

UTILISATION DE MODÈLES DE SIMULATION POUR LA RECHERCHE EN PHYTOPATHOLOGIE

Christian LANNOU

INRA, laboratoire de pathologie végétale, Thiverval-Grignon

Résumé

Un modèle est une représentation simplifiée d'une partie de la réalité, de l'objet, ou de l'événement que l'on étudie. Cet objet peut être simple, tel que la durée d'une période de latence, ou très complexe, tel qu'un système hôte-parasite-climat. Le modèle est construit à partir des informations que l'on a acquises sur le système étudié et permet d'en simuler le fonctionnement. Il regroupe un ensemble de variables et d'interactions entre ces variables. Un modèle ne repose pas nécessairement sur une formulation mathématique complexe : l'analyse des systèmes est une méthode qui permet de regrouper des connaissances, de hiérarchiser différents éléments, de tester des hypothèses, en bâtissant un modèle sous une forme imagée. La construction d'un modèle comporte plusieurs étapes qui ont chacune leur importance, en particulier la phase de validation. Selon l'objectif de l'utilisateur, un modèle peut avoir différentes applications : outil de recherche, il permet d'identifier des aspects mal connus du système étudié; outil de décision, il permet de mieux gérer l'application de produits phytosanitaires ou d'identifier des facteurs de résistance intéressants. Cependant, quelle que soit son utilisation, un modèle reste une représentation simplifiée, avec un domaine de validité dont il est dangereux de sortir.

L'utilisation de modèles en pathologie végétale, et plus particulièrement en épidémiologie, est devenue très fréquente. De nombreuses publications décrivent un modèle ou y font référence, parfois très succinctement, parfois de façon approfondie. Notre présentation sera basée sur la description d'exemples caractéristiques de différentes utilisations possibles d'un modèle en pathologie végétale, dont nous tirerons des

remarques plus générales. Dans un premier temps, nous décrivons l'intérêt des modèles comme outils de recherche, permettant à la fois de valoriser une expérimentation et de générer de nouvelles hypothèses. Dans une seconde partie, nous discuterons de l'utilité des modèles en tant qu'outils de décision appliqués à la protection des cultures mais également à l'amélioration des plantes cultivées.

Pour un épidémiologiste, le modèle est davantage un outil qu'un but à atteindre. Le problème est qu'il doit souvent construire lui-même cet outil, dans un premier temps, avant de pouvoir l'utiliser pour améliorer sa connaissance d'un système épidémique ou le proposer à d'autres utilisateurs. La phase d'élaboration présente un grand intérêt, qui est d'organiser et de synthétiser les connaissances que l'on a du système étudié, mais nous ne détaillerons pas ici les méthodes d'élaboration et de validation des modèles, qui seront présentés par ailleurs, pour nous concentrer sur leur utilisation.

Les modèles comme outils de recherche

La nécessité d'utiliser un modèle apparaît très rapidement lorsque l'on étudie une épidémie et que l'on souhaite la comparer à d'autres épidémies pour en tirer un enseignement général sur le fonctionnement d'un système hôte-parasite. La formalisation mathématique proposée par Van der Plank, qui représente probablement le modèle le plus utilisé en pathologie végétale, permet de décrire une épidémie par deux paramètres : le niveau d'inoculum initial et le taux quotidien d'accroissement, généralement symbolisé par un « r ». Ce modèle a l'avantage d'être simple et facilement utilisable. Il permet par exemple de comprendre l'effet que peut avoir un changement dans la quantité d'inoculum initial sur le développement d'une épidémie. A partir de l'équation de Van der Plank, des modèles plus complexes mais de même nature ont été construits, qui intègrent par exemple un effet du climat, ou d'une application de fongicide, sur le paramètre « r », ou bien encore une structure plus complexe de la population-hôte.

Cette approche, qui consiste à formaliser le déroulement d'une épidémie par une ou plusieurs équations différentielles, présente plusieurs inconvénients. En premier lieu, elle permet de décrire un phénomène, mais pas toujours de l'expliquer. Par exemple, une mesure de « r » permet de constater qu'une épidémie est ralentie lorsque des plantes résistantes sont mélangées à des plantes sensibles, mais elle ne permet pas d'expliquer pourquoi. Ensuite, cette approche se trouve rapidement limitée lorsque l'on cherche à décrire avec plus de détails des situations complexes : comment mettre en équations une épidémie causée par une population pathogène complexe, composée de différentes races, voire de différents parasites, sur une population-hôte hétérogène, comme un mélange de variétés ? La situation se complique encore s'il est question d'une interaction entre les différents parasites ou les différents hôtes. Dans de tels cas, la formulation mathématique devient extrêmement complexe et peut nécessi-

ter des hypothèses simplificatrices importantes. Une approche alternative s'impose alors et les modèles construits selon les principes de l'analyse des systèmes, basés sur le calcul numérique, montrent toute leur utilité.

Les principes de l'analyse des systèmes ont été appliquées en épidémiologie il y a une vingtaine d'années par ZADOKS, qui a proposé un modèle décrivant les différentes composantes d'une épidémie sous la forme d'un diagramme composé de compartiments et de flux. On peut montrer que ce modèle est analogue, dans son principe de base, au modèle de VAN der PLANK. Il permet par contre d'intégrer plus facilement des fonctions supplémentaires et donc d'évoluer aisément vers une plus grande complexité. Le fonctionnement du modèle est basé sur des règles connues de l'utilisateur. Par exemple : une lésion est latente durant une certaine période puis devient infectieuse; une lésion infectieuse produit tant de spores par jour; etc. L'ensemble de ces règles permet de décrire une épidémie « moyenne » dans un environnement stable. Il n'est pas encore question du climat ici, ni même de la croissance et de l'évolution physiologique des plantes-hôtes.

Ce modèle présente des avantages particulièrement intéressants pour l'étude des épidémies sur les mélanges variétaux et il a été largement utilisé et développé dans ce but. En effet, il intègre une fonction de dispersion du parasite sur le couvert végétal et par conséquent, prend en compte les hétérogénéités spatiales qui peuvent modifier le cours d'une épidémie.

Un exemple d'application de cet outil de recherche : l'étude des mélanges variétaux par la modélisation

Le modèle de base constitué par ZADOKS a été largement utilisé et modifié. De nouvelles composantes ont été ajoutées, comme une fonction de croissance des lésions, et il permet maintenant de simuler des populations-hôtes et parasites composées de plusieurs variétés et races. Ce modèle, utilisé par MUNDT, aux Etats-Unis, a permis de préciser les conditions dans lesquelles un mélange variétal, c'est-à-dire une culture composée de plantes sensibles et de plantes résistantes mélangées dans certaines proportions, était intéressant pour limiter le développement des épidémies. MUNDT avait constaté expérimentalement que si l'inoculum initial, responsable du démarrage de l'épidémie, était réparti uniformément sur une parcelle couverte d'un mélange variétal, l'épidémie avait tendance à se dérouler comme dans une culture pure sensible, la présence de plantes résistantes étant de peu d'effet. Ceci était d'autant plus vrai si les plantes sensibles étaient groupées en sous-unités au sein de la population-hôte. A l'aide du modèle, il a ensuite reproduit ce résultat, puis l'a généralisé en simulant des situations intermédiaires où les plantes sensibles étaient regroupées en sous-unités de plus en plus larges. Les lois régissant le fonctionnement du modèle étant connues de l'utilisateur, il était possible d'accéder à des résultats inter-

médiaires et de visualiser tel ou tel aspect de l'épidémie. Ainsi, en calculant la façon dont les spores étaient redistribuées entre les plantes au cours de la simulation, MUNDT a pu expliquer ses résultats expérimentaux par le fait que, lorsque l'inoculum initial est déposé sur une seule plante et que le mélange de plantes sensibles et résistantes est aléatoire, une grande partie des spores sont déposées sur des plantes résistantes, et donc perdues pour l'épidémie, alors que, si l'inoculum initial est généralisé sur la parcelle, chaque unité sensible a tendance à se comporter de façon autonome et l'épidémie ressemble à une épidémie sur plantes sensibles seules.

Ici, la complexité des mécanismes en cause rendait particulièrement difficile une explication basée sur l'expérimentation seule. L'utilisation d'un modèle explicatif était indispensable pour généraliser les résultats à une gamme de situations plus variées et pour proposer un mécanisme qui puisse les expliquer. D'autre part, l'importance de la façon dont se disperse l'inoculum dans un mélange variétal étant établie, un certain nombre de nouvelles hypothèses étaient soulevées concernant le rôle du gradient de dispersion, paramètre déterminant la façon dont se dispersent les spores autour d'une plante malade. De nouvelles simulations, intégrant plusieurs valeurs de ce dernier paramètre, ont alors montré qu'un parasite à gradient plat, tel qu'un oïdium sur céréale, est plus facilement contrôlé dans un mélange variétal qu'un parasite à gradient raide, tel qu'une septoriose. Par la suite, ce résultat obtenu par la simulation a été testé et confirmé expérimentalement en comparant des parasites ayant des gradients de dispersion différents. On voit ici comment peut se faire un aller-retour entre expérimentation et simulation : observation d'un phénomène, simulation, généralisation du cas observé, proposition d'une explication qui entraîne de nouvelles questions, nouvelles simulations, confirmation expérimentale, etc.

L'utilisation de modèles comme outils de recherche a un autre avantage qui a déjà été perçu plus haut, la réalisation d'expériences « impossibles ». Un exemple est l'étude menée à l'INRA de Grignon sur l'effet de la croissance des lésions de la rouille jaune du blé sur le développement d'une épidémie dans un mélange de variétés. Il n'est pas possible expérimentalement de faire varier le facteur « croissance des lésions » pour étudier son impact sur l'épidémie. Une possibilité est de comparer une épidémie de rouille jaune à une épidémie de rouille brune, dont les lésions sont de taille fixe, mais ces parasites diffèrent par de nombreuses autres caractéristiques, telles que le gradient de dispersion des spores, la période de latence, etc. Comment attribuer à tel ou tel paramètre les effets observés expérimentalement ? Une autre solution est de comparer beaucoup de parasites dans de nombreuses situations, par exemple en se basant sur une étude bibliographique, mais il est souvent difficile de comparer des résultats obtenus dans des conditions très différentes. Par contre, en utilisant la simulation, nous avons pu étudier de façon théorique les effets de ce paramètre et avoir une idée de son importance, qui s'est avérée très grande.

A travers un exemple particulier, nous avons pu voir le grand intérêt de la simulation en tant qu'outil de recherche, aussi bien pour expliquer un résultat expérimental que pour générer de nouvelles hypothèses. Un autre aspect, qui n'a pas été directement évoqué, est l'aide à la décision lors de la construction d'un protocole expérimental coûteux. La simulation peut aider à choisir le dispositif qui permettra la meilleure expression probable des résultats. Mais le rôle des modèles en tant qu'outils de décision est bien plus vaste, pour le chercheur, mais aussi pour l'agriculteur, le conseiller ou le sélectionneur, comme nous allons le détailler dans la suite.

Les modèles en tant qu'outils de décision

Un modèle permet de décrire un système épidémique de façon plus ou moins complète et plus ou moins juste. Mais on en attend davantage. On espère d'un modèle qu'il prédise, que ce soit l'évolution d'une épidémie, et donc la nécessité d'appliquer un fongicide, ou bien le comportement d'une nouvelle variété face à un contexte épidémiologique donné. Plusieurs obstacles peuvent cependant nuire à la qualité prédictive d'un modèle. Tout d'abord, il n'est qu'une représentation, forcément partielle et imparfaite, d'une réalité plus complexe. Il peut donc être mis en défaut si une situation un peu exceptionnelle, par rapport aux situations considérées lors de son élaboration, survient et provoque un comportement inattendu du système. Ensuite, il n'est pas toujours utilisable dans une situation réelle d'application, en général, le cadre de l'exploitation agricole, par exemple s'il ne tient pas compte des contraintes de l'exploitation en matière de gestion du temps de travail, ou s'il exige des données d'entrée météorologiques inaccessibles à l'utilisateur. Ainsi, un modèle peut être aussi bien trop simple que trop complexe pour être utile.

Nous avons vu que le rôle prédictif des modèles comporte plusieurs aspects. On peut parler de décision d'ordre tactique lorsque l'on cherche à optimiser la protection sanitaire en n'appliquant un fongicide que lorsqu'il est vraiment nécessaire. Il s'agit alors de décisions locales qui vont de l'exploitation à la région. Au contraire, l'évaluation de caractères favorables pour la sélection variétale ou la recherche d'une association intéressante de différents gènes de résistance représente une décision d'ordre stratégique, concernant un pays, voire un continent. Un même modèle peut jouer ces deux rôles, selon l'utilisation que l'on en fait. Ce sont les données et les résultats utilisés, le niveau de complexité du modèle réellement pris en compte qui seront différents. Pour un objectif précis et limité, il est en effet plus utile de simplifier le modèle pour le rendre plus maniable et n'en tirer que les résultats nécessaires dans un domaine de signification donné.

La prévision d'un risque épidémique

Un exemple concret est fourni par une application du modèle élaboré par RAPILLY et JOLIVET et décrivant l'évolution d'une épidémie de septoriose du blé à *Septoria nodorum* en fonction de données climatiques et de différentes caractéristiques de la plante et du parasite. Le modèle permet de simuler le degré d'attaque sur différents étages foliaires, indiquant alors l'état présent de la maladie, ainsi que les événements de dispersion et de contamination, qui donnent accès au futur de l'épidémie. La connaissance de l'état présent et du futur probable permet alors une prédiction sur les dommages qui sont susceptibles d'être causés à l'épi, entraînant une perte de récolte. La question est : faut-il effectuer ou non le traitement protégeant l'épi ? Le modèle, considéré dans son ensemble, ne permet pas de répondre directement à la question. Il est nécessaire de déterminer les données d'entrée et les paramètres de sortie réellement utiles à l'objectif désiré, ainsi que la manière d'interpréter les résultats fournis par le modèle.

Ici, les données en entrée sont cinq paramètres climatiques classiques et les caractéristiques de la variété considérée. Les résultats utilisés sont l'état de la maladie avant épiation et le potentiel de contamination. Les épidémies sont classées en deux catégories : fortes, nécessitant un traitement, et faibles, le seuil de nuisibilité qui détermine ce classement ayant été évalué par ailleurs. Comme chaque épidémie est décrite par plusieurs valeurs, une comparaison directe est impossible. Les résultats du modèle sont donc analysés à l'aide de statistiques descriptives : en associant une analyse factorielle et une analyse discriminante, il est possible de structurer un ensemble d'épidémies en deux sous-populations. De même, il est possible de classer une épidémie dans une sous-population et donc de décider si elle doit être considérée comme faible ou forte. Lors d'un test de validation, le modèle a permis de classer 19 épidémies à partir des données climatiques correspondantes et de retrouver le classement établi indépendamment par un observateur, à une exception près, où la prévision était incorrecte. Ainsi utilisé, ce modèle a permis, avec une probabilité d'erreur non déterminée mais a priori faible, de prendre la bonne décision : traiter ou non. Cet exemple amène à plusieurs conclusions :

- les paramètres en entrée et en sortie doivent être judicieusement choisis. Ici, l'interprétation des résultats du modèle entraîne un traitement statistique dont les modalités ont été définies en fonction des hypothèses faites sur les lois des variables étudiées (les « sorties » du modèle).
- un niveau de complexité optimal doit être choisi pour le modèle. Une première approche, basée sur des paramètres climatiques simplifiés, s'est révélée inadéquate et un niveau de complexité minimal a dû être conservé pour le modèle. Par exemple, utiliser la quantité totale de pluie reçue n'est pas suffisant, il est nécessaire de tenir compte de la répartition des précipitations. Inversement, tous les composants du modèle ne sont pas nécessairement indispensables pour la prédiction recherchée ici.

- le choix du domaine d'application a été clairement défini. La prédiction ne porte que sur les risques de dégât sur l'épi et la réponse du modèle est du type « oui ou non ».
- il existe un risque d'erreur, qui est d'autant plus fort que le climat est exceptionnel. La méthode d'analyse des résultats ajoute également une part d'incertitude. Ce risque est a priori inconnu, mais peut être évalué à partir d'un grand nombre de simulations.

L'apport d'un modèle pour la sélection variétale

L'objectif est ici totalement différent, mais le modèle utilisé peut être le même. On s'intéresse simplement à des paramètres différents, voire à un niveau de complexité du modèle différent. A partir de paramètres tels que la vitesse de croissance des lésions, la durée de la période de latence du parasite, etc., qui peuvent être mesurées pour différentes variétés de blé, le modèle peut effectuer une prévision de la quantité de maladie sur le feuillage avant épiaison en fonction d'une série climatique donnée. On peut alors apprécier le poids des différents paramètres sur la sensibilité à la septoriose avec les résultats suivants :

- le premier facteur d'intensification de la maladie est la vitesse de croissance des lésions.
- la durée de la période de latence a un effet mineur. Ce paramètre est toutefois intéressant chez *Aegilops*, avec lequel des croisements sont possibles.
- le port des feuilles peut être considéré comme un facteur complémentaire de résistance.

Ces paramètres ont été mesurés pour différentes variétés. Certaines sont plus intéressantes pour leur capacité à freiner l'extension des lésions, d'autres pour le port de leurs feuilles, etc. A partir des conclusions du modèle, il est possible de définir un idéalotype de blé regroupant les meilleurs facteurs de résistance horizontale présents dans différentes variétés. On définit ainsi un objectif de sélection pour une résistance horizontale optimale.

Dans cet exemple, les objectifs à atteindre, les paramètres utilisés, le traitement des résultats du modèle, étaient différents du premier cas présenté, qui concernait les décisions de traitement. Il est également à noter que pour un autre parasite, la rouille de l'arachide, et avec un autre modèle, SAVARY a obtenu des conclusions différentes et a classé la longueur de la période de latence comme premier facteur à considérer pour la sélection. La confrontation de tels résultats, difficilement accessibles sans l'aide de modèles, permet d'intéressantes comparaisons sur la biologie de ces parasites.

Perspectives

Pour des raisons déjà évoquées, les modèles n'ont pas toujours rencontré un grand succès chez les utilisateurs potentiels. Leur avenir est cependant loin d'être sombre. L'expérience à présent acquise devrait permettre un meilleur transfert entre concepteurs, vulgarisateurs et utilisateurs. Par ailleurs, les bouleversements en cours dans le domaine agricole en Europe impliquent la conception d'une nouvelle forme d'agriculture. La remise en cause des méthodes actuelles, la recherche de nouveaux itinéraires techniques, est grandement facilitée par l'emploi de modèles, tant en agronomie qu'en phytopathologie. Dans les pays en voie de développement, où les acquisitions de données climatiques sont difficiles et où les intrants pesticides et fongicides représentent dans certaines circonstances un coût prohibitif, les aides à la décision stratégique sont d'une grande importance. Ainsi, les modèles constituent de plus en plus l'élément fédérateur de projets interdisciplinaires, nationaux ou internationaux, basés sur une approche plus globale des systèmes culturaux.

Références

- JOLIVET E. 1981. Prévion de l'importance d'une épidémie de septoriose du blé à *Septoria nodorum*. *Agronomie* 1 : 839-844.
- KAMPMEIJER P. & ZADOKS J.-C. 1977. *EPIMUL, a simulator of foci and epidemics in mixtures of resistant and susceptible plants, mosaics and multilines*. Pudoc, Wageningen. 50 p
- MUNDT C.C. 1989. *Modeling disease increase in host mixtures*. Pages 150-181 in: *Plant disease epidemiology. Vol II. Genetics, resistance and management*. Edited by K.J. LEONARD and W.E. FRY. McGRAW-HILL Inc. 377 p.
- SAVARY S., DE JONG P.D., RABBINGE R., ZADOKS J.-C. 1990. Dynamic simulation of groundnut rust: a preliminary model. *Agricultural systems* 32: 113-141.
- RAPILLY F. 1977. Recherche des facteurs de résistance horizontale à la septoriose du blé (*Septoria nodorum* Berk.). Résultats obtenus par la simulation. *Ann. Phytopathol.* 9 : 1-19.
- VAN DER PLANK J.E. 1963. *Plant diseases - Epidemics and Control*. Academic press. New York.