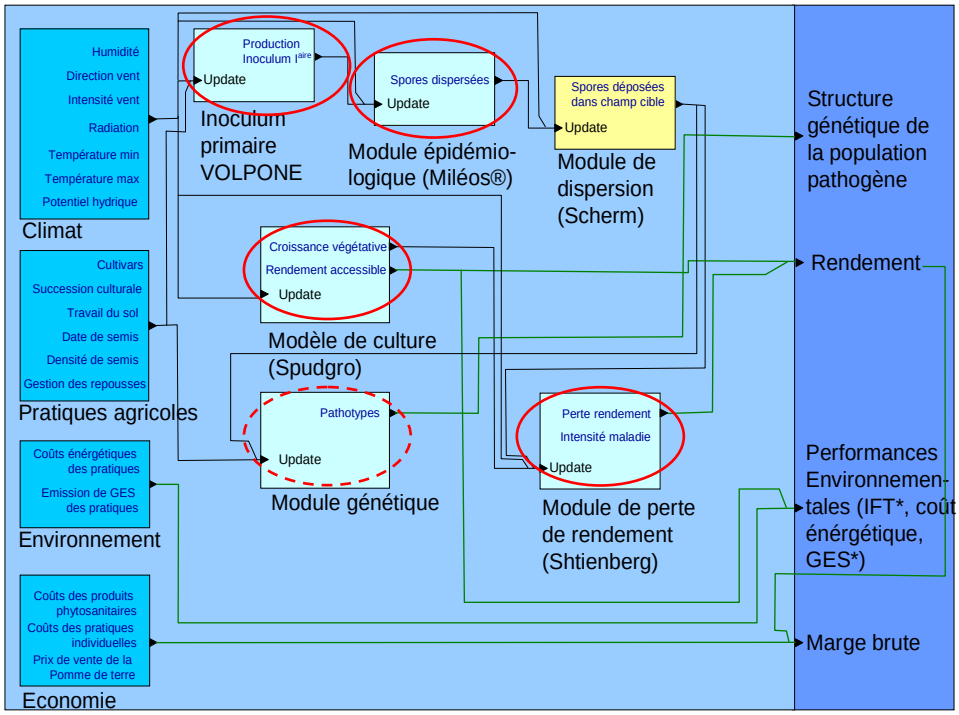

Figure 5.1. Périmètre du prototype 1 par rapport au modèle conceptuel SIPPOM-de-terre

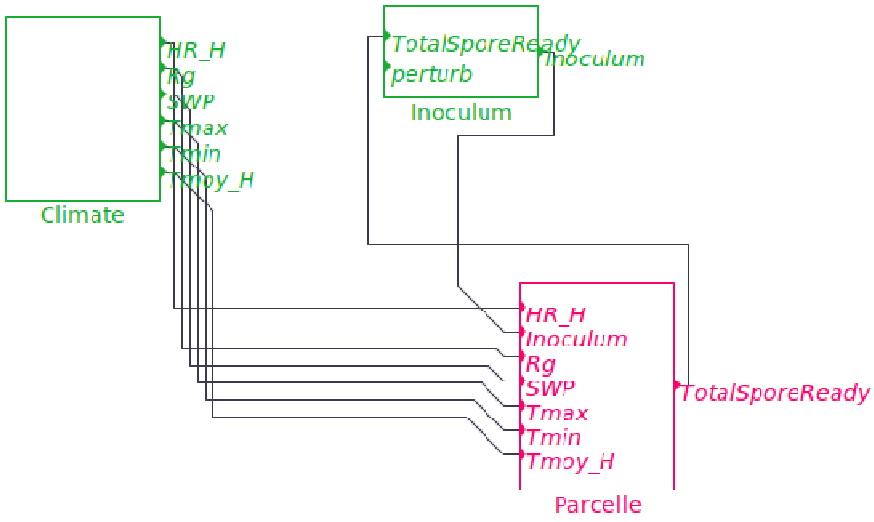

Figure 5.2 Visualisation du système global dans l'interface graphique gvle de la plate-forme

- Modèle Climate :
  - ports de sortie : HR_H ➔ température horaire, Rg ➔ rayonnement, SWP ➔ stress hydrique, Tmax ➔ température maximale du jour, Tmin➔ température minimale du jour, Tmoy_H ➔ température moyenne horaire
- Parcelle :
  - ports d'entrée : Inoculum ➔ quantité de spores présentes sur la parcelle (inoculum primaire ou nombre de spores produites pondéré éventuellement par une pratique agricole), HR_H➔ température horaire, Rg➔ rayonnement, SWP➔ stress hydrique, Tmax➔ température maximale du jour, Tmin➔ température minimale du jour, Tmoy_H➔ température moyenne horaire
  - port de sortie : TotalSporeReady➔ quantité de spores produites par la parcelle au jour de simulation
- Inoculum :
  - port d'entrée : TotalSporeReady (voir ci-dessus)
  - port de sortie : Inoculum (voir ci-dessus)

- **« Climate »** lit la série climatique donnée en entrée. A chaque pas de temps de la simulation, il envoie aux modèles qui en ont besoin, les données climatiques (températures minimale et maximale journalières, températures horaires, humidités horaires, rayonnement, stress hydrique du jour). Pour le codage informatique, nous avons utilisé le paquet informatique «Meteo», issu de la bibliothèque de modèles RECORD.

- **« Inoculum »** est le modèle qui calcule à chaque pas de temps de la simulation, l'inoculum secondaire, c'est à dire le nombre de spores contaminatrices sur la parcelle. C'est un élément central dans le cas de SIPPOM-de-terre car il intègre la dynamique de contamination et les pratiques de gestion de cette contamination. Pour le prototype 1 (à l'échelle d'une parcelle), on spécifie en entrée du modèle un niveau de contamination primaire (un niveau de spores pour une période donnée en début de culture) et un niveau de pratique de gestion de la contamination par l'agriculteur. Le modèle calcule l'inoculum secondaire au temps t (port de sortie « Inoculum » du modèle « Inoculum » dans la figure 5.1) en fonction du nombre de spores produites sur la parcelle au temps t-1 (port de sortie « TotalSporeReady » du modèle « Parcelle ») et des pratiques de gestion.

- **« Parcelle »** correspond au modèle couplant le modèle de culture de la pomme de terre (Spudgro), le modèle épidémiologique (Milsol) et le modèle de relation dégâts-dommages (Shtienberg et *al.*, 1990 ; Figure 5.3). L'ensemble de ces modèles a été codé dans le formalisme mathématique des équations aux différences, qui permet d'exprimer l'état d'un système en fonction de son état au pas de temps précédent. Pour Spudgro, nous nous sommes appuyés sur la publication de référence (Johnson *et al.*, 1986). Pour Milsol, nous avons utilisé une documentation relativement fragmentaire (Ladeveze, 1988 ; Rakotonindraina, 2008). Pour faciliter l'intégration des aspects spatio-temporels de flux de spores, nous avons mis en place une approche par cohorte, qui s'avère plus souple et générique dans le cadre du projet, en particulier pour le prototype 2. Ce modèle parcelle sera la brique de base du prototype 2.

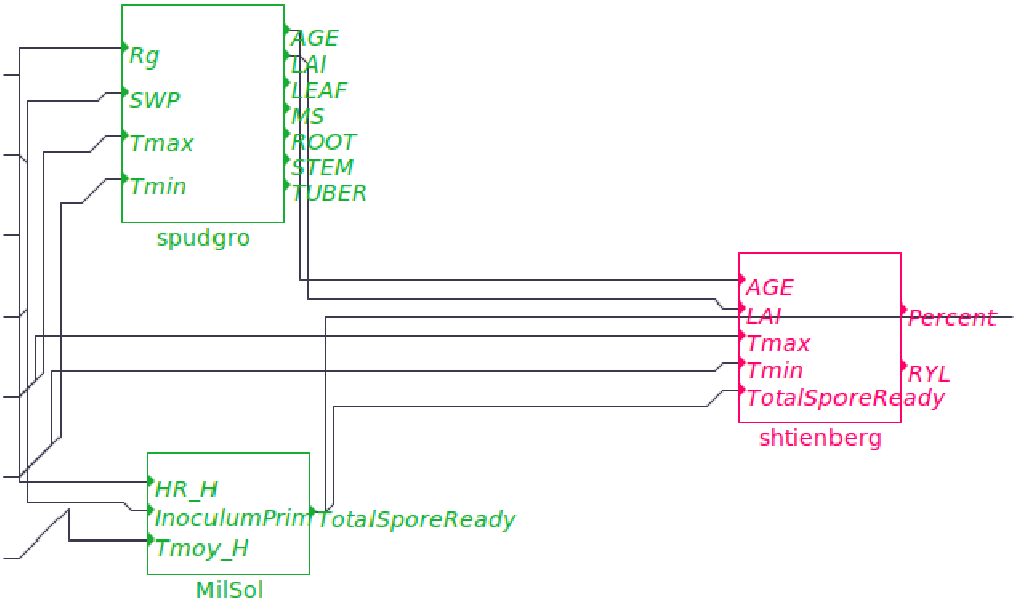

Figure 5.3 Visualisation du sous-système « Parcelle » dans l'interface graphique gvle de la plate-forme RECORD.

- Spudgro:
  - Ports d'entrée RG, SWP, Tmax, Tmin (définis dans Figure 5.2)
  - Port de sortie : AGE ➔ âge physiologique, LAI ➔ Leaf Area Index (indice de surface foliaire), LEAF ➔ matière sèche des feuilles, MS ➔ matière sèche totale, ROOT ➔ matière sèche racinaire, STEM ➔ matière sèche des tiges, TUBER ➔ matière sèche des tubercules
- Milsol :
  - Ports d'entrée : HR_H ➔ Humidité moyenne par heure, Tmoy_H ➔ Température moyenne par heure, Inoculum ➔ spores contaminatrices présentes sur la parcelle
  - Port de sortie : TotalSporeReady ➔quantité de spores produites au cours de la journée
- Modèle de Shtienberg
  - Ports d'entrée : AGE ➔ âge physiologique de la culture, LAI ➔ Leaf Area Index de la culture (indice de surface foliaire), Tmax ➔ température maximale du jour, Tmin ➔ température minimale du jour, TotalSporeReady ➔ Quantité de spores produites sur la parcelle
  - Port de sortie ➔ Percent pourcentage de feuilles nécrosées, RYL ➔ Relative Yield Loss (perte relative de rendement)

5.2.3. Passage à l'échelle du territoire : prototype de simulateur 2

A l'échelle du territoire, nous avons développé un premier prototype de modèle spatialement explicite représentant des dynamiques des populations intègrant des flux de spores de midiou entre les unités de surface du paysage. Ce type de modèle nécessite généralement des temps de calcul élevés. En effet, il faut calculer à chaque pas de temps, pour chaque parcelle, la quantité de spores de mildiou transmises à chacune des autres parcelles. A titre de référence, le logiciel sous-jacent au modèle SIPPOM-WORS (Lô-Pelzer *et al.*, 2010, développé sous Mathematica) nécessite de l'ordre d'une demi-journée pour effectuer une simulation représentant 5 années pour un parcellaire de 25 km² à cause du très grand nombre de

convolution à calculer entre les éléments du raster représentant le territoire (pixels de 50m*50m). Afin de limiter les temps de calcul, nous avons choisi de représenter le territoire de manière vectorielle et non plus sous la forme d'un raster. Pour réaliser ces calculs, nous avons utilisé l'algorithme Califlopp (Bouvier *et al.* 2009). Ce dernier a été utilisé pour représenter la dispersion d'éléments biotiques dans plusieurs projets dont Genesys (Colbach *et al.*, 2001), qui visait à représenter la dynamique des populations cultivées et spontanées de colza entre les parcelles d'un paysage et leurs bordures. Dans ce cas, les flux entre parcelles concernaient le pollen. Cet algorithme est générique et paramétrable en fonction du type de particules transportées. Nous l'avons utilisé pour modéliser les flux de spores entre les parcelles. La fonction de dispersion des spores retenue est celle publiée par Scherm (1996).

La mise en œuvre informatique a consisté à utiliser le modèle « Parcelle » présenté au paragraphe 5.2.2 comme brique de base du simulateur et à l'instancier en autant de parcelles présentes sur le territoire. Chaque parcelle i émet à chaque pas de temps un flux de spores « Spore_i » qui diffuse vers son voisinage si elle comporte des sources d'inoculum, et reçoit un flux d'inoculum « Inoc_i » issu de son voisinage (Figure 5.5 illustrant l'application à un modèle à 3 parcelles). Chaque parcelle est reliée à un modèle central : « Inoculum » qui détermine par l'algorithme Califlopp la quantité de spores d'inoculum primaire pour chacune des parcelles. On a supposé que la météo était la même pour l'ensemble des parcelles.

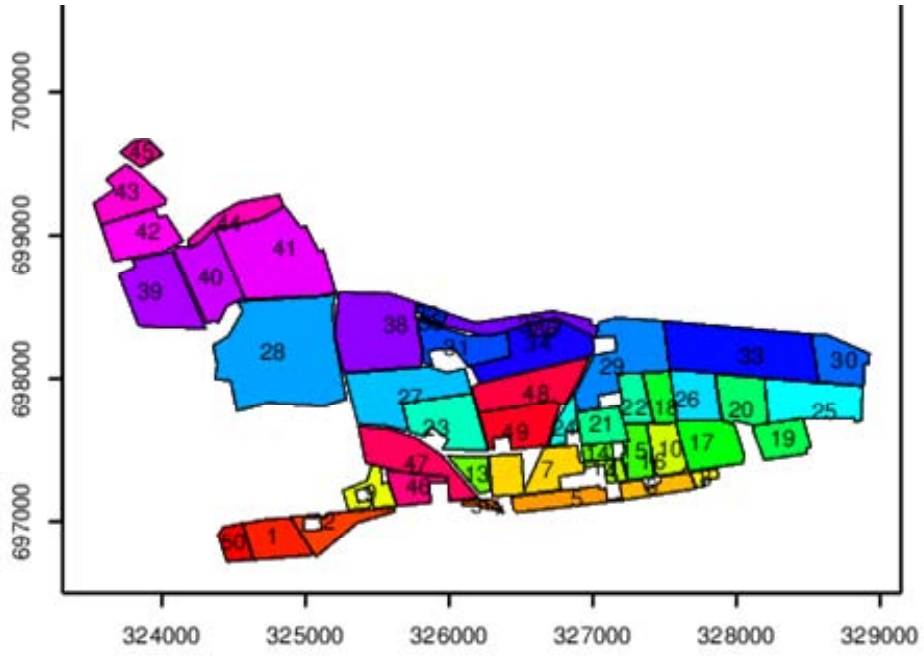

Figure 5.4 Visualisation du parcellaire d'application pour le prototype 2. Les axes sont exprimés en m.

Une des finalités du prototype étant de produire un simulateur capable de représenter l'impact de la densité de repousses de pommes de terre et des tas de déchets sur la production d'inoculum primaire de mildiou, nous avons spécifié pour chaque unité géographique parcellaire, s'il s'agissait d'un champ cultivé, d'un champ de repousses ou d'un tas de déchets. Le modèle « Parcelle » présenté en 5.2.2 a été utilisé comme brique de base pour les champs cultivés. Le modèle Volpone n'ayant pas pu être codé et intégré à la plate-forme avant la fin de la thèse, nous avons néanmoins testé le caractère fonctionnel du prototype, en adaptant le modèle « Parcelle » dans sa version « variété Bintje et sans traitement » (scénario 1.a).

L'adaptation a consisté à moduler la production de spores d'un facteur Alpha dont le niveau est calculé à partir de la densité de tiges au m^2 (densRep), qui est une sortie fournie par le modèle Volpone et la densité de tiges au m^2 (dens) d'un champ de pommes de terre cultivé.

Alpha = densRep/dens.
Avec :
128 tiges/m² pour les tas de déchet
1 tige/m² pour les parcelles avec repousses
15 tiges/m^2 pour un champ cultivé (38 000 tubercules/ha et 4 tiges en moyenne par tubercule).

Pour tester le prototype, nous avons utilisé le jeu de données fourni comme exemple avec l'algorithme Califlopp. Il s'agit d'un jeu de données fourni en démonstration d'Ortho, la base de données de l'IGN. On dispose ainsi de 50 parcelles (polygonales) définies via les coordonnées de leurs sommets (Figure 5.4). La parcelle 38 sera considérée comme un champ cultivé, les parcelles 28 et 27 comme des champs de repousses et la parcelle 32 comme un tas de déchets.

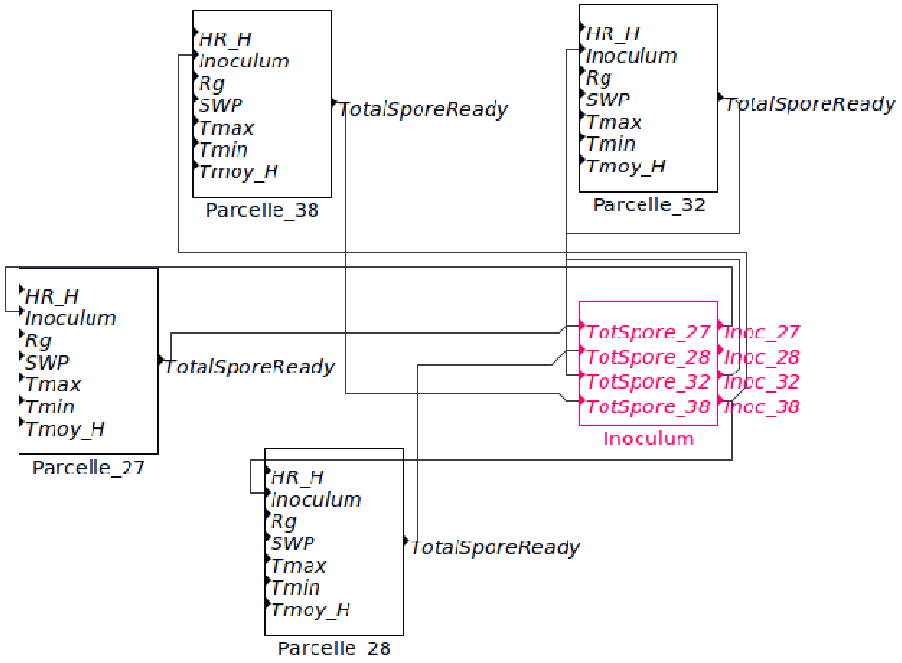

Figure 5.5 Visualisation du prototype 2, dans l'interface graphique de gvle. Les couplages avec le modèle Climate n'ont pas été représentés pour ne pas alourdir la figure

5.2.4. Plan d'expérience utilisé pour les simulations

Pour tester le caractère opérationnel du prototype 1, nous avons spécifié des scénarii de simulations de manière à représenter une gamme de situations contrastées et réalistes quant aux dynamiques de mildiou simulées et à la disponibilité en terme de valeurs pour les variables d'entrée des modèles. Pour ces raisons, les facteurs étudiés qui ont été retenus sont

i) le climat (variabilité annuelle pour un site donné)

ii) l'inoculum primaire à l'échelle du territoire

iii) le niveau de protection chimique par l'application de traitements phytosanitaires.

Le tableau 5.1 détaille les niveaux des facteurs retenus. Le site de Ploudaniel (Bretagne, France) a été retenu comme site de référence climatique, car les dynamiques épidémiques sur ce site sont parfaitement connues, ce qui favorisera la confrontation expertises/premiers résultats de simulation. Les simulations sont réalisées sur les années climatiques 2006, 2007 et 2009, qui, à dire d'expert, représentent trois situations contrastées en terme de conditions climatiques ayant entraîné des pressions épidémiques différentes : 2007 forte, 2009 faible, 2006 « standard ». Les séries climatiques sont issues de la base de données « Climatik » (https://intranet.Inra.fr/climatik) de l'Unité Agroclim de l'Inra. Les graphiques de la Figure

5.6 représentent les variables climatiques conditionnant fortement la dynamique du développement du mildiou : températures minimale, maximale et l'humidité moyenne journalière.

Les simulations ont été réalisées en premier lieu sur la variété Bintje. Il s'agit en effet d'une variété sensible au mildiou (au niveau du feuillage), et pour laquelle les dégâts infligés par la maladie sont facilement mesurables. Par ailleurs, ce choix est également justifié par le fait que la variété Bintje est de loin, la variété pour laquelle il existe le plus grand nombre de références et d'observations accumulées, ce qui est précieux pour préciser les valeurs des paramètres nécessaires pour réaliser les simulations sur la plate-forme RECORD. Une deuxième série de simulations a été réalisée avec une variété moins sensible au mildiou. Dans ce dernier cas, nous avons repris les caractéristiques variétales de la variété Bintje, et nous avons augmenté arbitrairement d'un facteur 2, le délai de latence avant infection pour représenter l'effet de la résistance variétales (Chauvin, communication personelle).

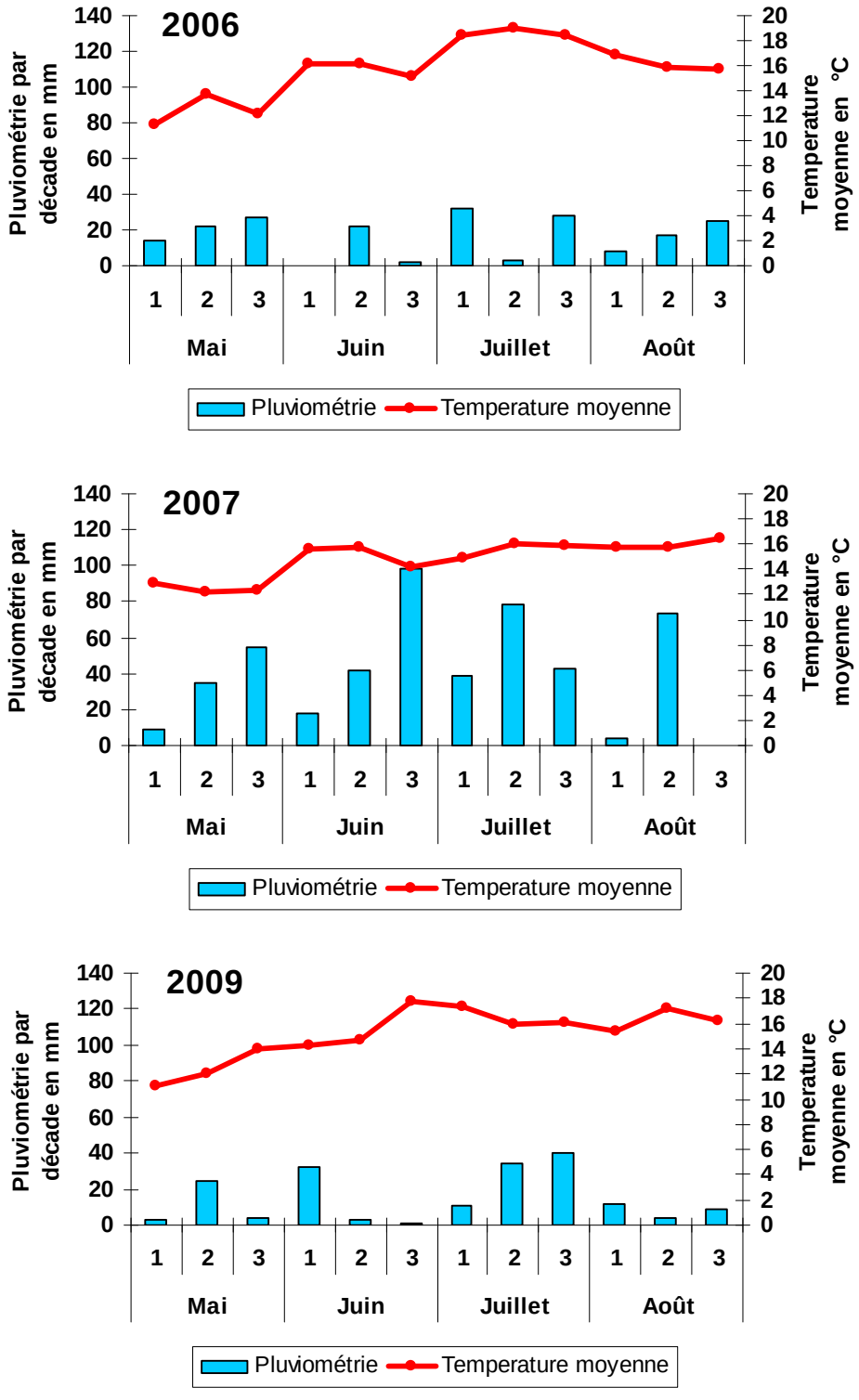

Figure 5.6 Pluviométrie et température moyenne par décade pendant la période de culture de la pomme de terre (mai à août) pendant les 3 années considérées comme années de référence pour les simulations (Source Agroclim). 2007 apparaît comme l'année où la pluviométrie est la plus abondante et très bien répartie sur toute la saison culturale favorisant ainsi un très fort développement de l'épidémie.

Le facteur « Contrôle de la maladie » a été mis en œuvre suivant plusieurs modalités :

- Scénario 1 : pas de traitement : il n'y a pas de réduction de la quantité d'inoculum secondaire sur la parcelle.

- Scénario 2 : il y a un traitement systématique tous les 7 jours. Ce scénario est proche de ce qui est pratiqué sur le terrain. Le traitement a pour effet de réduire à zéro la quantité d'inoculum secondaire sur l'intervalle de 7 jours. Cela représente une dizaine de traitements au cours de la période culturale.

- Scénario 3 : le traitement est raisonné par une règle de décision faisant intervenir le pourcentage de feuilles nécrosées observées au champ tous les 7 jours. Si ce pourcentage est supérieur à 10%, on effectue un traitement qui a pour effet de réduire à zéro la quantité d'inoculum secondaire sur les 7 jours qui suivent, sinon on ne fait rien dans les 7 jours.

- Scénario 4 : comme le scénario 3, mais avec un seuil de 1% de feuilles nécrosées.

Pour l'ensemble des scénarii, l'inoculum primaire a été pris comme une variable d'entrée des modèles. Il a été fixé à un apport de 10 spores par jour sur la parcelle, pendant une période de sept jours se situant au moment de la levée.

Pour tester le caractère opérationnel du prototype 2, nous avons simulé la production d'inoculum primaire qui arrive sur la parcelle n° 38 de notre jeu de données exemple et qui est issu des trois parcelles n° 27, n° 28 et n°32. Les deux premières concernant des unités géographiques où se trouvent des repousses et la dernière correspondant à un tas de déchets. Les simulations ont concerné les deux années climatiques 2007 (favorable au développement de la maladie) et 2009 (moins favorable au développement de la maladie).

Tableau 5.1 Les différentes modalités du plan de simulation.

			Variété sensible			**Variété moins sensible**		
			Année climatique			**Année climatique**		
			Favorable	**Neutre**	**Défavorable**	**Favorable**	**Neutre**	**Défavorable**
Gestion coordonnée de la maladie à l'échelle du territoire	**Seuil de traitement (%)**	**0**	$R_0 A_f G_d S_0$	$R_0 A_n G_d S_0$	$R_0 A_d G_d S_0$	$R_1 A_f G_d S_0$	$R_1 A_n G_d S_0$	$R_1 A_d G_d S_0$
		1	$R_0 A_f G_d S_1$	$R_0 A_n G_d S_1$	$R_0 A_d G_d S_1$	$R_1 A_f G_d S_1$	$R_1 A_n G_d S_1$	$R_1 A_d G_d S_1$
		10	$R_0 A_f G_d S1_{10}$	$R_0 A_n G_d S_{10}$	$R_0 A_d G_d S_{10}$	$R_1 A_f G_d S_{10}$	$R_1 A_n G_d S_{10}$	$R_1 A_d G_d S_{10}$
Mauvaise gestion de la maladie à l'échelle du territoire	**Seuil de traitement (%)**	**0**	$R_0 A_f G_f S_0$	$R_0 A_n G_f S_0$	$R_0 A_d G_f S_0$	$R_1 A_f G_f S_0$	$R_1 A_n G_f S_0$	$R_1 A_d G_f S_0$
		1	$R_0 A_f G_f S_1$	$R_0 A_n G_f S_0$	$R_0 A_d G_f S_1$	$R_1 A_f G_f S_1$	$R_1 A_n G_f S_1$	$R_1 A_d G_f S_1$
		10	$R_0 A_f G_f S_{10}$	$R_0 A_n G_f S_{10}$	$R_0 A_d G_f S_{10}$	$R_1 A_f G_f S_{10}$	$R_1 A_n G_f S_{10}$	$R_1 A_d G_f S_{10}$

$R_{0/1}$: facteur variété à deux niveaux (0 : Sensible ; 1 : moins sensible)

$A_{f/n/d}$: facteur année climatique (f : année favorable ; n : neutre ; d : année défavorable)

$G_{d/f}$: facteur gestion de la maladie (d : défavorable par rapport à la maladie ; f : favorable par rapport à la maladie)

$S_{0/1/10}$: facteur déclanchement de la maladie (0 : seuil de 0% d'attaque ; 1 : seuil 1% d'attaque ; 10 : seuil 10% d'attaque)

Tableau 5.2 Etat d'avancement des principaux modules de SIPPOM-de-terre

	Identification formalisme	**Codage sous RECORD (VLE C++)**	**Codage Informatique Autre langage**	**Validation informatique**	**Evaluation de la qualité prédictive**
Production inoculum I^{aire} (à l'échelle de la parcelle)	VOLPONE	Non	VBA Excel	Non	Oui (Aubertot *et al.*, à soumettre)
Modèle de culture (à l'échelle de la parcelle)	Spudgro (Johnson *et al.;* 1986a)	Oui	VBA Excel	Oui	Oui (Johnson *et al.;* 1986a)
Modèle épidémiologique (à l'échelle de la parcelle)	Milsol (DGAL / Arvalis)	Oui	VBA Excel	Oui	Oui
Relation dégâts-dommage (à l'échelle de la parcelle)	(Shtienberg *et al.*, 1990)	Oui	VBA Excel	Oui	Oui (Rakotonindraina *et al.*, 2012a)
Module de dispersion (à l'échelle de la parcellaire)	(Scherm, 1996)	Oui (Califlopp)	Mathematica	Oui	?
Module génétique	Filtre génétique (Flor, 1971)	Non	Mathematica	Non	Non
Représentation structure spatiale du paysage	Vectoriel (polygones)	Oui	Mathematica (raster)	Non	-
Module performances économiques et environnementale	Déterminants économiques, coûts environnementaux des pratiques	Non	Mathematica	Non	Non

5.3. Résultats

Ce premier prototype SIPPOM-de-terre, même s'il ne remplit pas toutes les fonctionnalités attendues à terme, est opérationnel et permet de fournir des résultats analysables et discutables quant à sa capacité prédictive notamment des productions d'inoculum primaire et secondaire, ainsi que les dégâts engendrés et les dommages associés.

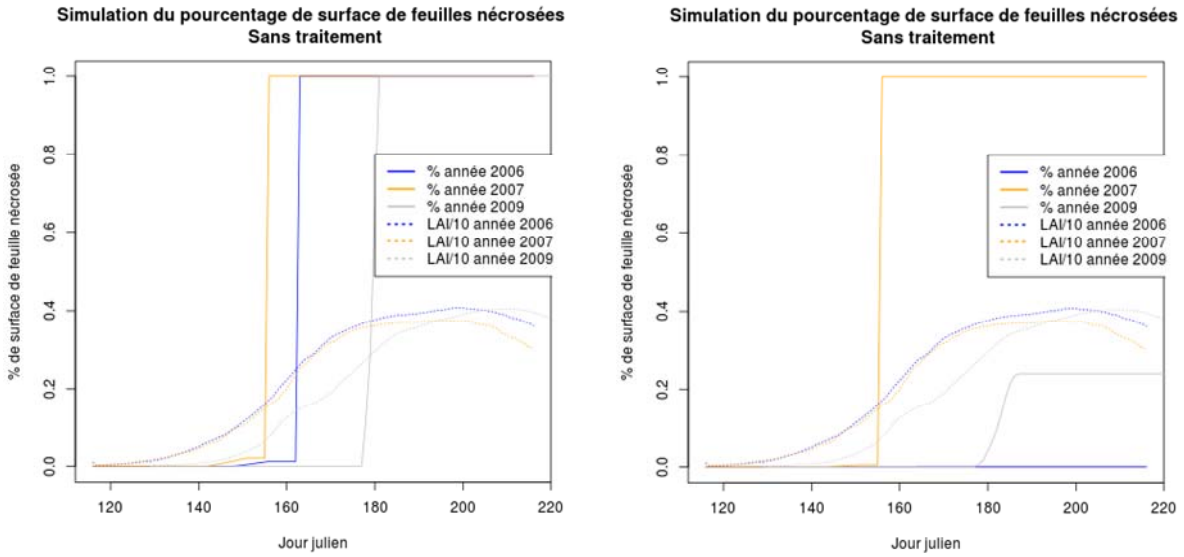

Figure 5.7 Proportion de surface mildiousée (pour le scénario 1, sans traitement) sur la variété de référence Bintje (à gauche) et la variété moins sensible (à droite)

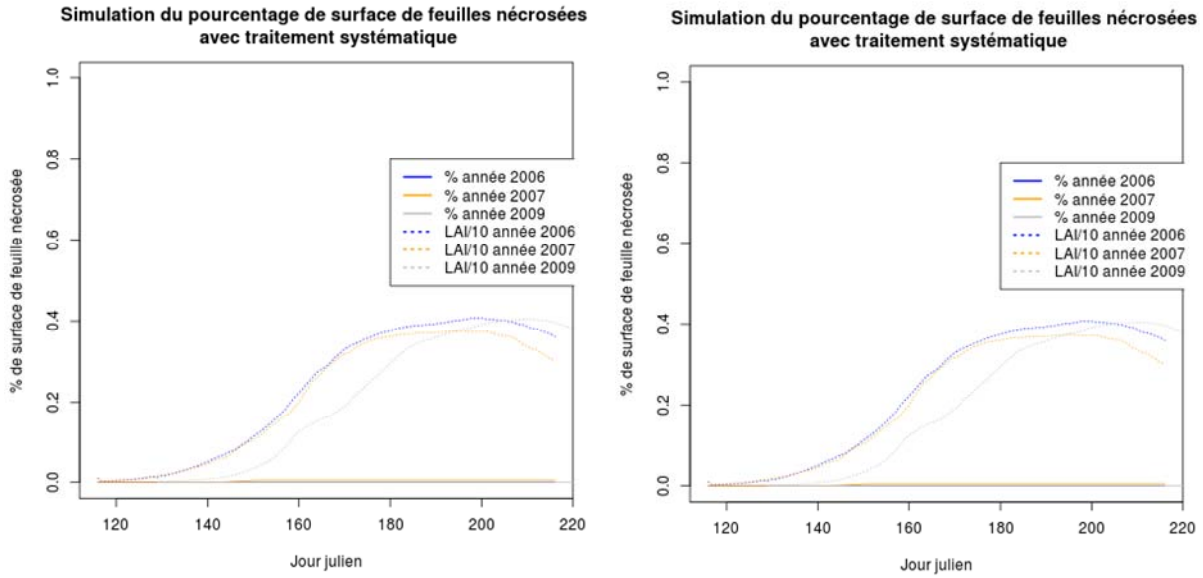

Figure 5.8 Proportion de surface mildiousée (pour le scénario 2, avec traitements systématiques tous les 7 jours) sur la variété de référence Bintje (à gauche) et la variété moins sensible (à droite)

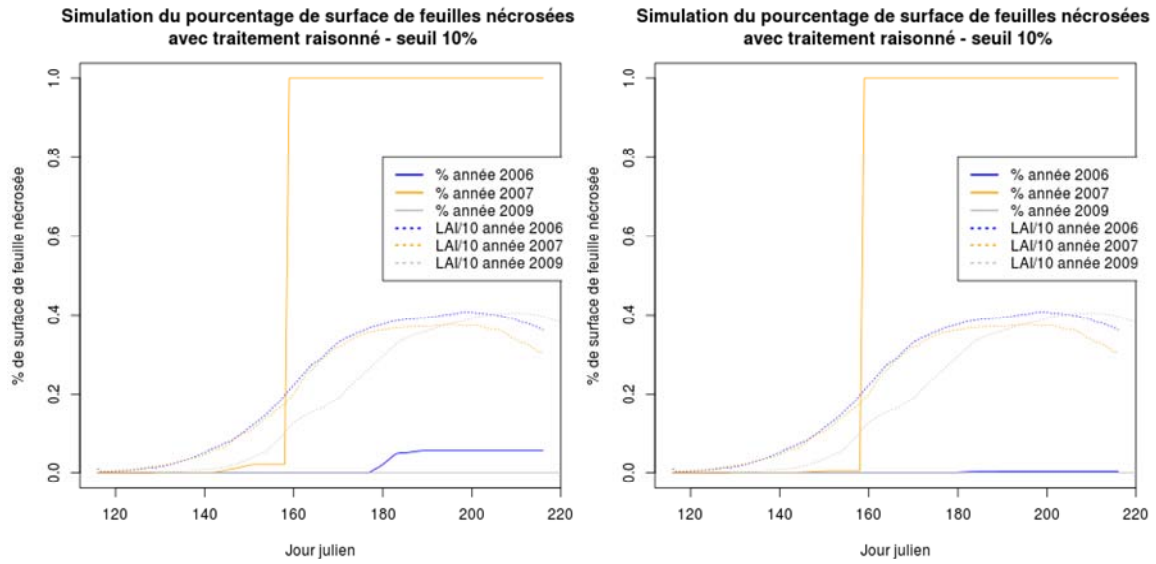

Figure 5.9 Proportion de surface mildiousée (pour le scénario 3, avec traitement raisonné par intervention au seuil de 10 %) sur la variété de référence Bintje (à gauche) et la variété moins sensible (à droite)

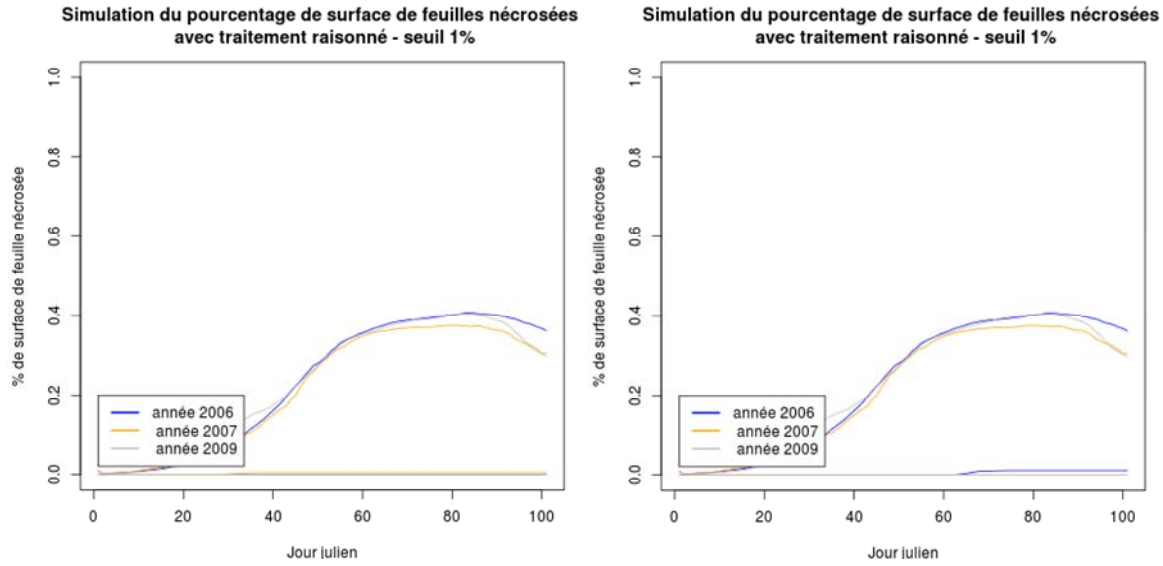

Figure 5.10 Proportion de surface mildiousée (pour le scénario 4, avec traitement raisonné par intervention au seuil de 1 %) sur la variété de référence Bintje (à gauche) et la variété moins sensible (à droite)

Tableau 5.3 Coefficient de réduction du rendement simulé par scénario

	Pertes de rendement relatives (RYL)
Scénario 1.a -2006	0.73
Scénario 1.a -2007	0.80
Scénario 1.a -2009	0.76
Scénario 2.a -2006	0
Scénario 2.a -2007	0
Scénario 2.a -2009	0
Scénario 3.a -2006	0
Scénario 3.a -2007	0.78
Scénario 3.a -2009	0
Scénario 4.a -2006	0
Scénario 4.a -2007	0
Scénario 4.a -2009	0

Résultats de simulation de la production d'inoculum primaire de la parcelle 38, par les différentes unités géographiques 27 et 28 (repousses) et 32 (tas de déchets). Années 2007 et 2009.

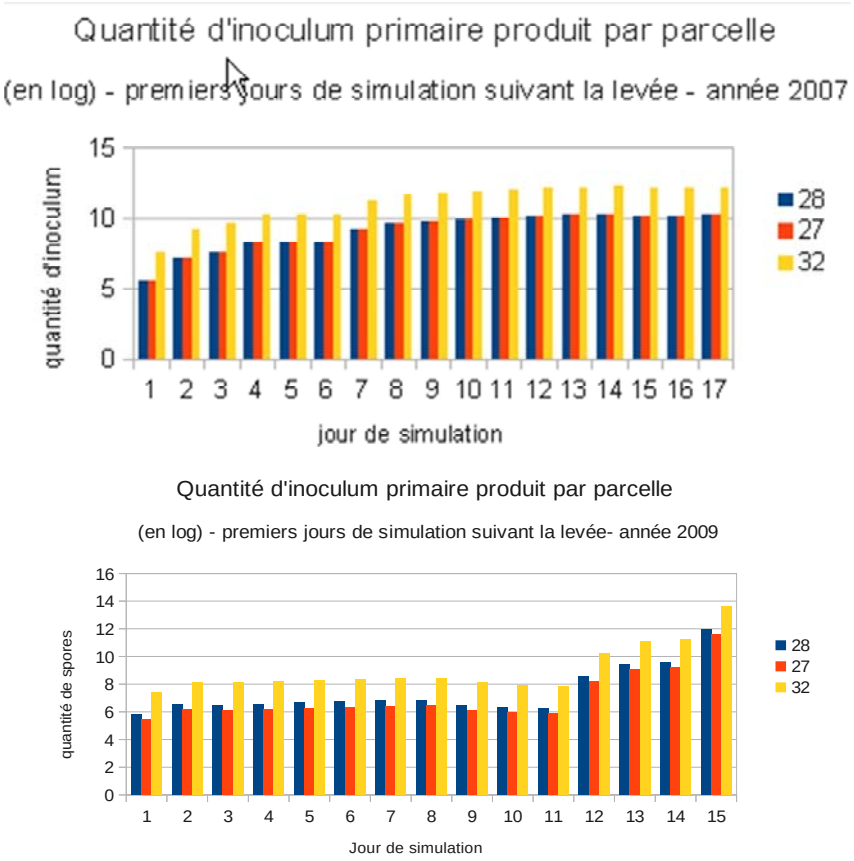

Figure 5.11 Quantité d'inoculum primaire pour les jours de simulation suivant la levée. Les quantités de spores sur une unité de surface (1 m²) sont exprimées en logarithme décimal.

Les figures 5.7, 5.8, 5.9, 5.10 montrent respectivement pour les scénarii 1, 2, 3 et 4, la dynamique épidémique du mildiou, parallèlement au développement végétatif de la pomme-de-terre au cours de la saison culturale (Leaf Area Index, indice foliaire). L'ensemble des planches de gauche, comparativement à l'ensemble des planches de droite, tend à montrer la différence des effets de la maladie sur la variété de référence « Bintje » considérée comme variété sensible par rapport à une autre variété moins sensible.

La figure 5.7 illustre les dynamiques épidémiques du mildiou sur la variété sensible, sans protection fongicide (à gauche).

- Des dynamiques épidémiques du mildiou rapides quelle que soit l'année d'observation. Les dégâts sur la culture apparaissent relativement tôt entre le 150 et aux environs des 170 jours juliens correspondant aux phases végétatives ascendantes de la culture. Ces dégâts atteignent, pour les trois années d'observation, et assez rapidement 100 % de destruction des feuillages. On peut y lire également que l'année 2007 est l'année la plus destructrice en terme de nécrose foliaire devant 2006 et 2009 avec respectivement 80, 73 et 76 % de pertes de rendement simulées (Tableau5.3). Ceci est cohérent avec le classement *a priori* à dire d'expert de ces années.

- Concernant la variété moins sensible (Figure 5.7 à droite), seule l'année 2006 montre un dégât important de la maladie sur la culture en atteignant 100 % de nécrose foliaire avant la fin de la phase végétative. Pour 2006 et 2009, les dégâts infligés sur la culture se situent aux environs des 20% de nécroses foliaires.

On peut constater ensuite dans les résultats du scénario 2, avec des traitements fongiques systématiques (Figure 5.8) que, de manière logique, l'épidémie de mildiou n'a jamais eu lieu, pour les deux cas de résistances variétales (sensible et moins sensible), quelle que soit l'année d'observation.

En revanche, on peut apercevoir que lorsqu'on applique des traitements raisonnés avec un seuil de 10 % (Figure 5.9, scénario 3), on assiste à une attaque assez sévère de la maladie pour l'année 2007. En effet, on peut y lire des dégâts calculés atteignant 100 % au milieu de la phase ascendante du développement végétatif, avec des dommages simulés de 78 % (Tableau

5.3), quel que soit le niveau de résistance variétale. Cependant, on n'enregistre aucun symptôme de la maladie pour les autres années d'observation.

Les traitements avec un seuil de 1% d'attaque conduisent également à un contrôle total de la maladie. La figure 5.10 ne montre aucun signe d'attaque de la maladie et aucun dommage n'est simulé (Tableau 5.3).

5.4. Discussions

L'ensemble des scenarii à la parcelle (1, 2, 3, 4) montre l'importance du facteur climatique sur la dynamique de l'épidémie. L'année 2007, identifiée par les experts comme une année où la pression de la maladie a été forte, montre en effet une dynamique importante (précocité de déclenchement de la maladie (1.a) et difficulté à être contenue par des scénarii de traitement alternatif (1.b) ou de résistance variétale (3.b). L'année 2009, identifiée par les experts comme une année où la pression de la maladie a été relativement faible, présente effectivement des dynamiques plus faibles (1.a, 1.b). On retrouve par ailleurs en terme de dynamique épidémiologique l'ordre observé expérimentalement : 2006 année « standard », 2007 forte pression, 2009 faible pression. Il en est de même pour les pertes relatives de rendement simulées (Tableau 5.3).

Les courbes de dynamique, même si elles ont une temporalité conforme à ce qui a été observé sur le terrain en termes de démarrage de l'épidémie, ont des pentes élevées (1.a). Certes, cela traduit le caractère explosif de l'épidémie, mais la dynamique simulée est exagérée. Il conviendrait de revoir le modèle Milsol, en particulier pour introduire des seuils limitant l' « explosivité » comme cela a pu être fait dans la version actuelle utilisée par Arvalis.

Ce premier prototype a permis aussi de mettre en évidence l'intérêt qu'il peut y avoir à utiliser la simulation pour tester et évaluer (voire concevoir) de nouvelles pratiques quant à la gestion de l'épidémie de mildiou au niveau d'une parcelle comme cela a pu être mis en évidence sur les scénarii 3 et 4. Cet aspect, qui relève d'une stratégie à la parcelle étant complémentaire d'une stratégie à l'échelle du parcellaire telle qu'elle a pu être mise en évidence dans le modèle Volpone et dans le prototype 2.

Concernant le prototype 2, un tas de déchets produit au m^2 une quantité d'inoculum primaire largement supérieure à un champ de repousse (facteur de 1 à 100 si on se base sur le nombre de tiges au m^2). Cependant à l'échelle d'un parcellaire, cet impact est modulé en fonction de la surface de chaque unité géographique (résultats 6 qui présentent les quantités de spores par surface) et en fonction de la distance entre la parcelle cible et le tas.

Malgré les réserves d'usage qu'il convient de formuler quant aux limites de la qualité prédictives de ces premières simulations réalisées sous la plateforme RECORD, elles permettent d'illustrer les potentialités de l'outil SIPPOM-de-terre d'une part quant au raisonnement de la protection fongicide, et d'autre part sur les stratégies mobilisables à l'échelle du territoire. La question de la durabilité des résistances variétales n'a pas pu être abordée car le module génétique n'a pas encore été implenté sous RECORD. Une fois ce module programmé, ainsi que les modèles Volpone et le module d'évaluation des performances économiques et environnementales des systèmes de culture, SIPPOM-de-terre permettra de simuler des scénarios de gestion collective de la maladie à l'échelle régionale.

6. Discussions - Conclusion

6.1. Avancées obtenues au cours de la thèse (2009-2012)

Des avancées scientifiques notables ont été obtenues au cours de cette thèse. Dans un premier temps, nous avons pu développer les principaux composants d'un nouvel outil baptisé « SIPPOM-de-terre » qui reprend les bases de SIPPOM-WORS mais est adapté à la problématique de la gestion du mildiou sur la pomme de terre. Ainsi des modules spécifiques au pathosystème étudié ont été soit identifiés à partir d'une étude bibliographique, soit construits à partir de données expérimentales et de dires d'experts. Même si tous les modules ne sont pas encore interconnectés au niveau de la plateforme RECORD, un premier travail d'évaluation de celui-ci a pu être réalisé et a permis de comparer différents scénarios (chapitre 5). Ainsi, les travaux effectués au cours de la thèse permettent déjà d'illustrer l'intérêt de l'approche en termes d'application pour la mise au point de stratégies efficaces et durables de lutte contre le mildiou de la pomme de terre.

6.1.1. Développement de SIPPOM-de-terre (SIPPOM-Potato)

Une des hypothèses formulée à l'origine de ce travail de thèse était qu'il était possible d'adapter le modèle SIPPOM-WORS (Lô-Pelzer *et al.*, 2010) au mildiou de la pomme de terre. En effet, la **généricité** du modèle conceptuel de SIPPOM a pu être démontrée au travers de la création de SIPPOM-de-terre dans lequel la structure générale de SIPPOM a été conservée, mais où ont été intégrés des modules spécifiques au pathosystème *S. tuberosum* – *P. infestans.* Dans un premier temps, ce travail de thèse a permis de recenser les connaissances disponibles, d'identifier les trous de connaissance, de les combler (VOLPONE) et de les mobiliser dans des modules spécifiques et de les assembler dans le modèle SIPPOM-de-terre. Ainsi, nous avons en priorité valorisé les études antérieures réalisées dans le domaine de la lutte contre le mildiou de la pomme de terre, en choisissant de reprendre dans la programmation du modèle, des formalismes présentés dans ces modules préexistants et pour lesquels nous étions convaincus de l'intérêt (simplicité, faible nombre de variables d'entrée, adéquation avec les données expérimentales recueillies dans nos propres recueils de données).

Par ailleurs, nous avons mis au point avec SIPPOM-de-terre, un modèle capable de représenter les processus complexes du pathosystème, tout en préservant une certaine simplicité d'utilisation. Ainsi, un équilibre entre le niveau de complexité de la représentation des différents processus a été recherché. SIPPOM-de-terre apparaît aujourd'hui comme un modèle complexe (au sens où il peut générer des propriétés émergentes), mais mobilisant des modules les plus simples possibles (*e.g.* SPUDGRO pour le modèle de culture, Milsol pour le modèle épidémiologique) afin d'assurer cette facilité de manipulation du modèle (variables d'entrée faciles à renseigner et en nombre limité, paramètres faciles à estimer).

Outre ces avancées par valorisation des acquis, ce travail présente une originalité du fait de la création du premier modèle représentant les dynamiques des repousses dans des parcelles ou sur des tas de déchets (VOLPONE) sous l'effet des pratiques agricoles et du climat. Ce module, détaillé dans le troisième chapitre, est en effet le résultat d'une réflexion scientifique aboutissant à la formalisation, pour la première fois dans la littérature, de nombreuses connaissances sur ces dynamiques des repousses. Une des limites de la construction de ce module est la relative faiblesse des données permettant de paramétrer ses modules (chapitre 3). Par exemple, la relation entre le taux de survie des tubercules et le temps thermique en dessous d'un seuil donné n'a été établi que sur 5 points (Mustonen *et al.*, 2009). De même, une relation expliquant la dépendance du taux de survie à la masse des tubercules a été proposée à partir de 3 points uniquement (Newberry *et al.*, 2007). Néanmoins, la constitution d'un jeu de données indépendant a permis d'évaluer la qualité prédictive des relations proposées. Une analyse de sensibilité aux paramètres du modèle permettrait de mettre en évidence les relations influençant le plus les sorties du modèle et d'identifier les relations qui nécessiteraient d'être renforcées par des observations supplémentaires. Faute de temps, cette analyse n'a pu être réalisée. De même, il reste à évaluer la qualité prédictive du module thermique mobilisé dans VOLPONE et une analyse de propagation d'erreurs permettrait de mieux comprendre les lacunes éventuelles de ce modèle.

Le développement de VOLPONE s'appuie à la fois sur la formalisation de différents résultats disponibles dans la littérature mais aussi sur un suivi de repousses réalisé sur le terrain et des enquêtes menées auprès d'agriculteurs pendant 2 ans. Une particularité, qui fait également l'originalité de ce modèle VOLPONE, est sa capacité à considérer les **espaces interstitiels.** En effet**,** très peu de modèles ne sont, à ce jour, en mesure de prendre en compte les aires extraparcellaires, tels que les tas de déchets, hors champ ou parcelle considérée. L'intégration

de ce module dans un modèle tel que SIPPOM-de-terre permet de mieux représenter les dynamiques épidémiques à l'échelle du paysage (dispersion de l'inoculum primaire).

Le développement d'un modèle représentant des interactions à l'échelle d'un territoire soulève un certain nombre de questions méthodologiques. Par exemple, comme c'est le cas pour le modèle SIPPOM-WORS les temps de calcul peuvent être limitant à cause du temps nécessaire au calcul de milliards de convolutions à chaque événement de dispersion. Pour palier cette difficulté, nous avons décidé lors de cette thèse de passer d'un formalisme "raster" (SIPPOM-WORS) à un formalisme vectoriel (SIPPOM-Potato). Ceci a permis de réduire considérablement le temps d'exécution pour le calcul de la dispersion à l'échelle du territoire. Ce gain de temps s'est fait au détriment de la représentation des hétérogénéités intra-parcellaires, mais cet aspect ne nous semblait pas prioritaire. Une autre difficulté rencontrée lors de la construction de SIPPOM-de-terre est le phénomène de propagation d'erreurs. En effet, chaque module ou sous-module est susceptible d'engendrer des erreurs de prédiction et ces erreurs peuvent se propager à l'intérieur du modèle global. Une analyse de ces phénomènes de propagation d'erreur aurait permis d'identifier les processus à maîtriser de manière prioritaire. Faute de temps, cela n'a pas été possible. Enfin, l'approche conduite, même si elle intégre un nombre élevé de processus (cf. schéma conceptuel, Figure 2.1 du chapitre 2), est forcément simplificatrice. Par exemple, le module VOLPONE ne comporte pas à l'heure actuelle de représentation de la dynamique d'émergence des repousses. De même, une hypothèse de non stress hydrique a été formulée pour simplifier le fonctionnement du modèle de culture. Beaucoup d'autres limitations quant à la représentation des processus sous-jacents au comportement du système pourraient être évoquées. Néanmoins, ce qu'il convient de souligner, c'est la cohérence et l'équilibre entre les différents modules considérés (modèle de culture, modèle épidémiologique, modèle de dispersion, modèle de nuisibilité, modèle de production d'inoculum primaire, modèle génétique) que nous avons recherchés. Il semblerait en effet inutile, voire néfaste de développer précisément une partie du modèle global alors même qu'un modèle important serait développé de manière trop frustre. La posture qui a été adoptée ici est la parcimonie. Une fois les processus à représenter identifiés, nous avons cherché à mobiliser ou développer les formalismes les plus simples possibles satisfaisants à nos critères. La manière de caractériser la qualité de cet assemblage n'a pas été, à ma connaissance, formalisée. On pourrait songer, par exemple, à une caractérisation de la complexité des différents modules couplés par un ou plusieurs indicateurs (par exemple le nombre de paramètres mobilisés). Néanmoins, il me semble qu'il s'agit là d'une réelle question

méthodologique générique et que ce travail pourrait constituer un bon support de réflexion sur la manière de juger de l'équilibre de la représentation de différents processus lorsque l'on développe un modèle par agrégation de modules couplés.

Une des avancées significatives réalisée par ce travail de thèse, est la réalisation de la programmation informatique sur la plate-forme RECORD (détaillée dans le chapitre 5 de ce document). Cette partie du travail est quasi finalisée. Il s'agit notamment du codage informatique des modules préexistants identifiés dans la littérature au début du travail de thèse.

6.1.2. Evaluation de SIPPOM-de-terre (SIPPOM-Potato)

L'évaluation des modules de SIPPOM-de-terre représente un volume de travail conséquent qui a toute sa place dans ce travail de thèse, compte tenu de la nécessaire réflexion conceptuelle (création ou exploitation d'un ou plusieurs jeux de données) et de la mise en œuvre d'expérimentations et de collecte de données avec développement spécifique nécessaire aux méthodes d'acquisition et de leur traitement statistique.

Compte tenu de sa structure, à savoir un couplage de plusieurs modules, SIPPOM-de-terre a été évalué par partie. Le module Milsol-Guntz-divoux est validé par l'usage à chaque campagne depuis 4 ans. Le module « perte de rendement » a été validé par un jeu de données original lié à la mise en place d'une expérimentation de terrain pendant 4 ans et a donné lieu à une publication. Le modèle VOLPONE a été validé par partie lorsque c'était possible et avec un jeu de données original collecté sur le terrain a été mobilisé pour évaluer sa qualité prédictive. Les autres modules correspondent à des modèles publiés dont la qualité prédictive avait déjà été évaluée.

6.1.3. Protection intégrée/raisonnée de la culture de pomme de terre

En ce qui concerne les avancées sur les connaissances scientifiques, nous pouvons dire que cette thèse a permis d'apporter une contribution certaine en matière de protection intégrée/raisonnée de la culture de pomme de terre. Il s'avère en effet que :

- Le développement du modèle VOLPONE va permettre d'améliorer l'estimation de l'inoculum primaire dans le paramétrage de l'OAD Mileos®. En effet, VOLPONE permet de prédire avec une précision inégalée à ce jour, en fonction des conditions environnementales et spatiales, ainsi que de l'historique d'une parcelle considérée, la quantité d'inoculum primaire susceptible d'amorcer la dynamique épidémique de la maladie. Cette amélioration devrait permettre de mieux cerner la phase critique du démarrage de l'épidémie et de prendre en compte l'inoculum primaire de façon beaucoup plus précise que ce qui est fait actuellement (démarrage de l'épidémie à partir de seuils climatiques données en partant d'un nombre de spores constant).

- Cette étude a nécessité une approche pluridisciplinaire et a été menée en fédérant plusieurs disciplines autour du pathosystème *S. tuberosum- P. infestans*, dont l'épidémiologie et l'étiologie de *P. infestans*, les approches génétiques et composantes variétales de la résistance variétale, l'agronomie systémique, la modélisation. Cette dynamique de réflexion commune devra être maintenue pour continuer à progresser sur le plan de la mise en place de stratégies de maîtrise de la maladie plus intégrées.

- La dimension sociologique de la protection raisonnée ou intégrée au sein des filières professionnelles et des politiques gouvernementales nécessite des supports d'intégration et de communication tels que SIPPOM. Des travaux en sciences humaines et sociales pourront être développés en valorisant les avancées réalisées par SIPPOM-de-terre pour la mise au point de stratégie collective et durable de la maladie.

- SIPPOM-de-terre est un support de communication entre chercheurs/ingénieurs du développement et utilisateurs des OAD, ainsi que pour le développement de stratégies de lutte innovantes.

6.2. Perspectives

6.2.1. Perspectives scientifiques

Malgré des avancées significatives sur quelques plans, il reste encore beaucoup à faire pour rendre SIPPOM-de-terre plus opérationnel et en améliorer la qualité prédictive.

En particulier, nous avons intégré dans le module épidémiologique un formalisme qui permet de traduire la quantité de spores produites en une surface de feuille nécrosée et inversement. Cependant, d'autres études seront indispensables pour finaliser cette partie car, d'après les premiers résultats issus de ces expérimentations, cette relation est fortement influencée par différents facteurs (*e.g.* la sensibilité de l'hôte, le type sexuel du pathogène).

L'achèvement de SIPPOM-de-terre nécessite également la prise en compte de résistances génétiques quantitatives. En effet, c'est la notion de résistance spécifique qui est intégrée dans le modèle SIPPOM-WORS, et nous avons vu que c'est plutôt une résistance polygénique partielle et quantitative qui est recherchée chez la pomme de terre pour construire des résistances durables contre le mildiou. Faute de temps, nous n'avons pas pu développer ce module même si des pistes de travail jugées crédibles ont pu être évoquées lors du travail de réflexion sur la thèse. Le développement de ce module nécessite encore un investissement important en termes de temps, néanmoins, le module représentant l'adaptation des populations pathogènes à des résistances spécifiques de SIPPOM-WORS est directement réutilisable (filtre génétique correspondant à la relation gêne pour gêne).

La partie informatique concernant le développement de SIPPOM-de-terre au sein de la plate-forme RECORD représente un gros volume de travail qui doit être encore finalisé. Cette programmation dépend aussi, bien évidemment, de la finalisation des modules et formalismes manquants dans le modèle. Mais de problèmes propres au codage informatique devront également être résolus. Il faut noter que d'autres modules, non spécifiques au pathosystème (*e. g.* module « évaluation de la durabilité ») sont indispensables pour que SIPPOM-de-terre puisse répondre de façon fiable à toutes les attentes. Il est donc indispensable de finir d'intégrer ces différents modules.

L'analyse de sensibilité du modèle global reste l'une des tâches à accomplir pour améliorer la connaissance du comportement du modèle SIPPOM-de-terre et identifier les paramètres les plus influents du modèle. Une démarche similaire à celle conduite par Lô-Pelzer *et al.* (2010a) pourrait être mise en œuvre à cet effet.

6.2.2. Perspectives de valorisation

Plusieurs perspectives se font jour en termes de valorisation de ce travail de thèse. En premier lieu, le problème des repousses dépasse le strict cadre de l'enjeu de la lutte contre le mildiou. Une meilleure maîtrise des repousses pourrait également permetttre de lutter efficacement contre les virus, bactéries et autres pathogènes/ravageurs hébergés et/ou véhiculés par les tubercules. Ainsi le module VOLPONE que nous avons développé au cours de notre travail de thèse permettra de répondre à d'autres enjeux sanitaires.

Sous réserve d'améliorer le module « génétique », SIPPOM-de-terre devrait permettre, dans le cadre de l'utilisation de variétés présentant la résistance quantitative à *P. infestans*, d'évaluer la durabilité de ces résistances et de définir les conditions optimales de leur déploiement pour maximiser l'efficacité et la durabilité des gènes de résistance impliqués. En l'état actuel, le modèle permettra uniquement de prédire la durabilité de gènes de résistance spécifique (ou de combinaisons de ces gènes) conduisant à une réaction d'hypersensibilité. Certains de ces gènes identifiés chez des espèces sauvages, apparentées à la pomme de terre, étant toujours efficaces contre les populations actuelles du pathogène, le modèle devrait permettre d'optimiser leur durabilité.

Les sorties du modèle SIPPOM-de-terre doivent permettre de faire une évaluation multicritère des stratégies innovantes de gestion du mildiou de la pomme de terre, en intégrant les aspects sociaux (de l'utilisation –ou non- des OAD disponibles, ou de politiques plus incitatives à leur utilisation, par exemple), environnementaux et économiques, les 3 piliers incontournables d'une production agricole durable.

La traduction du modèle en un logiciel via la plate-forme RECORD permettra l'exploitation des connaissances agrégées dans SIPPOM-de-terre par un plus grand nombre d'acteurs, décideurs et promoteurs de politiques novatrices dans le domaine de la protection des plantes et de l'environnement.

Enfin, en permettant une avancée significative dans le domaine de la prédiction du déclanchement des épidémies de mildiou par une meilleure prise en compte de la présence d'inoculum primaire, SIPPOM-de-terre pourrait contribuer significativement à la surveillance biologique du territoire (SBT) et de l'émission des BSV (Bulletins de Santé du Végétal).

Finalement cet outil peut contribuer à la mise en place de pratiques culturales en adéquation avec les exigences du plan Ecophyto 2018 en permettant de simuler une large gamme de pratiques agricoles dans différentes situations de production et d'identifier les stratégies conduisant à des performances économiques et sociales satisfaisantes tout en minimisant le recours à l'usage des pesticides.

6.3. Partie conclusive

L'objectif de mon travail de thèse était de développer un modèle baptisé SIPPOM-de-terre dont le but consiste à contribuer à la conception de systèmes de culture innovants permettant de contrôler le mildiou de la pomme-de-terre, tout en maintenant un profit économique satisfaisant pour l'agriculteur et en réduisant les nuisances environnementales. Pour ce faire, nous avons utilisé le modèle de simulation SIPPOM-WOSR, comme ossature de base. Afin d'adapter ce modèle au pathosystème *P. infestans*/pomme de terre, des modules existants ont été mobilisés, et de nouveaux modules ont été créés, grâce à l'analyse de données antérieures, à la réalisation d'expérimentations aux champs et à des enquêtes et comptage sur le terrain (Tableau 3.1).

L'expérimentation permettant d'étudier le lien entre les sources potentielles d'inoculum primaire et la prédiction de la quantité d'inoculum au démarrage de l'épidémie a permis de produire un module original permettant de caractériser le début de l'épidémie et, par conséquent, d'adapter la réponse et les traitements en adéquation avec l'attaque initiale. Cette possibilité n'existait pas jusqu'ici pour le mildiou de la pomme de terre ce qui constituait un réel trou de connaissance et qui a pu être comblé grâce aux travaux réalisés ici. Cette étude était donc originale, et indispensable, pour compléter le module de quantification de l'inoculum primaire de *P. infestans*. Le travail de thèse a ainsi permis de regrouper ou de compléter l'ensemble des connaissances concernant le cycle épidémique de *P. infestans* et l'impact des pratiques culturales sur ce cycle. La diversité des sorties simulées permet d'évaluer ces stratégies non pas sur un critère unique, mais bien sur un ensemble de critères (performances économiques, environnementales et sociales).

A l'issue de la thèse, une version opérationnelle de SIPPOM-de-terre est réalisée. Elle est donc en état de fonctionner et de produire un certain nombre de simulations, mais est loin d'être achevée. Pour obtenir un outil opérationnel pour les utilisateurs potentiels (chercheurs, améliorateurs, techniciens et conseillers de terrain), de nombreux travaux sont encore indispensables : intégration du module de génétique permettant de prendre en compte une résistance polygénique quantitative, poursuite de la programmation des différents modules sous la plate-forme RECORD ainsi que l'analyse de sensibilité du modèle global. Outre la spécificité de l'application de SIPPOM au cas du mildiou de la pomme-de-terre, ce travail confirme la généricité du modèle conceptuel sous-jacent et la nécessité de développer des outils d'intégration de différents champs disciplinaires et d'échelles de temps et d'espace.

Références bibliographiques

Adam, M., Ewert, F., Leffelaar, P.A., Corbeels, M., Van Keulen, H., Wery, J. 2010. CROSPAL, software that uses agronomic expert knowledge to assist modules selection for crop growth simulation. Environmental Modelling and Software. 25:945-956.

Agrios, G. N. 1997. Plant Pathology (4th ed., p. 635). San Diego: Academic Press, USA.

Allen, E. J. and Scott, R. R. 1980. Analysis of growth of the potato crop. Agric. Sci. 94:583-606.

Alva, A. K., Marcos, J., Stockle, C., Reddy, V., and Timlin, D. J. 2004. CropSyst VB - Simpotato, a Crop Simulation Model for Potato - Based Cropping Systems: II. Evaluation of Nitrogen Dynamics.

Amelot, M. 2010. VBA Excel 2010 Programmer sous Excel: Macros et langage VBA (Eni.).

Andrade-Piedra, J. L., Forbes, G.A., Shtienberg, D., Grünwald, N. J., Chacón, M. G., Taipe, M. V., Hijmans, R. J., Fry, W. E. 2005a. Qualification of a Plant Disease Simulation Model: Performance of the LATEBLIGHT Model Across a Broad Range of Environments. Phytopathology. 95(12):1412-22. doi:10.1094/PHYTO-95-1412

Andrade-Piedra, J. L., Hijmans, R. J., Forbes, G. A., Fry, W. E., and Nelson, R. J. 2005b. Simulation of Potato Late Blight in the Andes. I: Modification and Parameterization of the LATEBLIGHT Model. Phytopathology. 95(10):1191-9. doi:10.1094/PHYTO-95-1191

Andrivon, D. 1995. Biology, ecology and epidemiology of the potato late blight pathogen *Phytophthora infestans* in soil. Phytopathology. 85:1053-1056.

Andrivon, D. 1996. The origin of *Phytophthora infestans* populations present in Europe in the 1840s: a critical review of historical and scientific evidence. Plant Pathology. 45:1028-1036.

Askew, M. F. 1993. Volunteer potatoes from tuber and true potato seed. Aspects of Applied Biology. 35:9-15.

Askew, M. F. and Struik, P. C. 2007. The Canon of Potato Science: 20. Volunteer Potatoes. Potato Reasearch. 50:283-287.

Attoumani-Ronceux, A., Aubertot, J. N., Guichard, L., Jouy, L., Mischler, P., Omon, B., Petit, M. S., Pleyber, E., Rean, R., & Setler, A. (2011). *Guide pour la conception de systèmes de culture plus économes en produits phytosanitaires - application aux systèmes de polyculture, Ministère de l'agriculture, de l'alimentation, de la pêche, de la ruralité et de l'aménagement du territoire, Paris, France* (116p).

Aubertot, J. N., Barbier, J. M., Carpentier, A., Gril, J. J., Guichard, L., Lucas, P., Savary, S., Voltz, M. 2007. Pesticides, agriculture and the environment: reducing the utilization of

pesticides and limiting their environmental impacts. Expertise scientifique collective, INRA/CEMAGREF, 119p.

Aubertot, J., Schott, J., Penaud, A., Brun, H., and Doré, T. 2004. Methods for sampling and assessment in relation to the spatial pattern of phoma stem canker (*Leptosphaeria maculans*) in oilseed rape. European Journal of Plant Pathology. 110:183-192.

Aubertot, J. N., West, J. S., Bousset-Vaslin, L., Salam, M. U., Barbetti, M. J. and Diggle, A. J. 2006. Improved resistance management for durable disease control: A case study of Phoma stem canker of oilseed rape (*Brassica napus*). European Journal of Plant Pathology. 114(1):91-106. doi:10.1007/s10658-005-3628-z

Bergamin Filho, A., Carneiro, S. M. T. P. G., Godoy, C. V., Amorim, L., Berger, R. D. and Hau, B. 1997. Angular leaf spot of phaseolus beans: relationships between disease, healthy leaf area, and yield. Phytopathology. 87(5):506-515. doi:10.1094/PHYTO.1997.87.5.506

Bergez, J.-E., Chabrier, P., Gary, P., Jeuffroy, M. H., Makowski, D., Quesnel, G., Ramat, E., Raynal, H., Rousse, N., Wallach, D., Debaeke, P., Durand, P., Duru, M., Dury, J., Faverdin, P., Gascuel-Odoux, C., Garcia F. 2012.An open platform to build, evaluate and simulate integrated models of farming and agroecosystems - Environmental Modelling & Software (In Press 2012)

Bouvier, A., Kiêu, K., Adamczyk, K. and Monod, H. 2009 Computation of integrated flow of particles between polygons. Environmental Modelling & Software. 24:843-849.

Bourke, P. M. A. 1964. Emergence of potato blight, 1843-46. Nature. 203:805-808.

Boydston, R. A. 2004. Managing volunteer potato (*Solanum tuberosum*) in field corn (*Zea mays*) with carfentrazone-ethyl and dicamba. Weed Technology. 18:83-87.

Boydston, R. A. Seymour, M. D. 1994. Volunteer potato control in rotational crop. Proceedings of the 33rd Annual Washington State Potato Conference and Trade Fair. 27-29.

Boydston, R. A. and Seymour, M. D. 2002. Volunteer potato (*Solanum tuberosum*) control with herbicides and cultivation in onion (*Allium cepa*) 1. Weed Technology. 16:620-626.

Boydston, R. A. and Williams, M. M. I. 2003. Effect of fumigation on volunteer potato (*Solanum tuberosum*) tuber viability. Weed Technology. 17:352-357.

Boydston, R. A, Seymour, M. D., Brown, C. R. and Alva, A. K. 2006. Freezing behavior of potato (*Solanum tuberosum*) tubers in soil. American Journal of Potato Research. 83:305-315.

Boydston, R. A., Collins, H. P. and Alva, A. K. 2008. Control of volunteer potato (*Solanum tuberosum*) in sweet corn with mesotrione is unaffected by atrazine and tillage. Weed Technology. 22(4):654-659. doi:10.1614/WT-08-025.1

Bradeen, J. M., Iorizzo, M., Mollov, D. S., Raasch, J., Kramer, L. C., Millett, B. P., Austin-Phillips, S., Jiang J. and Carputo D. 2009. Higher copy numbers of the potato RB transgene correspond to enhanced transcript and late blight resistance levels. Molecular Plant-Microbe Interactions: MPMI. 22(4):437-46. doi:10.1094/MPMI-22-4-0437

Cakir, E. 2007. Prediction studies supported by computer on potato late blight in central Anatolia in Turkey. EPPO Bulletin. 37(2):309-312. doi:10.1111/j.1365-2338.2007.01133.x

Champeaux, C. 2006. Recours à l'utilisation des pesticides en grandes cultures: évolution de l'indicateurs de fréquences de traitements au travares des enquêtes "pratiques culturales" du SCEE entre 1994 et 2001. Rapport Inra - Ministère de l'agriculture et de la pêche, UMR 211 Agronomie, Paris Grignon, France.

Colbach, N., Clermont-Dauphin, C., Meynard, J.-M. 2001. GENESYS: a model of the influence of cropping system on gene escape from herbicide tolerant rapeseed crops to rape volunteers. II. Genetic exchanges among volunteer and cropped populations in a small region. Agriculture, Ecosystems and Environnement. 83:255-270.

Cooke, L. R., Schepers, H. T. A. M., Hermansen, A., Bain, R. A., Bradshaw, N. J., Ritchie, F., Shaw, D. S., Evenhuis, A., Kessel, G. J. T., Wander, J. G. N., Andersson, B., Hansen, J. G., Hannukkala, A., Naerstad, R., and Nielsen, B. J. 2011. Epidemiology and integrated control of potato late blight in Europe. Potato Research. 54:183-222.

Corbière, R., Magalon, H., Boulard, F. and Andrivon, D. 2010. Study of invasive French populations (2006-2008) in *Phytophthora infestans*, the Oomycete causing potato late blight, *In*: Proceedings of the 12th Euroblight Workshop, Arras, France pp. 289-290.

Cousens, R. and Moss, S. R. 1990. A model of the effects of cultivation on vertical distribution of weed seeds within the soil. Weed Research. 30:61-70.

Crosier, W. 1934. Studies in the biology of *Phytophthora infestans* (Mont) De Bary. Cornell University Agricultural Experiment Station. 37 pp.

Danis, T. G., Karagiozoglou, D. T., Tsakiris, I. N., Alegakis, A. K., and Tsatsakis, A. M. 2011. Evaluation of pesticides residues in Greek peaches during 2002–2007 after the implementation of integrated crop management. Food Chemistry. 126(1):97-103. doi:10.1016/j.foodchem.2010.10.083

Deguine, J. P., Ferron, P. and Russell, D. 2008. Sustainable pest management for cotton production. A review. Production. 28:113-137. doi:10.1051/agro

Diggle, A .J., Salam, M. U., Thomas, G. J., Yang, H. A., O'Connell, M. and Sweetingham, M. W. 2002. Anthracnose tracer : a spatiotemporal model for simulating the spread of anthracnose in a lupin field. Phytopathology. 92:1110-1121.

Divoux, R. 1963. La détermination des dates de traitements dirigés contre le Mildiou de la Pomme de Terre. B. T. I. 180:315-342.

Divoux, R. 1964. Le mildiou de la pomme de terre et les avis de traitement. Institut Technique de la Pomme de terre. 15:9-43.

Drenth, A., Janssen, E. M., and Govers, F. 1995. Formation and survival of oospores of *Phytophthora infestans* under natural conditions. Plant Pathology. 44:86-94.

Dubois, L. and Duvauchelle, S. 2007. Evolution du mildiou de la pomme de terre. Phytoma – La Défenses des Végétaux. 604:18-21.

Duvauchelle, S. and Andrivon, D. 1996. Le mildiou et son agent *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. In P. Rousselle, Y. Robert, & J. C. Crosnier (Eds.), La Pomme de terre INRA Editions. Paris. pp. 281-291.

Duvauchelle, S. and Dubois, L. 1997. Models used in France in the warning systems. *In* E. S. H. Bouma (Ed.), Proceedings of the Workshop on the European Network for Development of an Integrated Control Strategy of Potato Late Blight. pp. 135- 147.

Ellissèche, D. 1996. Aspects physiologiques de la croissance et du développement. *In* P. Rousselle, Y. Robert, and J. C. Crosnier (Eds.), La Pomme de Terre. INRA Editions, Paris. pp. 71-121.

Fishman, S., Talpaz, H., Dinar, M., Levy, M., Arazi, Y., Rozman, Y. and Varshavsky, S. 1984. A phenomenological model of dry matter partitioning among plant organs for similation of potato growth. Agricultural Systems. 14:159-169.

Flor, H. H. 1971. Current status of the gene-for-gene cocept. Annual Review of Phytopathology. 9:275-296.

Francl, L. J. 1989. Are physiological days of potato calculated accurately? American Journal of Potato Research. 66:391-395.

Fry, W. E., Apple, A. E., and Bruhn, J. A. 1983. Evaluation of potato late blight forecast modified to incorporate host resistance and fungicide weathering. Phytopathology. 73:1054-1059.

Gaucher, D. 2001. Potato blight control: tools and new products. Pomme de Terre Française. 256:23-24.

Gaucher, D., and Chambat, S. 2002. Outils d'aide à la décision, préciser les utilisations. Pomme de Terre Française. 528:23-24.

Gaucher, D., Duvauchelle, S. and Andrivon, D. 1998. Mildiou de la pomme de terre – le champignon évolue, la lutte aussi! Perspectives agricoles. 236:1-20.

Gentleman, R. and Ihaka, R. 2000. Lexical scope in statistical computing. Journal of Computational and Graphical Statistics. 9:491-508.

Gisi, U. and Cohen, Y. 1996. Resistance to phenylamide fungicides: a case study with *Phytophthora infestans* involving mating type and race stucture. Annual Review of Phytopathology. 34:549-572.

Gómez-Alpizar, L., Carbone, I. and Ristaino, J. B. 2007. An Andean origin of *Phytophthora infestans* inferred from mitochondrial and nuclear gene genealogies. PNAS. 104(9):3306-3311.

Grünwald, N. and Flier, W. G. 2005. The biology of *Phytophthora infestans* at its center of origin. Annual Review of Phytopathology. 43:10.1-10.20.

Guntz, M. 1959. Epidémiologie du Mildiou de la pomme de terre - Eléments de prévision. Phytiatrie – Phytopharmacie.

Hannukkala, A. O. 2012. History and consequences of migrations, changes in epidemiology and population structure of potato late blight, Phytophthora infestans, in Finland from 1845 to 2011. PhD thesis, MTT Agrifood Research, Finland.

Harrison, J. G. 1992. Effects of the aerial environment on late blight of potato foliage. Plant Pathology. 41:384-416.

Haverkort, A. J. and Kooman, P. L. (1997). The use of systems analysis and modelling of growth and development in potato ideotyping under conditions affecting yields. Euphytica. 94:191-200.

Haverkort, A.. J., Struik, P. C., Visser, R. G. F. and Jacobsen, E. 2009. Applied Biotechnology to Combat Late Blight in Potato Caused by *Phytophthora infestans*. Potato Research. 52(3):249-264. doi:10.1007/s11540-009-9136-3

Haverkort, A. J., Boonekamp, P. M., Hutten, R., Jacobsen, E., Lotz, L. A. P., Kessel, R. G. F., Visser, R. G. F., and van der Vossen E. A. G. 2008. Societal costs of late blight in potato and prospects of durable resistance through cisgenic modification. Potato Research. 51: 47-57.

Heath, M., Ward, J. and Roger-Lewis, D. S. 1993. Optimising timing of application of maleic hydrazide on potatoes for control of volunteers in subsequent crops. Aspect Appied Biolology. Volunteer crops as weeds. 35:167-171.

Heesterbeek, J. A. P. and Zadoks, J. C. 1987. Modelling pandemics of quarantine pests and diseases: problems and perspectives. Crop Protection. 6:221-221.

Heidmann, T., Tofteng, C., Abrahamsen, P., Plauborg, F., Hansen, S., Battilani, A., Coutinho, J., Doležal, F.,Mazurczyk, W., Ruiz, J. D. R. 2008. Calibration procedure for a potato crop growth model using information from across Europe. Ecological Modelling. 211:209-223. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.09.008

Hillel, D. 1982. Introduction to soil physics. Academic Press, San Diego, CA.

Hinchcliff, K., Bunn, F. and Taylor, W. 1993. Suppression of volunteer potatoes following application of maleic hydrazide to main-crop potatoes. Aspects of Applied Biology: Volunteer crops as weeds. 35:173- 174.

Hirst, J. M. 1953. Change in atmospheric spore content: diurnal periodicity and the effects of weather. Transactions of the British Mycological Society. 36:375-393.

Hodges, T., Johnson, S. L. and Johnson, S. B. 1992. SIMPOTATO: A highly modular program structure for an IBSNAT style crop simulation. Agronomy Journal. 84:911-915.

James, W. C., Shih, C. S., Hodgson, W. A. and Callbeck, L. C. 1972. The quantitative relationship between late blight of potato and loss in tuber yield. Phytopathology. 62:92-96.

Jaunatre, V. and Gaucher, D. 2011. Mileos, a decision-making aid that evolves. 4eme Conférence Internationale sur les Méthodes Alternatives en Protection des Cultures. Evolution des cadres réglementaires européen et francais. Nouveaux moyens et stratégies Innovantes, Nouveau Siecle, Lille, France, 8-10 mars 2011. pp. 104-108.

Jeger, M. J., & Viljanen-Rollinson, S. L. H. 2001. The use of the area under the disease-progress curve (AUDPC) to assess quantitative disease resistance in crop cultivars. Theor. Appl. Genet. 102:32-40.

Johnson, K. B., Johnson, S. B. and Teng, P. S. 1986. Development of a simple potato growth model for use in crop-pest management. Agricultural Systems. 19(14):189-209.

Joosten, A. 1991. Geniteurslijst voor aardappelrassen. Commissie ter bevordering van het kweken en het onderzoek van neuwe aardappelrassen (C.O.A.) Wageningen, The Netherlands (281p).

Kabat, P., Marshall, B. and van den Broek, B. J. 1995. Comparison of simulation results and evaluation of parameterization schemes. *In* P. Kabat, B. Marshall, B. J. van den Broek, J. Vos, & H. Van Keulen (Eds.), Modelling and parameterization of the soil-plant-atmosphere system - A comparison of potato growth models. Wageningen, The Netherlands. pp. 439-501.

Kleinhenz, B., Falke, K., Kakau, J. and Rossberg, D. 2007. SIMBLIGHT1 - a new model to predict first occurrence of potato late blight. EPPO Bulletin. 37(2):339-343. doi:10.1111/j.1365-2338.2007.01135.x

Kooman, P. L. and Haverkort, A. J. 1995. Modelling development and growth of the potato crop influenced by temperature and daylength: LINTUL POTATO. *In* P. L. Kooman & A. J. Haverkort (Eds.), Potato Ecology and modelling of crops under conditions limiting growth. Kluwer Academic Publishers. pp. 41-60.

Ladeveze, L. 1988. Présentation du modèle MILSOL. Rapport interne, SRPV - Bretagne.

Landeo, J. A., Gastelo, M., Forbes, G., Zapata, J. L. and Flores, F. J. 1986. Developing horizontal resistance to late blight in potato. Program report 1995-96. International Potato Center. Lima, Peru. pp. 122-126.

Large, E. C. 1952. The interpretation of progress curves for potato late blight and other plant diseases. Plant Pathology. 1:109-117.

Latin, R. X., Mackenzie, D. R. and Cole, H. J. (1978). Crop loss prediction tables for potato late blight epidemics. American Potato Journal. 55:541-548.

Lebreton, L., 1998. Structure et évolution des populations françaises de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, agent du mildiou de la pomme de terre et de la tomate. Thèse de l'Université de Rennes I. 145 p.

Lebreton, L., Laurent, C. and Andrivon, D. 1998. Evolution of *Phytophthora infestans* populations in the two most important potato production areas in France during 1992-1996. Plant Pathology. 47:427-439.

Lechapt, G., 1985. Modelisation quantitative du mildiou de la pomme de terre. Document interne SRPV.

Lepoivre, P. 2003. Phytopathologie: Bases moléculaires et biologiques des pathosystèmes et fondements des stratégies de lutte. De Boeck U., Bruxelles. 432p

Lô-Pelzer, E. 2008. Modélisation des effets des systèmes de culture et de leur répartition spatiale sur le phoma du colza et l'adaptation des populations de pathogènes responsables de la maladie (*Leptosphaeria maculans*) aux résistances variétales. Thèse Inra/AgroParisTech. 146p.

Lô-Pelzer, E., Aubertot, J. N., Bousset, L., Salam, M. U. and Jeuffroy, M. H. 2010a. SIPPOM-WOSR: A Simulator for Integrated Pathogen POpulation Management of phoma stem canker on winter oilseed rape: II. Sensitivity analysis. Field Crops Research. 118(1):82-93. doi.org/10.1016/j.fcr.2010.04.006

Lô-Pelzer, E., Bousset, L., Jeuffroy, M. H., Salam, M. U., Pinochet, X., Boillot, M. and Aubertot, J. N. 2010b. SIPPOM-WOSR: A Simulator for Integrated Pathogen POpulation Management of phoma stem canker on Winter OilSeed Rape: I. Description of the model. Field Crops Research. 118(1):73-81. doi:10.1016/j.fcr.2010.04.007

Lumkes, L. M. and Sijtsma, R. 1972. Mogelijkheden aarappelen als onkruid in volgewassen te vorkommen en/of te bestriijden. Landbouw en Planteziekten. 1:17-36.

Lumkes, L. M. and Beukema, H. P. 1973. The effect of cultivation procedure on the liability to freezing of ground-keepers. Potato Reasearch. 16:57-60.

Lutman, P. J. W. 1974. Factors affecting the overwintering of volunteer potato tubers and the emergence of sprouts in the spring. Proceedings of the 12th British Weed Control Conference, Brignton, UK, 285-292.

Lutman, P. J. W. 1977. Investigations into some aspects of the biology of potatoes as weeds. Weed Res. 17:123–132.

MacKerron, D. K. L. 2007. Mathematical Models of Plant Growth and Development. *In* D. Vreugdenhil (Ed.), Potato Biology and Biotechnology: Advances and Perspectives. pp. 753-776.

Madden, L. V., Hughes, G. and van den Bosch, F. 2007. The Study of Plant Disease Epidemics. (L. V. Madden, G. Hughes, & F. van den Bosch, Eds.), APS, St Paul. p. xvi + 421.

McCann, I. R., McFarland, M. J. and Witz, J. A. (1991). Near-surface bare soil temperature model for biophysical models. Transansaction of the ASAE. 34:748-755.

Medina, M. V. and Platt, H. W. 1999. Viability of oospores of *Phytophthora infestans* under field conditions in northeastern North America. Canadian Journal of Plant Pathology. 21:137-143.

Miller, J. S., Cummings, T. F. and Mikitzel, L. J. 2002. Influence of timing of harvest in relation to haulm killing and planting date on potato yuber rot caused by *Phytophthora infestans*. Plant Disease. 86(3):264-268.

Minogue, K. P. and Fry, W. E. 1983. Models for spread of disease: Model description. Phytopatology. 73:1168-1173.

Mojtahedi, H., Boydston, R. A., Thomas, P. E., Crosslin, J. M., Santo, G. S., Riga, E. and Anderson, T. L. 2003. Weed hosts of *Paratrichodorus allius* and tobacco rattle virus in the Pacific Northwest. American Journal of Potato Research. 80:379-385.

Montarry, J. 2007. Réponse adaptative des populations de *Phytophthora infestans,* agent du mildiou de la pomme de terre, au deploiement en culture de son hôte *Solanum tuberosum.* Thèse ENSA de Rennes.

Montarry, J., Glais, I., Corbière, R. and Andrivon, D. 2008. Adaptation to the most abundant genotype in an agricultural plant-pathogen system – potato late blight. Journal of Evolutionary Biology 21:1397-1407.

Montarry, J., Andrivon, D., Glais, I., Corbiere, R., Mialdea, G. and Delmotte, F. 2010. Microsatellite markers reveal two admixed genetic groups and an ongoing displacement within the French population of the invasive plant pathogen *Phytophthora infestans*. Molecular ecology. 19(9):1965-77. doi:10.1111/j.1365-294X.2010.04619.x

Monteith, J. L. 1977. Climate and efficiency of crop production in Britain. Philosophical Transaction of the Royal Society of London. 281:277-294.

Moorby, J. and Milthorp, F. L. 1975. Potato. *In* T. L. Evans (Ed.), Crop Physiology. Cambridge Univ.Press. pp. 225-257.

Moriasi, D. N., Arnold, J. G., Liew, M. W. V., Bingner, R. L., Harmel, R. D. and Veith, T. L. 2007. Model evaluation guidelines for systematic quantification of accuracy in watershed simulations. Transactions of the ASABE. 50(3):885-900.

Mustonen, L., Peltonen-Sainio, P. and Pahkala, K. 2009. Risk assessment for volunteer and seedling GM potatoes in the northernmost European growing areas. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Plant Soil Science. 59(6):552-558. doi:10.1080/09064710802441152

Nash, J. E. and Sutcliffe, J. V. 1970. River flow forecasting through conceptual models: Part 1. A discussion of principles. J. Hydrology. 10:282-290.

Newberry, G. D. and Thornton, R. E. 2007. Suppression of volunteer potatoes with maleic hydrazide applications. American Journal of Potato Research. 84(3):253-258. doi:10.1007/BF02986275

Nieuwenhuizen, A. T., Tang, L., Hofstee, J. W., Müller, J. and van. Henten, E. J. 2007. Colour based detection of volunteer potatoes as weeds in sugar beet fields using machine vision. Precision Agriculture. 8(6):267-278.

Nieuwenhuizen, A. T., Hofstee, J. W. and van Henten, E. J. 2010. Adaptative detection of volunteer potato plants in sugar beet fields. Precision Agriculture. 11:433-447.

Nutter, F. W., J., Teng, P. S., & Royer, M. H. (1993). Terms and concepts for yield, crop loss, and disease thresholds. *Plant Disease, 77*, 211-215.

Ogilvy, S. E., Cleal, R. A. E. and Roger-Lewis, D. S. 1989. The control of potato groundkeepers in cereal crops. Proceedings of the Brighton Crop Protection Conference-Weeds. 1989:205-212.

Olanya, O., Starr, G., Honeycutt, C., Griffin, T. and Lambert, D. 2007. Microclimate and potential for late blight development in irrigated potato. Crop Protection. 26(9):1412-1421. doi:10.1016/j.cropro.2006.12.002

Olofsson, B. 1968. Determination of the critical injury threshold for potato late blight (*Phytophthora infestans*). Waxtskyddsanst Stokholm. 14:85-93.

Orson, J. H. (1993). The penalties of volunteer crops as weeds. *Aspects of Applied Bio1ogy 35:* 1-8.

Paterson, D. R., Wittwer, S. H., Weller, L. E. and Sell H. M. 1952. The effect of préharvest foliar sprays of Maleic Hydrazine on sprout inhibition and storage quality of potatoes. Michigan Agricultural Experiment Station. 1270:135-141

Pfender, W. 2009. A damage function for stem rust of perennial ryegrass seed crops. Phytopathology. 99(5):498-505. doi:10.1094/PHYTO-99-5-0498

Pilet, F., Pellé, R., Ellissèche, D. and Andrivon, D. 2005. Efficacy of the R2 resistance gene as a component for the durable management of potato late blight in France. Plant Pathology. 54:723–732.

Pingault, N. 2007. Améliorer la qualité de l'eau: Un indicateur pour favoriser une utilisation durable des produits phytosanitaires. Atelier OCDE Washington, 19-21 mars 2007. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, France.

Pérombelon, M. C. M. 1975. Observations on the survival of potato groundkeepers in Scotland. Potato Research. 18:205-215.

Radtke, W. and Rieckmann, W. 1991. Maladies et ravageurs de la pomme de terre. Editions Th. Mann. Gelsenkirchen-Buer, Allemagne. pp. 16-20.

Raffaele, S. and Kamoun, S. 2012. Genome evolution in filamentous plant pathogens: why bigger can be better. Nature Reviews Microbiology. 10:417-430.

Rakotonindraina, T., Chauvin, J. É., Pellé, R., Faivre, R., Chatot, C., Savary, S. and Aubertot, J. N. 2012a. Modelling of yield losses caused by potato late blight on eight cultivars with different levels of resistance to *Phytophthora infestans*. Plant Disease. 96:935-942.

Rakotonindraina, T., Corbière, R., Chatot, C., Pinchon, V., Dubois, L., Aurousseau, F., Chauvin, J. E. and Aubertot, J. N. 2012b. Analysis of volunteer density under the influence of cropping practices: a contribution to the modelling of primary inoculum of *Phytophthora infestans* in potato crops. In H. T. A. M. Schepers (Ed.), Proceedings of the Thirteenth EuroBlight Workshop, St Petersburg, Russia, 9-12 October 2011, PPO-Special Report no15. pp. 67-73.

Raposo, R., Wilks, D. S. and Fry, W. E. 1993. Evaluation of potato late blight forecast modified to include weather forecast: A simulation analysis. Phytopathology 83:103-108.

Sands, P. J., Hackett, C. and Nix, H. A. 1979. A model of the development and bulking of potatoes (*Solanum tuberosum* L.). I. Derivation from well managed field crops. Field Crops Research. 2:309-331.

Savary, S. and Zadoks, J. C. 1992. Analysis of crop loss in the multiple pathosystem groundnut-rust-late leaf spot. II. Study of the interactions between diseases and crop intensification in factorial experiments. Crop Protection. 11:110-120.

Savary, S., Teng, P. S., Willocquet, L. and Nutter, F. W. 2006. Quantification and modeling of crop losses: a review of purposes. Annual Review of Phytopathology. 44:89-112. doi:10.1146/annurev.phyto.44.070505.143342

Savary, S., Willocquet, L., Elazegui, F. A., Castilla, N. P., & Teng, P. S. 2000. Rice pest constraints in tropical Asia: quantification of yield losses due to rice pests in a range of production situations. Plant Disease. 84:357-369.

Scherm, H. 1996. On the velocity of epidemic waves in model plant disease epidemics. Ecological Modelling. 87:217-222.

Shtienberg, D., Bergeron, S. N., Nicholson, A. G., Fry, W. E. and Ewing, E. E. 1990. Development and evaluation of general model for yield loss assessment in potatoes. Phytopathology. 80:466-472.

Singh, J. P., Govindakrishnan, P. M., Lal, S. S., & Aggarwal, P. K. (2005). Increasing the efficiency of agronomy experiments in potato using INFOCROP-POTATO model. *Potato Research*, *48*(3-4), 131-152. doi:10.1007/BF02742372

Skelsey, P., Kessel, G. J. T., Rossing, W. A. H. and van der Werf, W. 2009. Parameterization and evaluation of a spatiotemporal model of the potato late blight pathosystem. Phytopathology. 99(3):290-300. doi:10.1094/PHYTO-99-3-0290

Soltner, D. 1999. Les grandes productions végétales. Collections Sciences et Techniques agricoles, Angers.

Spijkerboer, H. P., Beniers, J. E., Jaspers, D., Schouten, H. J., Goudriaan, J., Rabbinge, R. and van der Werf, W. 2002. Ability of the Gaussian plume model to predict and describe spore dispersal over a potato crop. Ecological Modelling. 155(1):1-18. doi:10.1016/S0304-3800(01)00475-6

Spire, D. and Rousselle, P. 1996. La plante; origine socio-historique. In P. Rousselle, Y. Robert, & J.C. Crosnier (Eds.), La pomme de terre. INRA Editions. Paris. pp. 25-48.

Stevens, N.E., 1933. The dark ages in plant pathology in America : 1830-1870. Journal of Washigton Acad. Sci. 23:435-446.

Timlin, D. J., Reddy, V., Kim, S. H., Baker, J. T., Pachepsky, Y., Fraisse, C. and Alva, A. K. 2002. 2dspud, a two-dimensional model of potato growth and development.

Turkensteen, I. J. 1978. *Phytophthora infestans*: three news hosts an specialized form causing foliar blight of *Solanum muricatum* in Peru. Plant Disease Reporter, 62, 829.

Ullrich, J. and Schrödter, H. 1966. Das Problem der Vorhersage des Auftretens der Kartoffelkrautfäule (*Phytophthora infestans*) und die Möglichkeit seiner Lösung durch eine Negativprognose. Nachrichtenblatt Dt. Pflanzenschutzdienst (Braunschweig). 18: 33-40.

Vanderplank, J. E. 1963. Plant Diseases: Epidemics and Control. Academic Press New York.

van der Zaag, D. E. 1956. Overwintering en epidemilogie van *Phytophthora infestans*, tevens enige nieuwe bestrijdingsmogelijkheden. Tijdschirift over Plantenziekten. 62:89-156.

Vleeshouwers, V. G. A. A., Raffaele, S., Vossen, J. H., Champouret, N., Oliva, R., Segretin, M. E., Rietman, H., Cano, L. M., Lokossou, A., Kessel, G., Pel, A. M. and Kamoun, S. 2011. Understanding and exploiting late blight resistance in the age of effectors. Annual Review of Phytopathology. 49:507-531.

Wallach, D. and Kletter, E. 1981. Prediction of boll opening in a cotton crop. Agronomy Journal. 78:763-767.

Wallach, D., Makowski, D. and Jones,. J. W. 2006. Evaluating crop models. *In* D. Wallach, D. Makowski, & J. W. Jones (Eds.), Working with Dynamic Crop Models: Evaluation, Analysis, Parameterization, and Applications. Elsevier Ltd. Amsterdam, the Netherlands. pp. 11-53.

Wastie, R. L. 1991. Breeding for resistance. *In* D. S. Ingram & P. H. Williams (Eds.), *Phytophthora infestans*, the cause of late blight of potato. London, UK: Advances in Plant Pathology, Vol. 7. pp. 193-224

Williams, M. M. and Boydston, R. A. 2006. Volunteer potato interference in carrot. Weed Science. 54:94-99.

Williams, M. M. I., Ransom, C. V. and Thompson, W. M. 2004. Effect of volunteer potato density on dry bulb onion yield and quality. Weed Science. 52:754–758.

Williams, M. M., Ransom, C. V. and Thompson, W. M. 2005. Duration of volunteer potato (*Solanum tuberosum*) interference in bulb onion. Weed Science. 53(1):62-68. doi:10.1614/WS-04-079R1

Williams II, M. M., Ransom, C. V. and Thompson, W. M. 2007. Volunteer potato density influences critical time of weed removal in bulb onion. Weed Technology. 21:136-140. doi:10.1614/WT-06-009.1

Willocquet, L., Aubertot, J. N., Lebard, S., Roert, C., Lannou, C. and Savary, S. 2008. Simulating multiple pest damage in varying winter wheat production situations. Field Crops Research. 107:12-28.

Wright, R. C. and Diehl, H. C. 1927. Freezing injury to potatoes. USDA Bull. 27:1-24.

Wright, R. C. and Taylor, G. F. 1921. Freezing injury to potatoes when undercooled. USDA Bull. 916:1-15.

Yuan, F. M. and Bland, W. 2005. Comparison of light and temperature-based index models for potato (*Solanum tuberosum* L.) growth and development. American Journal of Potato Research. 82:345-352.

Zadoks, J. C. 1985. On the conceptual basis of crop loss assessment: the threshold theory. Annual review of phytopathology. 23:455-473.

Zadoks, J. C. 1989. EPIPRE, a computer-based decision support system for pest and disease control in wheat: Its development and implementation in Europe. Plant Disease Epidemiology. 2:3-29.

Zwankhuizen, M. J., Zadoks, J. C. and Govers, F. 1998. Development of potato late blight epidemics: disease loci, disease gradients, and infection sources. Phytopathology. 88:754-763.

Analysis and modelling of the effects of cropping practices on epidemics of potato late blight. Adaptation of the model SIPPOM (Simulator for Integrated Pathogen POpulation Management) to the pathosystem

Potato late blight caused by the pathogen *Phytophthora infestans* is one of the most dreaded diseases to this culture. So far, chemical control is the most widespread method used against the pathogen. In turn, the amount of fungicides used to control this disease makes potato the crop with the highest Treatment Frequency Index of all arable crops. The use of resistant varieties, including specific resistance genes, has also demonstrated an effective limitation of injuries that this disease can cause. Still, specific resistances lack durability as there is an average span of 4 years before the emergence of a resistance breakdown phenomenon by more virulent strains. It is therefore necessary to develop control strategies that combine a set of methods (genetic, cultural, physical and chemical) to meet agronomic, environmental and socio-economic criteria. A model named SIPPOM (Simulator for Integrated Pathogen POpulation Management), was developed to address these issues for the control of phoma stem canker on oilseed rape. The present work consisted in adapting the generic structure of SIPPOM for the integrated control of potato late blight by designing specific sub-models using existing models or specifically developed models. A crop model (Spudgro), an epidemiologic model (Guntz-Divoux/Milsol), a damage model (Shtienberg's model) and a dispersal function (Scherm's model) were selected in the literature, adapted, and embedded in SIPPOM's generic structure. This set of sub-models led to an operational prototype of SIPPOM-de-terre under the RECORD modelling platform. A new model, named VOLPONE, was designed to simulate potato volunteer dynamics in a field or on a waste pile. This model permits to simulate inoculum sources at the territory scale under the influence of climate and cropping practices. The predictive quality of the damage model was assessed with data generated in specific field experimentations and proved to be good. Simulation examples produced with the first prototype of SIPPOM-de-terre illustrate the capacity of the model to represent epidemiological dynamics at the field scale or at a small regional scale under the influence of cropping practices and climate. However, further work is required before to totally achieve the design and the implementation of SIPPOM-de-terre under the modelling platform RECORD. The conducted study illustrates the genericity of the model SIPPOM and produced knowledge, references and tools for the integrated management of the disease. The outputs of this work will help design integrated, collective and durable control strategies of potato late blight.

Key words: *Phytophthora infestans*; *Solanum tuberosum*; Integrated Pest Management; Variety resistance, Modelling

Analyse et modélisation des effets des pratiques culturales sur les épidémies de mildiou de la pomme de terre. Adaptation du modèle SIPPOM (Simulator for Integrated Pathogen POpulation Management) au pathosystème

Le mildiou de la pomme de terre, causé par l'agent pathogène *Phytophthora infestans* est l'une des maladies les plus préjudiciables de la culture. Jusqu'à présent, la lutte chimique reste le moyen de contrôle le plus utilisé pour la maîtriser, classant la pomme de terre au premier rang en termes d'Indices de Fréquence de Traitement en grande culture. Par ailleurs, l'utilisation de variétés résistantes, comportant notamment des gènes de résistances spécifiques, a également démontré son efficacité pour limiter les dégâts engendrés par cette maladie. Mais leur efficacité est peu durable avec une durée moyenne de 4 ans avant l'apparition du phénomène de contournement par les isolats plus virulents. Il est donc nécessaire de développer des stratégies de contrôle de la maladie en combinant un ensemble d'approches génétiques, culturales, physiques, et chimiques afin de satisfaire au mieux les objectifs agronomiques, environnementaux et socio-économiques. Un modèle, nommé SIPPOM (Simulator for Integrated Pathogen POpulation Management), avait été développé dans le cas de la gestion durable du phoma du colza. Le présent travail a consisté à adapter la structure générique de SIPPOM au cas de la gestion intégrée du mildiou de la pomme de terre en développant des modules spécifiques à partir de modèles préexistants ou développés spécifiquement. Un modèle de culture (Spudgro), un modèle épidémiologique (Guntz-Divoux / Milsol), un modèle de nuisibilité (modèle de Shtienberg) et une fonction de dispersion (modèle de Scherm) ont été identifiés dans la littérature, adaptés et intégrés dans la structure générique de SIPPOM. Cet ensemble de modules a donné lieu à la réalisation du premier prototype opérationnel de la version informatisée de SIPPOM-de-terre sur la plate-forme de modélisation RECORD. Un nouveau modèle, appelé VOLPONE, a été développé pour représenter les dynamiques de repousses de pomme de terre dans une parcelle et sur un tas de déchets. Ce modèle permet de représenter les sources d'inoculum primaire à l'échelle du territoire sous l'influence du climat et des pratiques agricoles. La qualité prédictive du modèle de nuisibilité a été estimée à partir d'un jeu de données expérimentales générées au cours du travail de thèse et s'est montrée correcte. Des exemples de résultats issus de simulations réalisées à l'aide du premier prototype montrent la capacité du modèle, en fonction d'une combinaison de pratiques culturales et de conditions climatiques variables, à prédire la dynamique épidémique de la maladie, ainsi que les dégâts et dommages associés à l'échelle de la parcelle ou sur un parcellaire simple. Néanmoins, d'autres tâches restent à accomplir afin de disposer d'une version achevée de SIPPOM-de-terre sur la plate-forme RECORD. Le travail réalisé illustre la généricité du modèle d'origine SIPPOM et contribue à la production de connaissances et de références permettant l'optimisation d'outils existants tels Mileos®. Les avancées réalisées pourront contribuer à la conception de stratégies de gestion intégrée, collectives et durables pour cette maladie.

Mots clés : *Phytophthora infestans* ; *Solanum tuberosum* ; Protection intégrée ; Résistances variétales, Modélisation

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE :
Centre INRA Toulouse - Salle de conférence Marc Ridet
14 décembre 2012

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE :
Agrosystèmes, écosystèmes et environnement

AUTEUR : Toky Rakotonindraina
DIRECTEUR DE THESE : Grégory Dechamp-Guillaume
CO-ENCADRANTS DE THESE : Jean-Noël Aubertot et Jean-Eric Chauvin

LABORATOIRE D'ACCUEIL :
UMR INRA-ENSAT 1248 AGIR
(Agrosystèmes et agricultures, Gestion de ressources, Innovation et Ruralité)