

REVUE DE STATISTIQUE APPLIQUÉE

F. RAPILLY

E. JOLIVET

Construction d'un modèle (episept) permettant la simulation d'une épidémie de *Septoria nodorum* BERK. sur blé

Revue de statistique appliquée, tome 24, n° 3 (1976), p. 31-60

http://www.numdam.org/item?id=RSA_1976__24_3_31_0

© Société française de statistique, 1976, tous droits réservés.

L'accès aux archives de la revue « *Revue de statistique appliquée* » (<http://www.sfds.asso.fr/publicat/rsa.htm>) implique l'accord avec les conditions générales d'utilisation (<http://www.numdam.org/conditions>). Toute utilisation commerciale ou impression systématique est constitutive d'une infraction pénale. Toute copie ou impression de ce fichier doit contenir la présente mention de copyright.

NUMDAM

Article numérisé dans le cadre du programme
Numérisation de documents anciens mathématiques
<http://www.numdam.org/>

CONSTRUCTION D'UN MODÈLE (EPISEPT) PERMETTANT LA SIMULATION D'UNE ÉPIDÉMIE DE SEPTORIA NODORUM BERK. SUR BLÉ ⁽¹⁾

F. RAPILLY

INRA, Station Centrale de pathologie végétale CNRA, 78000 Versailles

et E. JOLIVET

INRA, Laboratoire de biométrie, CNRZ, 78350 Jouy-en-Josas

RESUME.

Cet article présente une tentative de modélisation de la septoriose du Blé due à *Septoria nodorum* BERK.. Les divers événements constituant l'épidémie sont décrits et traduits analytiquement. On étudie en particulier le processus aléatoire des surfaces malades. On présente quelques résultats obtenus grâce à la transcription sur ordinateur du modèle.

A – INTRODUCTION

La septoriose du Blé due à *Septoria nodorum* BERK. est une maladie qui peut provoquer des baisses de rendement estimées à 10-20 p. cent. L'extension actuelle de ce parasite est liée d'une part au système d'exploitation du Blé et d'autre part à l'absence de variétés ayant un niveau suffisant de tolérance. La recherche de variétés de Blé tolérantes à la septoriose se heurte, en effet, à de nombreuses difficultés du fait que le champignon a un caractère saprophytique très marqué. Actuellement les critères de sélection utilisés sont basés principalement sur le comportement des grains vis-à-vis du parasite (BRONNIMAN – 1968) sans tenir compte de la progression réelle de la maladie dans la culture. Toutefois la contamination de l'épi puis des grains est fonction de cette progression.

Sur le plan mathématique, l'objet essentiel de ce travail est l'étude des processus stochastiques de développement des surfaces malades et des surfaces fructifiées. Ces processus dépendent essentiellement, à chaque instant du développement de la plante, de la trajectoire d'un processus climatique et de l'évolution antérieure de la maladie. En l'absence d'un modèle climatique satisfaisant, l'étude est restreinte au cas où une trajectoire particulière du processus climatique a été observée. Même ainsi, il n'est pas possible de connaître la loi de l'aire de la surface malade ou de la surface fructifiée. On se contente donc de caractériser chacune des aires considérées par leur espérance à chaque instant, et de mesurer la fluctuation autour de cette espérance par le calcul numérique, en l'absence d'une expression analytique simple, de la variance de ces aires à la fin de la période de temps étudiée.

L'article se présente de la façon suivante. Dans la première partie, après avoir rappelé les diverses séquences d'une épidémie, on recense l'ensemble des données nécessaires à la construction du modèle. Ces données concernent

(1) Article remis en Septembre 1975, révisé en Février 1976.

successivement la dissémination, et plus particulièrement la libération des spores, la contamination, l'incubation et la période de latence, l'apparition des surfaces malades et la sporulation. L'ajustement des résultats expérimentaux à des modèles appropriés permet l'obtention de relations analytiques qui permettent de quantifier certains paramètres ou certaines variables à partir des variables plus fondamentales constituées par les données climatiques relevées en champ et l'évolution des surfaces foliaires. L'ensemble de ces résultats permet la construction de la majeure partie du modèle. La seconde partie concerne essentiellement l'étude des processus de développement de surfaces évoqués plus haut. On y envisage également les problèmes posés par l'évolution de l'espace support, c'est-à-dire la croissance et la mort des tissus foliaires. Grâce à l'ensemble de ces résultats, le modèle peut être utilisé, moyennant sa transcription en un programme pour ordinateur, pour décrire l'évolution de la septoriose dans le temps, des conditions climatiques et des surfaces foliaires étant données. Ces résultats sont donnés pour deux séries climatiques et quatre séries de paramètres variétaux.

La conclusion rappellera que le but essentiel de cette étude est de rechercher les facteurs propres à la plante mais aussi à la structure de la population-hôte qui permettent de freiner le plus possible la vitesse de progression de l'épidémie et donc pratiquement de définir les possibilités de résistance horizontale (VAN-DER-PLANK — 1968).

B — REPRESENTATIONS D'UNE EPIDEMIE.

Les diverses séquences d'une épidémie sont schématisées dans la figure 1a. Suivant les séquences c'est le parasite, la maladie et la structure de la population hôte qui prédominent. Une épidémie peut aussi être représentée suivant la figure 1b. D'après la terminologie proposée par LEGAY (1973), cette représentation correspond à un système ouvert comprenant un système clos cyclique à trois compartiments et un échange simple. La sortie de ce dernier compartiment permet de connaître à chaque instant la proportion de la surface foliaire malade par rapport à la surface foliaire totale.

En dehors des événements qui constituent chaque compartiment, la modélisation n'est possible que si l'on peut apprécier les paramètres qui autorisent le passage d'un compartiment à celui qui le suit immédiatement et ceci en fonction du milieu pris dans son sens le plus large.

C — DONNEES NECESSAIRES A LA CONSTRUCTION DU MODELE.

Les données nécessaires à la construction du modèle se réfèrent au parasite, au couple parasite/hôte soit la maladie et au couple maladie/population-hôte c'est-à-dire l'épidémie.

I — Remarques préliminaires :

- a) La septoriose du Blé est une maladie dont la progression sur l'hôte

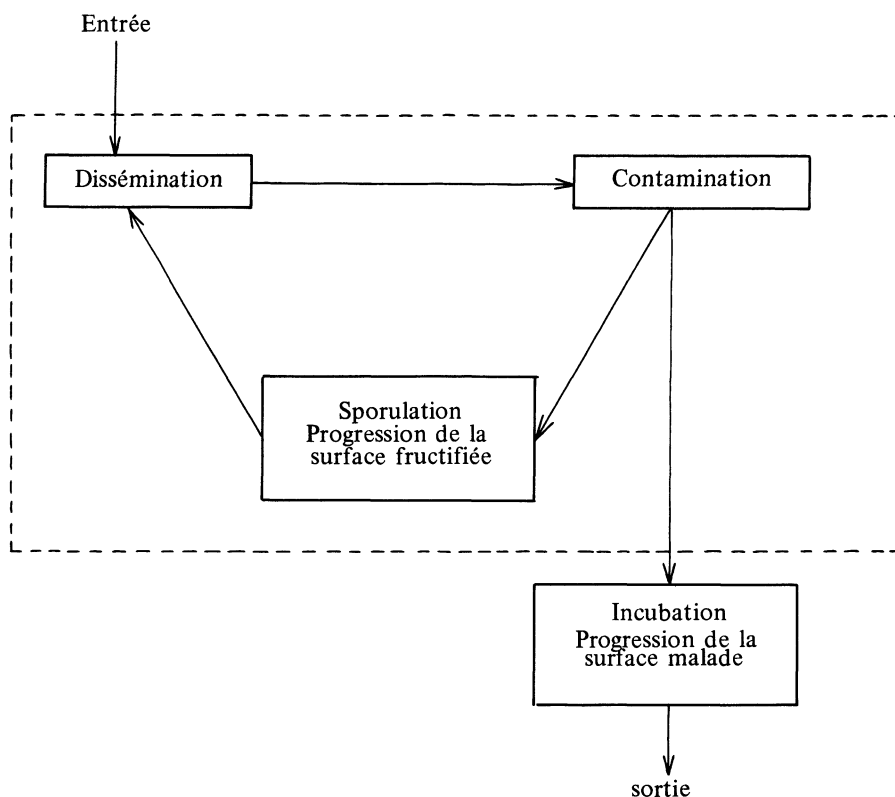
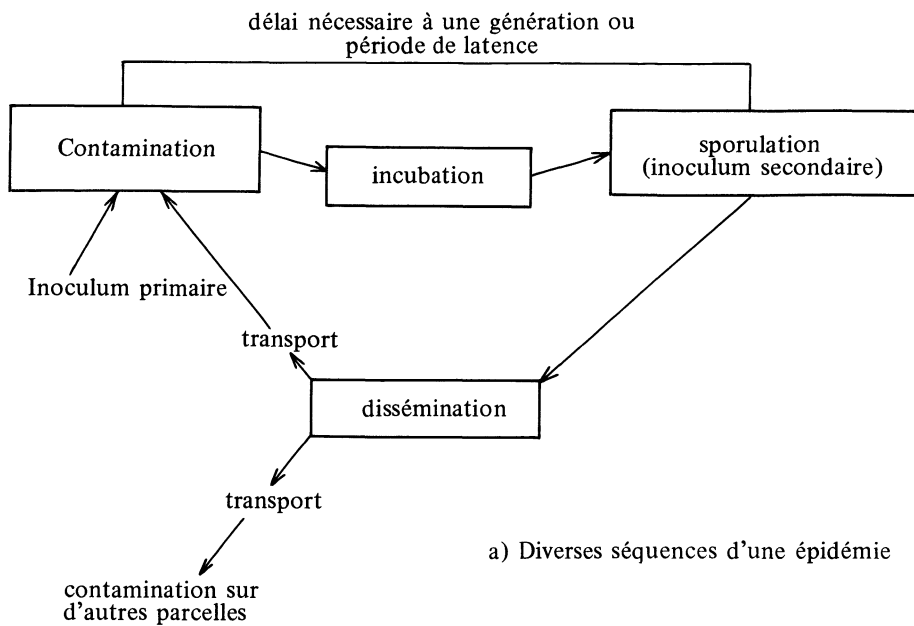


Fig. 1 : Représentation d'une épidémie

s'effectue du bas vers le haut. Le parasite apparaît, dans le Bassin Parisien, à partir de fin Avril, sur les feuilles de la base puis gagne progressivement les feuilles supérieures et enfin l'épi ; la contamination de celui-ci est fonction de l'état sanitaire des étages foliaires supérieurs. Pour tenir compte de cette progression particulière, la population hôte a été divisée en quatre tranches de hauteurs successives de 30 cm. Pour chacune de ces tranches, les évolutions, au cours du temps, de la surface totale des limbes, de la surface des tiges et gaines et si nécessaire des épis ont été appréciées (en m^2 par m^2 de sol) en tenant compte de la mort physiologique des tissus. Ces appréciations ont été effectuées sur la variété Etoile de Choisy semée à un écartement entre les lignes de 16 cm, les semis étant orientés Nord-Sud. La densité épis au m^2 étant de 600 épis.

b) L'inoculum primaire apparaît sur les pailles infestées réparties à la surface du sol. On peut donc supposer que cette répartition est faite au hasard. La quantité d'inoculum primaire ne pouvant être appréciée, nous avons remplacé cette notion par une surface malade fructifiée initiale qui a été fixée arbitrairement sur la première tranche de hauteur de la végétation.

c) Lors de la progression de la maladie les fructifications qui se forment sont des pycnides. Les spores exsudent de ce conceptacle sous forme d'une masse mucilagineuse appelée cirrhe. Ce dernier n'apparaît que si l'humidité relative est à la saturation ou proche de celle-ci.

d) La dispersion du parasite et sa libération sont réalisées par des gouttes de pluie qui tombent sur le cirrhe. Les gouttelettes d'éclaboussures qui rejaillissent, entraînent un certain nombre de spores. Ces gouttelettes correspondent aux unités de dissémination ; une unité de dissémination est le plus petit élément du parasite, disséminable et disséminé, susceptible de reproduire la maladie.

Le raisonnement est dans ce cas fait en unités de dissémination ce qui explique que la quantité de spores produites par le parasite n'apparaît pas.

e) Le transport horizontal du parasite n'est pas pris en considération en raison d'une part de la répartition au hasard des foyers primaires de la maladie et d'autre part du faible écartement qui sépare deux lignes de blé par rapport au trajet possible d'une éclaboussure.

f) Avant d'être un parasite de l'épi, la maladie se déclare sur les feuilles ; aussi, seule la progression de l'épidémie sur les limbes foliaires a été prise en considération.

II – Données nécessaires à la construction de chaque compartiment :

Ces données sont présentées compartiment par compartiment avec les divers paramètres qui permettent le passage de l'un à celui qui le suit immédiatement.

1 – Événements constituant le premier compartiment : la dissémination.

La succession des événements qui permettent la dissémination correspond à la libération de l'inoculum, à son transport et à la pollution de la surface foliaire saine.

a) La libération :

Celle-ci n'est possible que si les spores exsudent de leur conceptacle. Cette exsudation n'a lieu que pour une humidité relative (HR_1) égale ou proche de la saturation.

– 1^{ère} condition $HR_1 \geq 98$ p. cent.

Les relevés météorologiques indiquent que lors de pluie ce n'est que quelques minutes après le début d'une pluie que cette valeur de l'humidité relative est atteinte. Les piégeages, de spores, réalisés au champ (RAPILLY et coll. 1974) montrent que la dissémination efficace n'intervient qu'après 10 minutes de pluie. Aussi, nous ne considérons pour la libération que les pluies (DPLUI) ayant une durée supérieure à 10 minutes.

– 2^e condition $DPLUI \geq 10$ mm.

Les études de laboratoire ont montré que seules les gouttes de pluie dont le diamètre est supérieur à 1 mm permettent une fragmentation du cirrhe et une dispersion par rejaillissement (le "splashing" des anglo-saxons) (GREGORY et coll. 1959). Les gouttes qui ont ce diamètre minimum ne s'observent, en quantité appréciable, que pour des intensités de pluie (IPLUI) supérieures ou égales à $0,5 \text{ mm h}^{-1}$ (BEST – 1949).

– 3^e condition $IPLUI \geq 0,5 \text{ mm h}^{-1}$.

L'intensité de la pluie est donnée par

$$IPLUI = 60 \times HPLUI/DPLUI \quad (1)$$

HPLUI est en millimètres et DPLUI en minutes.

En se basant d'une part sur les travaux de BEST (1949) qui indiquent la proportion de gouttes de divers diamètres en fonction de IPLUI et d'autre part sur les études de GREGORY et coll. (1959) qui fournissent le nombre de gouttelettes d'éclaboussures issues de diverses gouttes tombant sur un film d'eau de 0,1 mm d'épaisseur, il est possible d'établir un lien entre IPLUI et le nombre total d'éclaboussures (tableau I).

Tableau 1
Quantité totale d'éclaboussures en fonction de IPLUI

IPLUI en mm. h^{-1}	0,5	1	2,5	5	10	25
éclaboussures $\times 10^4$	2.425	5.929	16.648	33.447	66.444	154.372

Pour les intensités de pluie inférieures à 25 mm. h^{-1} le coefficient de corrélation calculé entre IPLUI et le nombre total d'éclaboussures a une valeur de 0,999. On exprimera donc le nombre total d'éclaboussures FA comme fonction linéaire de l'intensité de la pluie.

$$FA = 6,19 \times 10^7 \times IPLUI \quad (2)$$

b) Détermination du nombre d'éclaboussures infectieuses (ECLIN) :

Seules les gouttes de pluie qui tombent sur une surface malade fructifiée

(SMF) sont susceptibles de donner des gouttelettes d'éclaboussures renfermant des spores du parasite. Pour déterminer la quantité d'éclaboussures (ECLA) issue de la surface malade fructifiée SMF, deux corrections aux valeurs données par FA sont nécessaires.

— une certaine proportion de gouttes tombe directement au sol et ne participe pas à la dissémination. Cette proportion est de 1 lorsque la surface foliaire (LAI) est égale à zéro. Au fur et à mesure que la LAI croît de moins en moins de gouttes tombent directement au sol. On peut raisonner par analogie avec la diminution du rayonnement général (Rg) mesuré au niveau du sol, en fonction des valeurs de la LAI (tableau 2).

Tableau 2
Proportion du rayonnement général arrivant au sol en fonction de la LAI (données de SCEICZ — 1969).

LAI en m ² par m ² de sol	0	0,9	1,57	2,6	3	4,1	5,2	6,5
Rg en p. cent	100	66,2	53,2	42,5	35	25	15,2	10

Cette extinction progressive du rayonnement général avec la LAI est confirmée par les résultats de BALDY (1973).

Le coefficient de corrélation calculé entre LAI et Log Rg a une valeur de 0,997. La fonction FB permet donc de connaître le Rg pour chaque valeur de la LAI.

$$FB : \text{Log Rg} = - 0,347 \text{ LAI} + 4,605 \quad (3)$$

Cette fonction n'est valable que pour des blés dont le limbe est à port horizontal. Par l'intermédiaire du rayonnement général il est possible de tenir compte, pour la progression de l'épidémie, de la structure de la population-hôte. En effet le Rg varie avec la densité de semis, l'écartement entre les lignes et le port des feuilles. BALDY (1973) signale que pour des blés à port érectophile à LAI égale avec les autres blés, le rayonnement général mesuré au niveau du sol est de 20 p. cent plus élevé.

La proportion de gouttes tombant sur la végétation est donc égale à $(100 - Rg)/100$.

— La surface malade fructifiée qui participe à la dissémination, correspond à celle qui porte des pycnides fonctionnelles. Une pycnide peut donner plusieurs cirrhes successifs. Ces derniers se forment lorsqu'une période d'humidité relative, proche de la saturation, c'est-à-dire lors de pluie, succède à une période sèche. Les trois premiers cirrhes correspondent aux quatre cinquième du contenu total en spores de la pycnide (EYAL — 1971, DODD — communication orale). Une même pycnide peut donc donner des spores susceptibles d'être libérées pendant trois périodes successives de pluie. La surface malade fructifiée et fonctionnelle qui intervient dans la dissémination correspond à la SMF notée à la période de temps : J (période où une pluie a été suffisante en intensité et durée pour permettre la dissémination) moins la SMF (J — 3), c'est-à-dire la surface correspondant aux pycnides qui ont déjà reçu trois pluies.

La surface malade fructifiée est égale à :

$SMF_{(j)} - SMF_{(j-3)}$ exprimée en m^2 par m^2 de sol. Cette surface ne correspond qu'à une fraction des limbes foliaires malades ; en effet la maladie se développe en premier sur les feuilles.

Parmi les gouttes qui tombent sur la végétation seules celles susceptibles de participer à la dissémination sont donc fonction du rapport $[(SMF_{(j)} - SMF_{(j-3)}) / LAI_{(j)}]$

Le nombre théorique de gouttelettes (ECLA) issu de gouttes tombant sur la surface malade fructifiée efficace est égal à :

$$ECLA = FA \times (100 - R_g/100) \times (SMF_{(j)} - SMF_{(j-3)}) LAI_{(j)} \quad (4)$$

Dans cette fonction intervient par l'intermédiaire de FA toute pluie dont la durée est supérieure ou égale à 10 minutes. Nous avons vérifié expérimentalement, en champ, (RAPILLY et coll., 1974) que ce n'était qu'après 10 minutes de pluie que le cirrhe exsude de la pycnide et que la dissémination est possible.

Toutes les ECLA ne correspondent pas à des unités de dissémination ; certaines ont un diamètre si faible qu'elles s'évaporent presque immédiatement (GREGORY - GUTHRIE et BUNCE - 1959). Les pycnidiospores qu'elles contenaient deviennent à dissémination anémophile et étant isolées perdent leur viabilité très rapidement. Elles n'interviennent pas dans la progression de l'épidémie. Les ECLA qui ne s'évaporent pas correspondent à 60 p. cent du total des gouttelettes.

Seules les unités de dissémination (U.D.) desquels est issu au moins un filament germinatif peuvent permettre la reproduction de la maladie. Pour tenir compte des taux de germination aux températures défavorables 10° et 30° nous considérons que les U.D. doivent contenir au moins cinq spores.

La proportion d'U.D. contenant cinq spores varie avec l'épuisement progressif au cours du temps de la fructification. Pour tenir compte de ce phénomène nous avons retenu le taux moyen de 60 p. cent. La quantité de gouttelettes susceptibles de reproduire la maladie est donc égale à

$$ECLIN = ECLA \times 0,36 \quad (5)$$

c) Détermination du nombre final d'unités de Dissémination infectieuses (UDIN) :

Les ECLIN calculées ci-dessus, doivent pour être aptes à reproduire la maladie, polluer après transport des organes sains et ne pas être éliminées des limbes du fait de la pluie.

Les sites sur lesquels se développent le parasite sont principalement au nombre de deux : les limbes et les épis. Ce deuxième site est par rapport au premier décalé dans le temps. En effet, l'épi est à l'abri des contaminations tant qu'il reste dans la gaine. Après épiaison, il n'est contaminé que si les limbes sont eux-mêmes malades. La progression de la maladie sur ces derniers est donc l'élément principal à apprécier.

La LAI totale est donc à décomposer en diverses surfaces correspondant aux limbes (L.A.I.F.), aux tiges et gaines (L.A.I.T.) et aux épis (L.A.I.E.).

$$LAIF = LAI - (LAIT + LAIE) \quad (6)$$

exprimé en m² par m² de sol.

Toutes les ECLIN sont susceptibles d'effectuer le trajet qui sépare deux plantes. Toutefois une certaine proportion tombe sur le sol ; comme pour les gouttes cette proportion est égale $(100 - Rg)/100$; elle varie donc avec la valeur de la LAI. En outre seules celles qui tombent sur une surface foliaire saine sont à retenir ; une correction est donc à faire (CORR). Ce facteur CORR mérite une étude particulière (cf. ci-après) et doit être abordé dans une optique probabiliste car il correspond en fait à un modèle de développement de la surface foliaire malade et de la surface malade fructifiée.

La quantité d'unités de dissémination (U.D.) polluant une surface saine de limbe peut être appréciée par :

$$UD = ECLIN \times ((100 - Rg)/100) \times CORR \quad (7)$$

Toutefois, la pollution de surface saine par les UD se fait lors des pluies. Ces dernières peuvent donc éliminer par lavage (LAVA) une certaine proportion des UD.

Ce coefficient de lavage (LAVA) est très difficile à apprécier car il dépend à la fois de l'intensité et de la durée de la pluie. En outre dans le cas de pluie longue ou intense les fructifications peuvent être épuisées et ce coefficient doit aussi traduire cet épuisement.

Pour *Ascochyta chrysanthemi* parasite qui suit les mêmes règles de dissémination, par la pluie, que *Septoria nodorum*, Mac COY (1972) a proposé un coefficient de lavage dérivé de celui établi par WAGGONER et coll. (1959) pour *Alternaria solani*.

Ce coefficient englobe la surface saine soit LAIF – LAIFM, exprimée en cm², l'intensité de la pluie (IPLUI) en mm et la durée de la pluie (DPLUI) en minutes. Nous l'avons transformé afin d'obtenir la proportion d'unité de dissémination susceptibles de rester sur les limbes sains après une pluie.

La formule donnant LAVA est :

$$LAVA = IPLUI / ((LAIF_{(J)} \cdot 10^{-4} - LAIFM_{(J)} \cdot 10^{-4}) + IPLUI) \times DPLUI / 60 \quad (8)$$

Cette formule regroupe des unités hétérogènes. Des contrôles faits en champ ont permis de vérifier que ce coefficient permet en cas de pluies intenses ou longues de traduire l'absence d'UD du fait de l'épuisement des fructifications. Cette formule peut donner à LAVA des valeurs négatives ; celles-ci sont assimilées à la valeur zéro.

Le nombre d'unités de dissémination susceptible de reproduire la maladie (UDIN) car restant sur des limbes sains est égale à

$$UDIN = UD \times (1 - LAVA) \quad (9)$$

Cette dernière formule ainsi que celle donnant les UD permettent le passage du compartiment dissémination au compartiment contamination.

2 – Événements constituant le deuxième compartiment : la contamination

Pour le *Septoria nodorum*, les mêmes facteurs climatiques sont requis pour la germination des spores et la pénétration dans la plante des filaments germinatifs. Ces deux événements ne sont possibles que si de l'eau liquide ou une humidité relative élevée, supérieure ou égale à 98 p. cent, persistent pendant au moins 10 heures soit 600 minutes. Cette condition étant le plus souvent remplie pendant les périodes nocturnes que diurnes la période de temps que nous avons retenue pour la simulation est de 720 minutes soit 12 heures, le jour étant divisé en deux périodes, l'une nocturne de 20 h à 8 h, l'autre diurne de 8 h à 20 h.

Les données climatiques utilisées sont celles enregistrées par un poste météorologique classique. Nous avons considéré que cette humidité de 98 p. cent était obtenue au niveau de la couche limite des feuilles de blé lorsque au poste météorologique on relevait une humidité relative de 85 p. cent (HR₂) sans ensoleillement (ENS) pendant la même période.

$$\text{DHR} = \text{HR}_2 - \text{ENS exprimé en minutes.}$$

La contamination est réalisée après 600 minutes (10 heures).

– 3^e condition $\text{DHR} \geq 600$

Afin de ne pas faire de coupures artificielles entre deux périodes consécutives (t_n et t_{n+1}) le calcul de DHR est effectué d'une part sur la période considérée et d'autre part, si nécessaire, par cumul avec la période suivante.

Si $\text{DHR} < 600$, la contamination n'est pas possible et dans ce cas pour chaque période défavorable le nombre UDIN diminue. En effet, pour des pycniospores non incluses dans le cirrhe le taux de germination devient très faible après cinq jours. (FOURNET, 1969). Après une dissémination si $\text{DHR} < 600$ le nombre d'UDIN est diminué de 20 p. cent.

Cette correction réduit à 10 p. cent le nombre d'UDIN après cinq jours consécutifs de conditions d'humidité défavorables.

La quantité UDII (K) d'unités de disséminations susceptibles de provoquer des contaminations à la date K est donc :

$$\text{UDII (K)} = \sum_{\{I < d(J) \leq K\}} \text{UDIN (J)} \times 0.8^{(K-d(J))} \quad (10)$$

où I est la date de la dernière contamination et d (J) la date de la J^e pluie.

La température est aussi un facteur limitant, la germination n'est possible que entre 5° et 30°.

– 4^e condition : $5^\circ \leq T \leq 30^\circ$

Après contamination de tissus sains il apparaît des symptômes. L'ensemble de ces symptômes avec leur évolution permet de connaître la surface malade totale (LAIFM) et donc de suivre la progression de la maladie.

3 – Données constituant les troisième et quatrième compartiments : l'incubation et la sporulation.

Septoria nodorum ne sporule que sur tissus tués, c'est-à-dire sur les symptômes. L'évolution de la surface malade fructifiée (SMF) est donc fonction de l'évolution de la surface malade (LAIFM). Ces deux paramètres ont des progressions homothétiques l'un par rapport à l'autre ; les différents facteurs climatiques ayant les mêmes effets tant au niveau de l'incubation que de la sporulation.

a) L'incubation et la sporulation :

Les symptômes de septoriose ne sont aisément reconnaissables qu'à partir d'une certaine dimension et nous avons retenu que l'incubation se terminait lorsque après contamination les symptômes qui apparaissent correspondent à des nécroses de 1 mm de diamètre ; nous avons assimilé les symptômes foliaires à des ronds.

SCHEARER et ZADOKS (1972) ainsi que nous mêmes (RAPILLY et SKAJENNIKOFF, 1974) ont constaté que en conditions d'humidité relative élevée, le délai nécessaire à l'accomplissement d'une génération (LPG) c'est-à-dire la période de latence est proportionnel à l'inverse de la température moyenne. Cette relation hyperbolique est à corriger pour tenir compte des périodes d'humidité défavorables. Nous avons retenu la formulation proposée par SCHEARER et ZADOKS en l'adaptant à notre période de temps de 720 minutes, où LPG, période de latence, est exprimée en jours.

$$\text{LPG} = \text{DEL}_2/T + (\text{Log } (1 - \text{DDHR}/720)/ - 0,121) \quad (11)$$
$$\text{DDHR} = 720 - \text{DHR}$$

Le coefficient DEL_2 est une caractéristique de la variété. Pour des variétés sensibles ZADOKS donne à DEL_2 la valeur de 135 ; nous avons retrouvé la même valeur pour la variété Etoile de Choisy. Par contre DEL_2 est égal à 151 pour la variété Carala.

T correspond à la température moyenne, exprimée en degrés centigrade observée pendant chaque période de 720 minutes.

La fraction de temps de latence (FLPG) effectuée à chaque date est égale à

$$\text{FLPG} = (1/\text{LPG}) \times 0,5 \quad (12)$$

La sporulation après contamination est constatée lorsque la somme des fractions de la période de latence qui correspond à chaque période est égale à 1.

$$\Sigma \text{FLPG} = 1$$

Le délai nécessaire à l'apparition de symptômes caractéristiques (LPI) correspond à la différence de temps nécessaire à la LPG moins le délai requis pour la sporulation du *Septoria* sur tissus tués.

Des expérimentations réalisées sur limbe, autoclavé, de la variété Etoile de Choisy et ensemencé avec une suspension de pycnidiospores (tableau 3) permettant d'établir une relation entre la température moyenne et le nombre de jours nécessaires à la formation des pycnides sur tissus tués.

Tableau 3

Délais en jours ou fractions décimales de jours nécessaires à l'apparition des cirrhes sur tissus tués disposés en chambre humide à diverses températures

température moyenne	4	6	12	16	18	22
nombre de jours	17,5	13	5,5	4	3,5	3

La fonction $y_2 = B/T$ permet à partir de la température de connaître le délai nécessaire à la fructification ; B est égal à 66.

$$y_2 = 66/T \quad (13)$$

Le même facteur de correction signalé pour la LPG en ce qui concerne l'humidité relative intervient aussi pour le calcul de la LPI.

$$LPI = LPG - y_2 \quad \text{avec} \quad DEL_1 = DEL_2 - 66$$

$$LPI = DEL_1/T + (\text{Log}(1 - DDHR/720) - 0,121) \quad (14)$$

$$DDHR = 720 - DHR.$$

La fraction de temps d'incubation accomplie à chaque date est égale à

$$FLPI = (1/LPI) \times 0,5$$

et lorsque $\Sigma FLPI = 1$ il y a apparition des symptômes. Toutefois la température doit être comprise entre 4° et 25°.

— 5^e condition $4 \leq T \leq 25$

Les symptômes qui apparaissent sont assimilés à des cercles de 0,05 cm de rayon.

b) Progression des symptômes et de la surface fructifiée :

Comme pour la LPI et la LPG il existe entre la progression des symptômes (PROS) et la progression de la surface fructifiée (PROF) une relation d'homothétie, les mêmes facteurs climatiques ayant des effets identiques (RAPILLY et SKAJENNIKOFF, 1974).

La progression des symptômes (PROS) intervient au niveau de la lecture de la maladie donc dans l'appréciation de la surface malade des limbres (LAIFM).

La progression de la surface fructifiée (PROF) intervient au niveau de la quantité d'UDIN produite donc du développement de l'épidémie.

Ces deux évolutions, décalées dans le temps, ne sont possibles que si l'humidité relative est proche de la saturation (supérieure à égale à 98 p.cent). La vitesse d'avancement tant des symptômes que de la surface sporulée est fonction de la température (tableau 4).

La représentation graphique de ces données se traduit par une courbe asymétrique comme toutes les représentations de croissance mycélienne en fonction de la température.

Pour tenir compte de cette asymétrie SCHRÖDTER (1965) propose la transformation suivante

$$y_3 = \sin^2 f(x) \quad (14)$$

Tableau 4

Progression exprimée en mm par 24 heures des symptômes de Septoriose sur limbe d'Etoile de Choisy en fonction de la température (humidité relative à la saturation).

Température	4	10	14	16	18	20	25	26	30
Progression en mm/24 heures	0,01	0,4	0,65	0,8	1	1,3	0,54	0,4	0,01

x correspond pour une température donnée (T) à la proportion que représente cette température par rapport à l'intervalle qui sépare les températures extrêmes qui autorisent la croissance, soit $T_1 = 4$ pour le minimum et $T_2 = 30$ pour le maximum.

$$x = (T - T_1) / (T_2 - T_1) \times 100 \quad (15)$$

y représentant le pourcentage de développement obtenu à chaque température par rapport au maximum de croissance qui dans ce cas est de 1,3 mm à 20°. (P max.)

Pour f(x) SCHRODTER donne la formule suivante :

$$f(x) = 1,28 x - 0,0076 x^2 + 0,0001266 x^3. \quad (16)$$

Cette transformation a été retenue dans notre essai de simulation de la Septoriose. Jusqu'à la température de 20° la correspondance entre les résultats théoriques et les données expérimentales est très élevée. Au delà de 20° cette correspondance est moins bonne. Toutefois, pendant la période de temps pendant laquelle est effectuée la simulation, la température moyenne dépasse rarement 20°.

La progression tant des symptômes (PROS) que de la surface fructifiée n'est possible que si l'humidité relative est élevée ; il est donc nécessaire de tenir compte de cette dernière.

$$\text{PROS} = P \text{ max} * y_3 * (\text{DHR}/720) * 0,5 \quad (17)$$

Rappelons que ces progressions ne sont possibles que pour des températures comprises entre 4 et 30°.

— 6° condition $4 \leq T \leq 30$

PROF, c'est-à-dire la progression de la surface fructifiée est donnée par la même formule que PROS mais par rapport à ce premier il est décalé dans le temps.

D – MODELE DU DEVELOPPEMENT DE LA SURFACE MALADE ET DE LA SURFACE FRUCTIFIEE.

Dans cette partie, afin de simplifier, on ne prendra en compte que l'existence de la surface malade fructifiée, l'apparition des symptômes suivant exactement les mêmes lois que l'apparition des surfaces fructifiées excepté le fait qu'elle lui soit antérieure.

I – Les processus qui engendrent la Septoriose.

1 – Pluie et dissémination.

On choisit un instant zéro de façon arbitraire et on considère le temps soit comme un espace discret (N) où le pas a été choisi de douze heures pour les raisons citées au § C.II.2., soit comme un espace continu R_+ . La première série d'événements intervenant dans le développement de la maladie est le processus ponctuel des dates de pluies J à valeurs dans N . On ne fait aucune hypothèse sur J . A chaque point j_i de la réalisation du processus est associée une marque dans R_+^2 définie par le couple (h_i, d_i) , où h_i , notée HPLUI, est la hauteur de la i^e pluie après l'instant 0 et intervenant au jour j_i , et d_i est sa durée. D'autre part, on peut considérer la dissémination des spores comme un processus en agrégat, où J serait le processus primaire et où le processus secondaire N serait constitué par la distribution sur la surface totale de végétation fonctionnelle LAI, considérée comme une partie de R^2 , des "unités de dissémination infectieuses" assimilées à des points. Le processus N_i associé au point j_i de J est supposé être de Poisson et homogène, avec pour densité de son intensité v_i . En supposant que les quantités de pluie se répartissent sur la LAI selon un processus de Poisson, et que les éclaboussures qui rejailissent alors retombent également selon un processus de Poisson homogène et d'intensité proportionnelle à l'intensité de la pluie, en faisant en outre l'hypothèse que les diverses causes de disparition de gouttes, d'éclaboussures ou d'unités de dissémination sont des effacements aléatoires, on peut donner à v_i la valeur.

$$v_i = \alpha_i \frac{h_i}{d_i} \pi_i \quad (18)$$

où π_i est la probabilité qu'une goutte de pluie, assimilée à un point d'une réalisation d'un Poisson, tombe sur la surface fructifiée à la date j_i dont les fructifications ne sont pas épuisées.

$\frac{h_i}{d_i}$ est l'intensité de la i^e pluie

α_i est un coefficient qui inclut les diverses causes de pertes (chute au sol, lavage, etc.).

A partir de ce qui est développé en (C.II.1), et avec les mêmes notations :

$$\alpha_i \frac{h_i}{d_i} = FA \times (1 - Rg/100) \times (1 - LAVA) \times 0.36$$

toutes les quantités ayant évidemment leurs valeurs à la date j_i .

2 – Contamination, humidité relative, et ensoleillement.

Les dates de germination et contamination ne correspondent pas aux dates de pluies ; il convient donc d'envisager un second processus, K , dans N , qui soit celui des dates de contamination. Nous ne ferons pas non plus d'hypothèses ni sur K , ni sur la relation entre J et K . Notons seulement que K est engendré par la durée d'humidité relative, modifiée le cas échéant par l'ensoleillement. Soit $HR_2(t)$ cette humidité. On obtient un point k_j de K chaque fois que $HR_2(t)$ demeure au-dessus d'un niveau h ($= 85\%$) pendant un intervalle de temps au moins égal à θ ($= 10$ heures) sans ensoleillement. On voit donc que la loi de K n'est pas simple, même si l'on fait des hypothèses assez fortes sur HR_2 (et a fortiori si on se donne un modèle réaliste de HR_2).

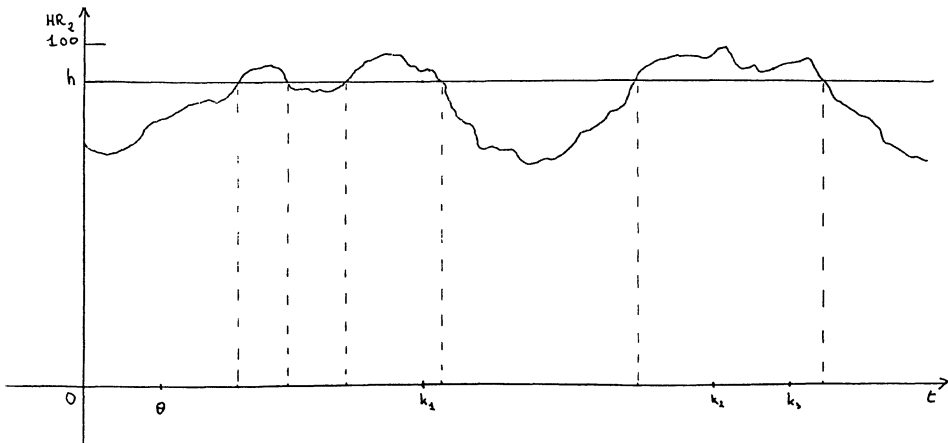


Fig. 2 : Génération du processus K

On peut alors considérer de nouveau un processus en agrégat, le processus de contamination, où K est le processus primaire et M_i , le processus de répartition sur LAI des points de la contamination ayant lieu à la date k_i , est le processus secondaire. On suppose de nouveau que M_i est un processus de Poisson homogène dont la densité de l'intensité μ_i est donnée par

$$\mu_i = \sum_{\{j: k_{i-1} < j_j \leq k_i\}} v_j \beta^{(k_i - j_j)} \quad (19)$$

ce qui traduit la mortalité de taux $(1 - \beta)$ ($= 20\%$) des spores par période de douze heures, considérée comme un effacement aléatoire des points du processus.

3 – Période de latence, apparition et croissance des surfaces fructifiées.

Il convient de définir ensuite un troisième processus L sur N : celui des dates d'apparition des nouvelles tâches fructifiées sous forme de cercles (que nous appellerons par la suite zones fructifiées). L est directement lié à K et le i^e point ℓ_i de L est défini à partir de k_i par

$$\ell_i = \{\inf \tau ; \tau \in N, \sum_{j=k_i}^{\tau} f(\overline{T_j}, \overline{HR_{2j}}) \geq 1\} \quad (20)$$

où $\overline{T}_j$ est la température moyenne à la date j et HR_{2j} l'humidité relative à la même date ; f est obtenue en combinant (11) et (12).

L'intervalle $l_i - k_i$ correspond donc à la période de latence.

Enfin, la croissance des zones fructifiées est supposée indépendante de leur nombre et de la présence des symptômes provenant des autres dates de contamination.

Si $r_{i,j}$ est le rayon des zones fructifiées issues du i^e processus de contamination à la j^e période de douze heures, on a

$$r_{i,j} = r_{i,j-1} + g(\overline{T}_j, \overline{HR}_{2j}) \quad (21)$$

g est définie par (15), (16) et (17).

Ces diverses considérations nous permettent de donner la représentation suivante du développement de la surface fructifiée.

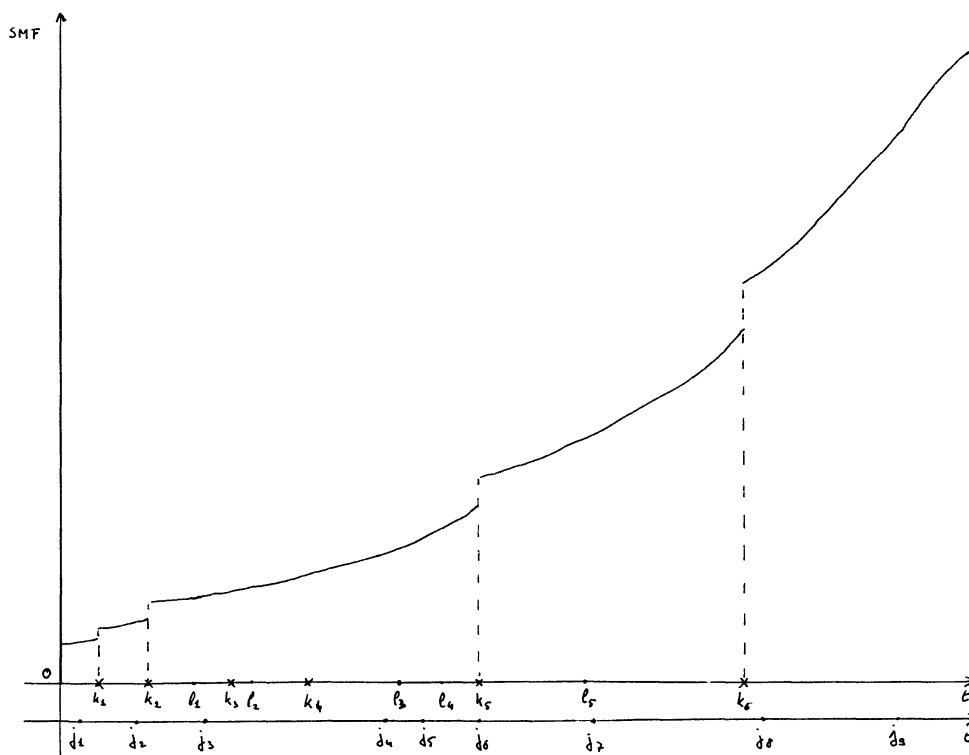


Fig. 3 : Evolution de la Septoriose

II – Evaluation de la surface malade fructifiée.

A la vue du schéma ci-dessus il est clair qu'un élément important nous manque, à savoir l'estimation à chaque instant de la surface malade fructifiée. Avant de tenter de résoudre ce problème, il convient de rappeler quelques résultats classiques relatifs aux problèmes de recouvrement d'une surface par des cercles.

1 — *Distribution de la surface recouverte par des cercles dont les centres ont une distribution de Poisson dans $\mathbf{R}^2$*

Le théorème de Robbins indique que les divers moments de l'aire d'une partie S d'une surface F sont donnés par la formule

$$\int_{\mathbf{R}} \lambda^m(S) dP(\lambda(S)) = \int_{F^m} P\{x_1 \in S, \dots, x_m \in S\} (dx_1) \dots (dx_m) \\ x_1, \dots, x_m \in F \quad (22)$$

où λ est la mesure de Lebesgue dans $\mathbf{R}^2$. On en déduit alors facilement que la surface S couverte par des cercles de rayon r , dont les centres sont distribués sur la partie F de $\mathbf{R}^2$ selon un processus N de Poisson homogène de densité de l'intensité μ a une aire dont l'espérance est donnée par

$$E(\lambda(S)) = \lambda(F) (1 - \exp(-\mu \pi r^2)) \quad (23)$$

et qui ne dépend de F que par son aire.

En effet, conditionnellement au fait qu'il y ait n points centres de cercles sur F , ces points sont indépendants et équidistribués et

$$P\{x \in S/N(F) = n\} = 1 - \left(1 - \frac{\pi r^2}{\lambda(F)}\right)^n$$

En sommant sur tous les événements $N(F) = n$, et en appliquant la formule de Robbins, on trouve l'expression de l'espérance donnée ci-dessus.

Le calcul des moments d'ordre supérieur de $\lambda(S)$ est plus délicat. En effet, faisant intervenir des n -tuples de points appartenant à F , ils dépendent de la forme de F . On peut, à titre d'exemple, calculer la variance de $\lambda(S)$ en assimilant une feuille F à un rectangle de dimensions L et ℓ .

En suivant Kendall et Moran (1963), et en adaptant les calculs au cas du rectangle, on trouve que

$$E(\lambda^2(S^c)) = \lambda^2(F) \int_0^{\sqrt{\ell^2 + L^2}} \exp(\mu \lambda(F)(v(s) - 1)) \varphi(s) ds$$

où S^c est le complémentaire de S

$$\text{où} \quad v(s) = 1 - \frac{2\pi r^2 - \Omega(s)}{\lambda(F)}$$

et où $\Omega(s)$ est l'aire commune de deux cercles de rayon r et dont les centres sont distants de s . Enfin, $\varphi(s)$ est la densité de la distribution de la distance s séparant deux points de F .

D'une façon plus simple, cela donne

$$E(\lambda^2(S^c)) = \lambda^2(F) \int_0^{\sqrt{\ell^2 + L^2}} \exp(\mu(\Omega(s) - \pi r^2)) \varphi(s) ds$$

Soit

$$E(\lambda^2(S^c)) = [E(\lambda(S^c))]^2 \int_0^{\sqrt{\ell^2 + L^2}} \exp(\mu \Omega(s)) \varphi(s) ds$$

d'où

$$\text{var}(\lambda(S^c)) = \text{var}(\lambda(S)) = [E(\lambda(S^c))]^2 \int_0^{\sqrt{\ell^2 + L^2}} [\exp(\mu \Omega(s)) - 1] \varphi(s) ds \quad (24)$$

Exception faite de la borne supérieure de l'intervalle d'intégration, cette formule est valable pour tout domaine F. Dans le cas où F est le rectangle défini plus haut, nous avons

$$\Omega(s) = 2r^2 \left(\text{Arc cos } \frac{s}{2r} - \frac{s}{2r^2} \sqrt{r^2 - \frac{s^2}{4}} \right) \quad \text{si } s < 2r$$

$$\Omega(s) = 0 \quad \text{si } s \geq 2r$$

$$\varphi(s) = \frac{2r}{L^2 \ell^2} \left[\frac{\pi}{2} L \ell - r(L + \ell) + \frac{r^2}{2} \right] \quad \text{si } r^2 < \ell^2$$

$$\varphi(s) = \frac{4r}{L^2 \ell^2} \left[L \ell \text{Arc sin } \frac{\ell}{r} - \frac{\ell^2}{2} + L(\sqrt{r^2 - \ell^2} - r) \right] \quad \text{si } \ell^2 \leq r^2 < L^2$$

$$\begin{aligned} \varphi(s) = \frac{4r}{L^2 \ell^2} \left[L \ell \text{Arc sin } \frac{\ell}{r} - \text{Arc cos } \frac{L}{r} - \ell(\ell - \sqrt{r^2 - L^2}) \right. \\ \left. + L(L - \sqrt{r^2 - \ell^2}) + \frac{1}{2}(L^2 - \ell^2 - r^2) \right] \quad \text{si } r^2 \geq L^2 \end{aligned}$$

On peut obtenir, par calcul numérique, la valeur de la variance de l'aire couverte par des cercles de rayon r dont les centres sont distribués selon un processus de Poisson homogène sur un rectangle plan de dimensions L et ℓ . Cela correspond, dans notre modèle, à la variance de $\lambda(S)$ pour un seul processus de contamination.

Nous avons donc à notre disposition les deux premiers moments de $\lambda(S)$. Il ne semble pas raisonnable de chercher à calculer les moments d'ordre supérieur. En effet, le moment d'ordre 3 ferait déjà intervenir les distributions des distances respectives de trois points quelconques de F.

2 - Evaluation de la surface fructifiée.

Le choix du modèle du processus de contamination nous permet d'envisager un modèle de développement de la surface fructifiée relevant des méthodes précédentes. Ainsi, on tient compte en particulier des recouvrements de zones fructifiées soit apparues à la même date, soit à des dates différentes.

En effet, prenons le cas de deux processus de contamination successifs N_1 et N_2 de densités de l'intensité respectives μ_1 et μ_2 , où μ_1 serait une condition initiale donnée et où N_2 serait du aux surfaces fructifiées provenant de N_1 .

μ_1 et μ_2 étant connus, on obtient alors simplement l'espérance de la surface fructifiée après apparition des zones fructifiées de N_2 par

$$E \lambda (S) = \lambda (F) [1 - \exp (- \mu_1 s_1 - \mu_2 s_2)]$$

or μ_2 est donné par

$$\mu_2 = \sum_{\{j : k_1 < j_j < k_2\}} \alpha_j \frac{h_j}{d_j} \beta^{(k_2 - j_j)} \pi_j$$

avec les notations qui ont été définies en (D.I.1). Les π_j se calculent aisément. En effet, d'après la formule de Robbins

$$E [\lambda (S_j) - \lambda (S_{j-3})] = \int_F \pi_j d \lambda (x)$$

Donc, à cause de l'homogénéité de π_j

$$\pi_j = \frac{E [\lambda (S_j)]}{\lambda (F)} - \frac{E [\lambda (S_{j-3})]}{\lambda (F)}$$

Nous sommes donc capables d'évaluer à chaque instant l'espérance de la surface fructifiée. C'est l'estimateur que nous choisirons. Il n'est pas très bon, et dû à notre ignorance de la distribution de l'aire $\lambda (S)$. De même que, pour p processus de contamination successifs de densités respectives $\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_p$ et dont les aires des zones fructifiées sont respectivement $s_1, s_2, \dots, s_p$, l'espérance de l'aire de la surface fructifiée sur F est :

$$E [\lambda (S)] = \lambda (F) \left[1 - \exp \left(- \sum_{i=1}^p \mu_i s_i \right) \right]$$

On calcule facilement la variance de $\lambda (S)$ sur le même domaine et pour le même état de la maladie,

$$\text{var} [\lambda (S)] = E [\lambda (S^c)]^2 \int_0^{\sqrt{r^2 + L^2}} \left[\exp \left(\sum_{i=1}^p \mu_i \Omega_i (s) \right) - 1 \right] \phi (s) ds$$

où $\Omega_i (s)$ est la surface commune de deux cercles issus de M_i et dont les centres sont distants de s .

III – Les limites du modèle.

Nous venons de mettre en évidence un des défauts du modèle, à savoir la grande imprécision de l'estimation de la surface malade fructifiée. Etant donné l'importance de la "mémoire" du phénomène, il est clair que cette imprécision est croissante avec le temps. A ce défaut, s'ajoute celui engendré par le fait que l'espace sur lequel se développe la septoriose, à savoir la surface végétale fonctionnelle, n'est pas fixe, mais subit au contraire une grande variation au cours du temps, engendrée d'abord par la croissance de la plante puis par la mort des tissus les plus anciens, c'est-à-dire les feuilles attachées au pied de la tige. Pour prendre en compte ce phénomène, on a divisé la surface foliaire (LAIF) de la plante en plusieurs étages de hauteurs, la surface fonctionnelle étant alors considérée comme la réunion de divers boréliens disjoints de R^2 , c'est-à-dire ces divers étages de surface foliaire plus un borélien représentant la surface fonctionnelle tige plus épi. Pour des raisons qui ont été exposées p. 34, on néglige ce qui se passe sur cette dernière partie.

Ceci posé, il reste à examiner l'évolution des densités des intensités v (resp. μ) des processus de dissémination (resp. de contamination) en fonction de l'évolution de la surface foliaire. Nous nous contenterons d'examiner ce qui se passe sur un seul étage de végétation que nous noterons LAIF.

En cas de mort d'une partie des tissus formant LAIF, il n'y a aucun problème, la restriction d'un processus de Poisson à une partie borélienne d'un borélien étant un processus de Poisson de même intensité. Le processus M de densité μ sur LAIF, se transforme donc en un processus M' sur LAIF' de même densité μ que M . Seule diffère la mesure du support :

$$\lambda(\text{LAIF}') < \lambda(\text{LAIF}).$$

Le cas de la croissance de LAIF est lui plus délicat. En effet, il s'agit de savoir comme évoluent les points de la réalisation du processus sur un tissu qui croît. On peut envisager deux situations extrêmes. D'une part, on peut supposer que la croissance se fait par adjonction de tissu jeune, les points de contamination restant liés au tissu ancien sans aucune modification. Le processus M de densité μ sur LAIF se transforme alors en un processus M' sur LAIF', $\text{LAIF}' = \text{LAIF} + L$ de densité μ sur LAIF et 0 sur L . Une autre hypothèse consiste à considérer que le tissu croît par extension du tissu ancien, les points de la réalisation se déplaçant de façon à former encore une réalisation d'un processus de Poisson M' mais dont la densité de l'intensité

serait $\mu' = \mu \frac{\lambda(\text{LAIF})}{\lambda(\text{LAIF}')}.$ Il est clair que l'évolution naturelle est un compromis

entre ces deux points de vue, mais il est impossible de quantifier ce compromis. De ces deux solutions, c'est la seconde que nous choisirons, bien qu'elle soit peut-être moins proche de la réalité que la première. Notre choix est guidé par deux raisons : la première est que la mise en oeuvre pratique des calculs, en particulier au niveau de la programmation du modèle est plus simple, la seconde est que cela nous permet de considérer les processus de contamination comme poissonniens homogènes alors que ce ne serait pas le cas si l'on appliquait la première solution aux processus de dissémination.

Nous voyons donc que, pour deux raisons au moins, les évaluations de la surface malade fructifiée sont grossières. A cela il faut ajouter la remarque suivante : nous avons vu que le développement de la *septoriose* dépendait à la fois d'un certain nombre de processus climatiques mais aussi du processus de croissance de la plante par l'intermédiaire de la surface foliaire. Or, nous n'avons fait aucune hypothèse sur les lois de ces divers processus, pour la raison que le modèle programmé est destiné pour le moment à fonctionner à l'aide de données réelles. Dans le cas des processus climatiques, cela ne semble pas très gênant. D'une part ces processus sont en partie la cause des autres, mais absolument pas influencés par eux. D'autre part un modèle de climat, pour être réaliste, serait nécessairement compliqué, nous l'avons vu en décrivant la génération du processus K , et sa construction dépasse largement le cadre de ce travail. Par contre il semble peu logique de travailler sur des surfaces foliaires données. En effet, d'une part les données climatiques influent sur la croissance de la plante, d'autre part, il faudrait envisager l'interaction entre la croissance de la plante et le développement de la maladie. Travailler à la croissance de blé donnée revient à considérer que le développement de la plante est indépendant et du climat et du développement du parasite.

Notons d'autre part que toutes les relations incluses dans le modèle ont pu être vérifiées expérimentalement et que l'ajustement du modèle aux données s'est toujours révélé satisfaisant. Seule une vérification expérimentale de l'ensemble du modèle est impossible, étant donné que l'on ne sait pas mesurer la surface malade apparue sur le blé.

E – PROGRAMMATION DU MODELE ET RESULTATS.

Tout en étant bien conscient des lacunes du modèle, nous l'avons tout de même utilisé en le mettant sous forme d'un programme écrit en FORTRAN.

Nous avons tenté d'évaluer la variance de la surface fructifiée du dernier étage foliaire. Pour ce faire, nous avons calculé numériquement la variance de l'aire recouverte par des cercles de rayon donné dont les centres sont distribués selon un Poisson homogène sur un rectangle de dimension 30 cm sur 1,5 cm. Cela correspond, pour notre modèle, à la variance de l'aire de la surface occupée par les zones fructifiées issues d'un seul processus de contamination.

Nous résumons ceci dans le tableau suivant :

Tableau 5

Densité cm ⁻²	Rayon en cm	Espérance en cm ²	Variance en cm ⁴	Coeff. de variation
0.6	0.05	0.21	0.011	0.16
0.6	0.9	31	7.7	0.09
1.3	0.05	0.46	0.002	0.10
1.3	0.3	13.84	1.51	0.09
0.002	0.6	0.10	0.061	2.36

Ce tableau traduit le fait suivant : pour des intensités de l'ordre de celles des processus de contamination, qui varient en général entre 0.6 et 1.3 aussi bien pour de petits rayons (0.05 cm) que pour de grands rayons (0.9 cm), l'erreur commise en assimilant à son espérance la surface couverte par les cercles engendrés par le processus est acceptable. Par contre pour des intensités faibles, obtenues par "dilution" du processus sur une surface foliaire ayant grandi, et des rayons importants, en fin de simulation, l'erreur commise est assez importante. Ceci est d'ailleurs bien en accord avec l'intuition : pour peu de points répartis au hasard, mais étant associés à des cercles de grand rayon, les valeurs prises par les surfaces couvertes par ces cercles ont une grande variabilité.

D'autre part, ces processus très "dilués" ne contribuent que peu à la construction de la surface fructifiée, on peut espérer que l'erreur ainsi commise a peu d'importance dans le résultat final. Pour quantifier ceci, nous avons calculé numériquement, grâce à la formulation de (D.II.2), l'espérance et la variance de l'aire d'une feuille du haut de la plante couverte par des cercles

ayant les caractéristiques des zones fructifiées issues des différents processus de contamination s'étant réalisés sur le dernier étage foliaire, une feuille étant toujours représentée par un rectangle de 30 cm sur 1,5 cm, donc d'aire 45 cm².

Si l'on consulte les tableaux 6 et 7, on constate que les zones fructifiées qui, à la date 170, se sont développées sur le dernier étage foliaire sont issues des processus de contamination M_4 à M_{15} inclus. Le programme donne, sur option, les rayons des zones fructifiées et la densité des centres pour chacun des 12 processus. Il est alors possible de mettre en oeuvre les calculs aboutissant aux résultats suivants :

Espérance : 14.13 cm²
Variance : 0.26 cm⁴
Coefficient de variation : 0.036

Tableau 6
Réalisation du processus J en 1972

Rang	Date	Rang	Date	Rang	Date
1	9	15	72	29	106
2	10	16	73	30	108
3	12	17	78	31	112
4	13	18	80	32	115
5	18	19	81	33	126
6	23	20	85	34	131
7	24	21	89	35	132
8	28	22	91	36	136
9	29	23	93	37	137
10	38	24	94	38	141
11	41	25	95	39	143
12	55	26	101	40	147
13	61	27	103	41	154
14	71	28	105	42	155

Tableau 6'
Réalisation du processus J en 1973

Rang	Date	Rang	Date
1	6	10	58
2	16	11	60
3	25	12	68
4	37	13	73
5	39	14	75
6	40	15	103
7	41	16	105
8	45	17	107
9	55	18	162

Tableau 7
Réalisation de K et L en 1972 (? signifie que la réalisation est ultérieure à L de la simulation).

Rang	Réal. K	Réal. L	Rang	Réal. K	Réal. L
1	14	76	13	108	156
2	24	84	14	113	166
3	30	90	15	118	170
4	56	105	16	126	?
5	62	110	17	131	?
6	72	126	18	132	?
7	74	128	19	138	?
8	82	136	20	141	?
9	87	141	21	144	?
10	94	144	22	148	?
11	96	146	23	155	?
12	106	154			

Tableau 7'
Réalisation de K et L en 1973

Rang	K	L	Rang	K	L
1	25	101	7	74	127
2	38	110	8	76	128
3	44	116	9	104	148
4	56	120	10	106	152
5	58	121	11	108	156
6	63	123	12	164	?

Malgré toutes les approximations qui sont à la base de ce calcul, nous sommes en droit de penser qu'il donne une indication sur le niveau de correction de l'évaluation de la surface malade fructifiée. Ce niveau est acceptable d'après les résultats ci-dessus.

De même, on peut effectuer les mêmes calculs à partir des données climatiques de 1973.

On a alors le tableau suivant, concernant la surface malade fructifiée de la dernière tranche de hauteur à la date 170.

Espérance : 3.6 cm²
Variance : 0.011 cm⁴
Coefficient de variation : 0.03

On a ensuite pu étudier la réponse du modèle à différentes situations, en particulier sur deux séries climatiques correspondant l'une à une année d'important développement de la septoriose, l'autre à une année de faible développement. D'autre part, on a étudié la réponse du modèle, avec la

même série climatique, pour différentes variétés de blé. Les résultats sont présentés dans les différents graphiques et tableaux ci-dessous. Les calculs portent sur une période de 170 instants, soit 85 journées.

Les conditions initiales choisies sont une surface malade de 15 cm² et une surface fructifiée de 2,5 cm² uniformément réparties sur la première tranche de hauteur de végétation. Un des premiers prolongements de cette étude serait l'étude de la stabilité du modèle vis-à-vis des conditions initiales.

Nous présentons ci-dessous les réalisations de J, K et L pour les données climatiques de 1972 et 1973 et les surfaces foliaires relevées sur la variété Etoile de Choisy.

Ces divers tableaux sont résumés sur le graphique suivant :

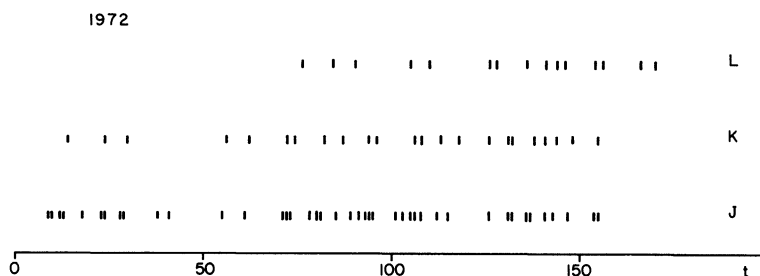


Fig. 4 : Réalisation comparée de J, K, L pour 1972

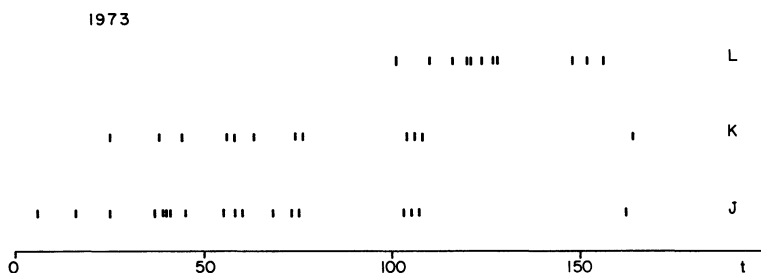


Fig. 4' : Réalisation comparée de J, K, L pour 1973

Ceci permet de "visualiser" plus facilement certaines quantités telles que le nombre de pluies contaminatrices, le nombre de processus de dissémination inclus dans un même processus de contamination, la durée des diverses périodes de latence qui sont autant de facteurs importants du développement de l'épidémie.

On peut finalement tracer sur un graphique l'évolution en fonction du temps de la surface malade fructifiée sur la variété Etoile de Choisy en 1972 et en 1973 telle qu'elle est donnée par le programme (Figure 5)

En prenant les données climatiques de 1972 d'autres simulations ont été réalisées en affectant à la variété Etoile de Choisy des paramètres épidémiologiques relevés sur d'autres variétés ou lignées de blé. Ces paramètres sont consignés dans le tableau 8.

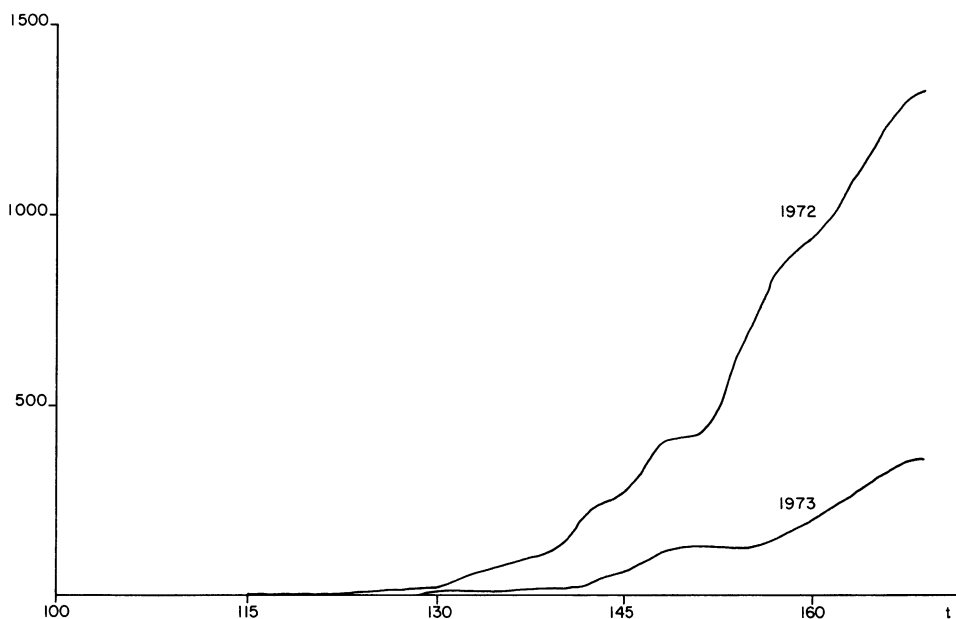


Fig. 5 : Surface Malade Fructifiée : résultat de la Modélisation pour 1972 et 1973 sur Etoile de Choisy

Tableau 8

Valeurs des paramètres épidémiques utilisés lors de simulations d'épidémies de septoriose.

Variétés ou lignées	DEL ₁	DEL ₂	P. max.
Etoile de Choisy	69	135	1,3
Kolibri	76	132	1,9
Carala	90	151	0,68
V.D. 18	89	160	1,08

Les courbes obtenues sont tracées sur la figure 5'

De la période de temps 70 jusqu'à la période 170 nous avons calculé les droites de régressions entre $Y = \text{Log}(x/(1-x))$ (x étant la proportion de surface foliaire malade) et le temps. Les valeurs de la pente (b) et de l'ordonnée à l'origine (c) sont consignées dans le tableau 9. Signalons que les coefficients de corrélation sont tous supérieurs à 0.99.

Le calcul des limites de confiance des valeurs de b indique que ces pentes sont significativement différentes entre elles (seuil de 1 %).

La comparaison entre les variétés Etoile de Choisy et Kolibri semble indiquer qu'une faible augmentation de P. max (vitesse d'avancement des

symptômes et de la surface fructifiée) entraîne une augmentation très rapide de la vitesse de progression de l'épidémie par unité de temps. Une augmentation de la période de latence (paramètre DEL_2) a semble-t-il moins d'effet dans la réduction de la progression de l'épidémie qu'une diminution par deux de la valeur de $P. max$ (comparaison V.D. 18 et Carala).

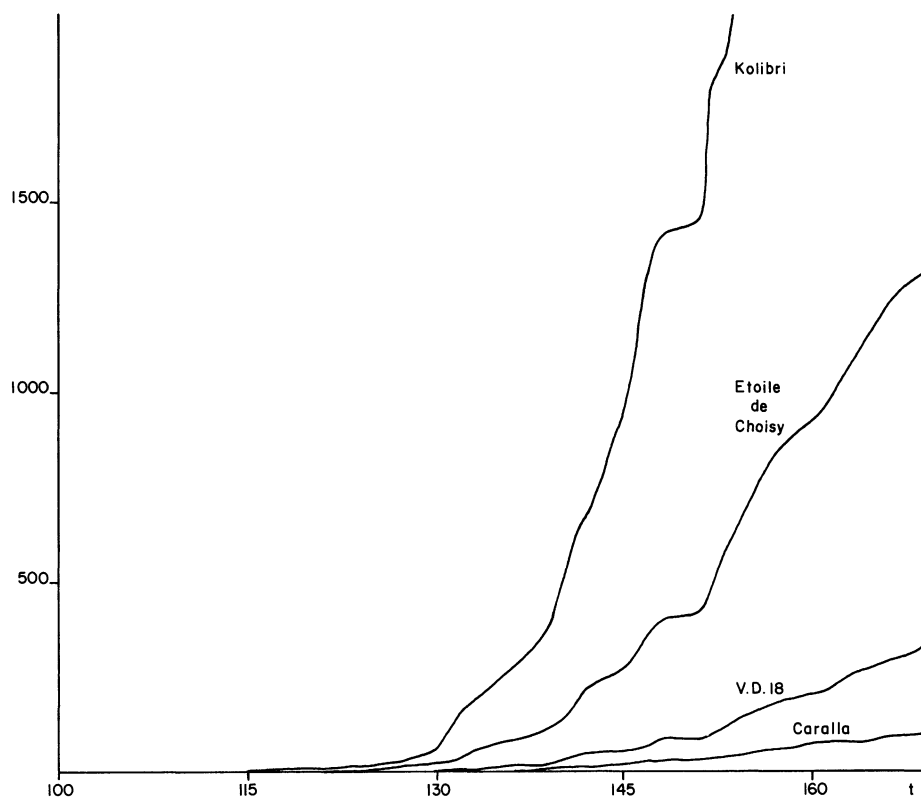


Fig. 5' : Surface Malade : résultat de la modélisation pour 1972 sur Etoile de Choisy, Kolibri, Carala, et V.D. 18.

Tableau 9

Valeurs des paramètres des droites de régression traduisant une épidémie de septoriose pour diverses variétés de blé (données climatiques de 1972).

Variétés ou lignées	pente (b)	ordonnée à l'origine (c)
Etoile Choisy	0,0555	— 7,6622
Kolibri	0,0631	— 8,0631
Carala	0,0338	— 7,8184
V.D. 18	0,0408	— 7,3987

F – CONCLUSION

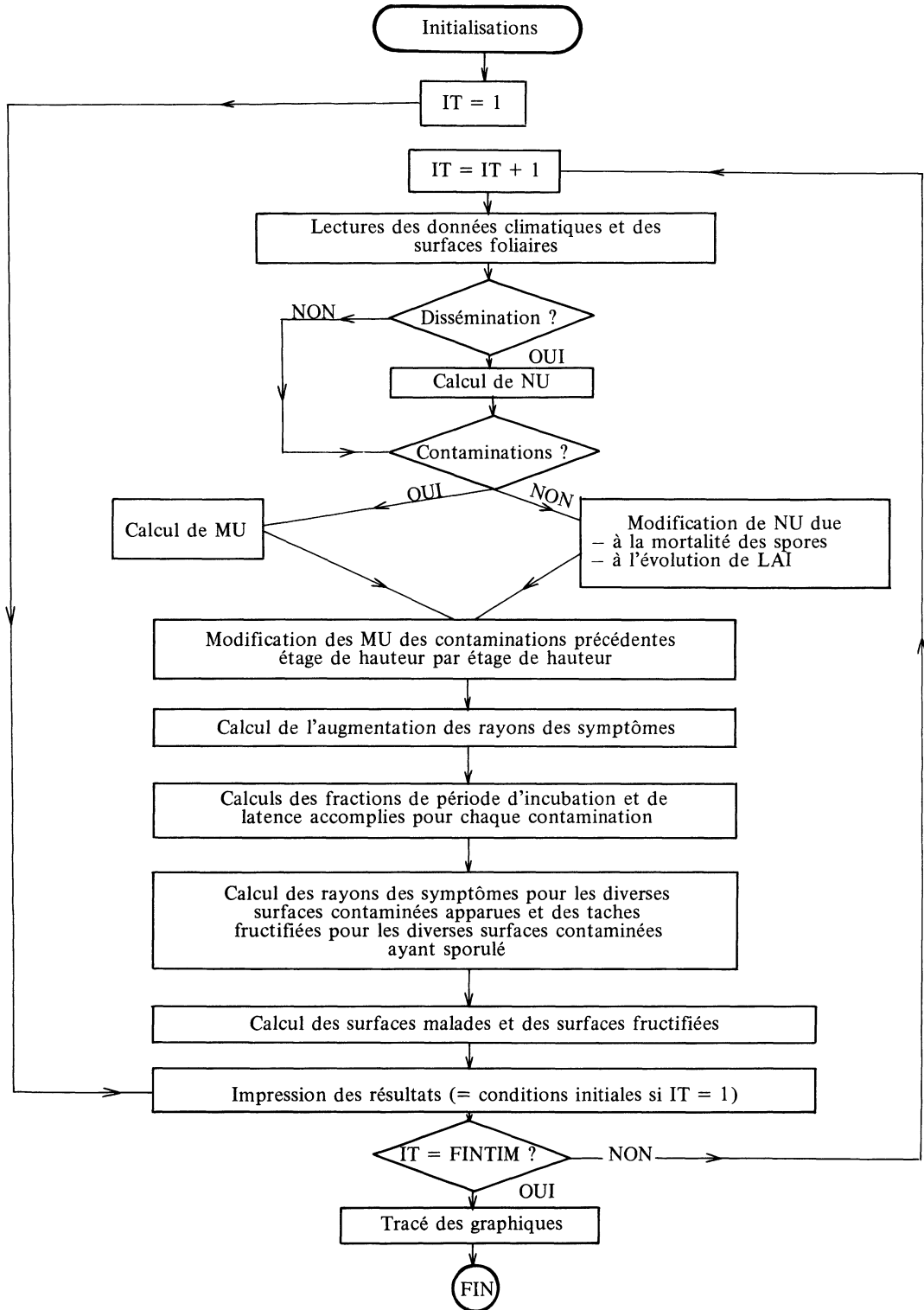
Malgré certaines imprécisions du modèle liées en partie au manque d'information sur la vitesse de croissance d'une feuille de blé, le modèle réalisé doit permettre de rechercher la mise en évidence des paramètres qui freinent le développement d'une épidémie. Cette recherche des paramètres réalisée parallèlement à des études de génétique doit aboutir à la mise en évidence de critères de résistance horizontale au sens où VAN DER PLANCK (1968) puis ROBINSON (1968) l'ont définie.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALDY Ch. M. (1973) – Etude des peuplements de blé tendre, croissance, répartition de la lumière et assimilation nette. *Thèse de Dr. Ing. Univ. Paris Sud* n° ENRSAO 8340.
- BEST A.C. (1950) – The size distribution of raindrops. *Q. Jl. R. met. Soc.* 76 16-36.
- BRONNIMANN A. (1968) – Zur Kenntnis von *Septoria nodorum* Berk. Erreger des spelzenbraune und einer Blattdürre des Weizens. *Phytopathol. Z.* 61 101-146.
- MacCOY R.E. (1971) – Epidemiology of *Chrysanthemum Ascochyta* blight. *Thesis Cornell University*.
- EYAL Z. (1971) – The kinetics of pycnospora liberation in *Septoria tritici*. *Canad. J. Bot.* 49 1093-1099.
- FOURNET J. (1969) – Propriétés et rôles du cirrhe de *Septoria nodorum* Berk. *Ann. Phytopathol.* 1 87-94.
- GREGORY P.H. et coll. (1959) – Experiments on splash dispersal of fungus spores. *J. Gen. Microbiol.* 20 328-354.
- KENDAL M.G. et MORAN P.A.P. (1963) – *Geometrical Probability* Griffin, Londres.
- LEGAY J.M. (1973) – La méthode des modèles, état actuel de la méthode expérimentale. *Informatique et biosphère*. Paris.
- RAPILLY F. et coll. (1975) – Réalisation d'un appareil permettant l'étude au champ de la dispersion des spores par des gouttes d'eau : application à *Kabatiella zae*, *Septoria nodorum* et *Fusarium roseum*. *Ann. Phytopathol.* 7 45-50.
- RAPILLY F. et SKAJENNIFOFF M. (1974) – Etude sur l'inoculum de *Septoria nodorum* Berk., agent de la septoriose du blé. II – Les pycniospores. *Ann. Phytopathol.* 6 71-82.
- ROBINSON R.A. (1968) – The concept of vertical and horizontal resistance as illustrated by bacterial wilt of potatoes. *Phytopathological papers*. 10 C.M.I. Kew.

- SCHEARER B.L. et ZADOKS J.C. (1972) – The latent period of *Septoria nodorum* in wheat I. The effect of temperature and moisture treatments under controlled conditions. *Neth. J. Plant. Pathol.* 78 233-241.
- SCHRÖDTER H. (1965) – Methodisches zur Bearbeitung phytometeoropathologischer Untersuchungen dargestellt am Beispiel der temperaturrelation. *Phytopath. Z.* 53 154-166.
- VAN-DER-PLANCK J.E. (1968) – *Disease resistance in plants*. Academic press. New York London.
- WAGGONER P.E. et HORSFALL J.G. (1969) – Epidem, a simulator of plant disease written for a computer. *Corn. Agri. Exp. Sta. Bull.* 698

Annexe I : Organigramme simplifié du programme



LISTE DES SYMBOLES

CORR	= correction qui introduit d'une part la surface malade et d'autre part la probabilité pour que les symptômes fusionnent.
DEL ₁	= coefficient caractéristique de l'hôte pour la période d'incubation.
DEL ₂	= coefficient caractéristique de l'hôte pour la période de latence.
DHR	= facteur permettant de tenir compte de la durée où l'humidité relative est favorable.
DPLUI	= durée en minutes d'une pluie.
ECLA	= nombre d'éclaboussures issu de la surface fructifiée.
ECLIN	= nombre d'éclaboussures infectieuses.
ENS	= durée d'ensoleillement en minutes pendant que l'humidité relative est supérieure ou égale à 85 p. cent.
FA	= fonction donnant le nombre total d'éclaboussures.
FB	= fonction permettant d'apprécier le nombre de gouttes tombant directement au sol.
FLPG	= fraction du temps de latence correspondant à chaque période de temps.
FLPI	= fraction du temps d'incubation correspondant à chaque période de temps.
HPLUI	= hauteur en millimètres d'une pluie.
HR ₁	= humidité relative supérieure à 98 p. cent.
HR ₂	= durée en minutes où l'humidité relative est supérieure à 85 p. cent.
IPLUI	= intensité de la pluie en mm x h ⁻¹ .
J	= date de la pluie qui permet une dissémination.
LAI	= surface totale de la végétation fonctionnelle en m ² x m ⁻² de sol.
LAIE	= surface des épis en m ² x m ⁻² de sol.
LAIF	= surface des limbes foliaires en m ² x m ⁻² de sol.
LAIFM	= surface malade des limbes foliaires en m ² x m ⁻² de sol.
LAIT	= surface des tiges et gaines en m ² x m ⁻² de sol.
LAVA	= coefficient de lavage.
Log	= logarithme népérien.
LPG	= période de latence.
LPI	= délais nécessaires à l'incubation.
P max	= progression maximale d'un symptôme en mm par période de temps (ici P max = 1,3 mm h ⁻¹).
PROF	= progression de la surface fructifiée par période de temps.
PROS	= progression d'un symptôme par période de temps.
Rg	= pourcentage du rayonnement général mesuré au sol.

SMF	= surface malade fructifiée en $m^2 \times m^{-2}$ de sol.
T	= température moyenne en degré centigrade par période de temps.
t_n	= période de temps égale à 720 minutes soit de 8 h à 20 h et de 20 h à 8 h.
UD	= unité de dissémination.
UDII	= unité de dissémination issue d'une pluie précédente.
UDIN	= nombre total d'unités de dissémination infectieuse.