



MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDE POUR L'OBTENTION DU MASTER
MATHÉMATIQUES APPLIQUÉES POUR L'INGÉNIERIE, L'INDUSTRIE ET
L'INNOVATION

**Modélisation du système manguier-cécidomyie
des fleurs pour une évaluation de modes de
gestion du ravageur et de ses dégâts**

LAURIE SAINT CRIQ

3 SEPTEMBRE 2018

MAÎTRES DE STAGE :
ISABELLE GRECHI (CIRAD UPR HORTSYS)
FRÉDÉRIC BOUDON (CIRAD UMR AGAP)



Résumé

La mangue est le cinquième fruit le plus cultivé au monde et est principalement produit dans les pays tropicaux et subtropicaux. Cependant, sa production est soumise à de nombreux problèmes. Le rendement est irrégulier à travers les années. La qualité du fruit est hétérogène au sein d'une même récolte. Le manguier présente des asynchronismes phénologiques à l'intérieur d'un arbre et entre arbres ce qui entraîne une longue période de sensibilité aux maladies et aux ravageurs. Parmi eux, la cécidomyie des fleurs du manguier, un ravageur majeur du manguier, peut causer beaucoup de pertes de récolte en faisant des dégâts sur les inflorescences.

En 2017, un essai a été mené dans un verger de manguier afin de comparer l'effet de différents types de couverture du sol sur la régulation de la cécidomyie des fleurs du manguier. A partir de ces données expérimentales, un modèle décrivant le système manguier - cécidomyie des fleurs a été développé. Il simule, à l'échelle du verger, les dynamiques de populations des cécidomyies des fleurs et des inflorescences du manguier en prenant en compte les dégâts causés par cet insecte. Ce rapport présente le modèle et les résultats qui en découlent. Ces résultats sont encourageants, les paramètres estimés sont cohérents avec leur sens biologique et les dynamiques simulées suivent globalement les dynamiques observées. L'essai de 2017 est reconduit en ce moment à La Réunion. Les données récoltées permettront de réviser et valider le modèle. Des pistes de reflexion sont proposées afin d'améliorer le modèle construit.

Abstract

Mango, a major fruit production in tropical and subtropical regions, is facing many production constraints. Mango yield is irregular across years. Fruit quality is heterogeneous at harvest. Mango tree exhibits phenological asynchronisms whithin and between trees that result in long periods of sensibility to pests and diseases. Among them, the mango blossom gall midge, a major pest of mango, can cause significant yield losses by damaging mango inflorescences.

In 2017, an experiment was carried out in a mango orchard to compare the effect of several soil mulching treatments on the blossom gall midge management. From these experimental data, a model describing the mango and mango blossom gall midge system was developed. It simulates, at the orchard scale, the dynamics of populations of mango blossom gall midge and mango inflorescences with damages caused by this insect. This report presents the model and its results. These results are promising, the estimated parameters are consistent with their biological sense and the simulated dynamics follow generally the observed dynamics. The 2017 experiment is currently reconducted in La Réunion. The new experimental data will be used to improve the model and assess its goodness of fit. Some perspectives are proposed to improve the model.

Remerciements

Je souhaite, dans un premier temps, remercier mes maîtres de stage Isabelle Grechi (à La Réunion) et Frédéric Boudon (à Montpellier) pour leur écoute, leurs conseils et leur bienveillance. Leurs profils complémentaires a été une réelle richesse pour ce stage et les discussions très intéressantes. Je leur suis très reconnaissante de m'avoir permise prolonger mon séjour à La Réunion de trois semaines afin de pouvoir suivre une formation sur le logiciel de modélisation de dynamiques spatiales Ocelet. Je les remercie aussi pour le temps qu'ils ont consacré à la relecture de ce rapport.

Je souhaite remercier l'équipe M2P2 de Montpellier pour leur accueil et mes collègues de bureau Julien et Simon pour leur sympathie.

Je souhaite aussi remercier toutes les personnes de Bassin Plat, ce fut un plaisir de travailler sur cette petite station et de partager le bureau de Claire, Marie et Rodolphe. Un merci tout particulier à Fred, Alain et Christian, toujours disponibles pour répondre à mes questions.

Enfin, je souhaite remercier tous les stagiaires, VSC et doctorants rencontrés à La Réunion avec qui j'ai vécu pendant près de quatre mois. J'ai découvert, avec beaucoup de bonne humeur, l'île intense.

Ce rapport de stage a été réalisé dans le cadre du programme de recherche agronomique du Cirad à la Réunion, DPP COSAQ, (activités 2015-2018) financé par la communauté européenne (fond structurel FEDER) et le Conseil Régional de La Réunion.

Il a aussi été réalisé dans le cadre du projet ECOVERGER, action pilotée par le ministère de l'Agriculture et de l'alimentation et le ministère de la Transition écologique et solidaire, avec l'appui financier de l'Agence française pour la biodiversité dans le cadre de l'APR "Résistance et pesticides" grâce aux crédits issus de la redevance pour pollutions diffuses attribués au financement du plan Ecophyto.



Table des matières

Introduction	11
1 Synthèse bibliographique	13
1.1 Description du système manguier - cécidomyie des fleurs	13
1.1.1 Le manguier	13
1.1.1.1 La culture du manguier à La Réunion	13
1.1.1.2 Définitions et concepts	13
1.1.1.3 Le cycle phénologique du manguier	14
1.1.2 La cécidomyie des fleurs	16
1.1.2.1 Le cycle biologique	16
1.1.2.2 Les dégâts sur le manguier	17
1.1.2.3 Les moyens de lutte	18
1.2 Les modèles existants pour le système manguier - cécidomyie des fleurs	19
1.2.1 Le modèle Virtual Mango	19
1.2.2 Le modèle cécidomyie des fleurs	21
1.2.2.1 Les données	22
1.2.2.2 Le modèle	22
1.2.2.3 Conclusion	25
1.2.3 Autres approches de modélisation existantes	25
1.2.3.1 Modélisation de systèmes à deux espèces : cas des modèles proie-prédateur	26
1.2.3.2 Population structurée en classes d'âge	27
1.2.4 Conclusion	28
2 Le modèle	30
2.1 Hypothèses	30
2.2 Description du modèle	31
2.2.1 Population de cécidomyies des fleurs	31
2.2.1.1 Dynamiques des cécidomyies des fleurs à l'intérieur d'une sous-parcelle	32
2.2.1.2 Mouvements des cécidomyies des fleurs entre les sous-parcelles	34
2.2.2 Population d'inflorescences	36
2.2.3 Le couplage des deux sous-modèles	37
2.2.3.1 Entrées	37
2.2.3.2 Sorties	37
2.3 Récapitulatif des paramètres	38
2.3.1 Population de cécidomyie des fleurs	38
2.3.1.1 Paramètres connus	38
2.3.1.2 Paramètres à estimer	38
2.3.2 Population des inflorescences	38

2.3.2.1	Paramètres connus	38
2.3.2.2	Paramètres à estimer	38
3	Matériels et méthodes	39
3.1	Les données	39
3.1.1	Dispositif expérimental	39
3.1.2	Suivis	40
3.1.2.1	Dynamique d'apparition des inflorescences	40
3.1.2.2	Piégeage et estimation des populations de cécidomyies des fleurs	40
3.1.2.3	Evaluation des dégâts des cécidomyies des fleurs sur les inflorescences	41
3.2	Logiciels utilisés	42
3.2.1	R pour l'analyse des données expérimentales	42
3.2.2	Python pour la modélisation	42
3.3	Méthodes pour la calibration et l'évaluation du modèle	42
3.3.1	RMSE et normalisation des données	43
3.3.2	Algorithme utilisé	43
3.3.3	Formulation du problème et procédure pour estimer les paramètres	44
4	Résultats	45
4.1	Analyse des données expérimentales	45
4.1.1	Dynamique des inflorescences	45
4.1.2	Durées des stades phénologiques des inflorescences	46
4.1.3	Lien entre le stade phénologique et le nombre de piqûres	47
4.1.4	Lien entre le stade phénologique et le nombre de larves piégées	48
4.2	Modélisation	48
4.2.1	Optimisation sur la population de larves (à partir du sous-modèle 1)	48
4.2.2	Optimisation sur la population d'inflorescences (à partir du modèle global)	50
4.2.3	Conclusion	52
5	Discussion	53
5.1	Propositions visant à améliorer le modèle	54
5.1.1	Remise en cause des hypothèses	54
5.1.2	Spatialisation et individualisation	54
5.1.3	Conclusion	55
5.2	Propositions visant à améliorer le dispositif expérimental	55
5.2.1	Propositions sur les suivis existants	55
5.2.2	Proposition de nouveaux suivis	56
5.2.3	Conclusion	56
Conclusion		57

Bibliographie	59
A Les stades phénologiques des UCs	61
B Les organes dans le modèle Virtual Mango	62
C Les paramètres du modèle Virtual Mango	63
D Lien entre la température et la durée des stades phénologiques des inflorescences	64
E Les paramètres du modèle cécidomyie des fleurs développé par Paul Amouroux (2013) [18]	65
F Poster pour le Congrès International d'Horticulture (IHC 2018)	66

Sigles et abréviations

AGAP : Amélioration Génétique et Adaptation des Plantes

APR : Appel à Propositions de Recherche

BIOS : Systèmes BIOlogiques

CIRAD : Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement

COSAQ : co-COnception de Systèmes Agro-alimentaires de Qualité

DPP : Dispositif de Programmation de la recherche en Partenariat

ECOVERGER : Conception d'itinéraires techniques ECOnomes en pesticides en VERGERs guidée par les contraintes et les objectifs des agriculteurs

FEDER : Fonds Européen pour le DÉveloppement Rural

HortSys : Fonctionnement agroécologique et performances des SYStèmes de cultures HORTicoles

M2P2 : Modèles et Méthodes pour le Phénotypage des Plantes

PerSyst : PERformances des SYStèmes de production et de transformation tropicaux

UMR : Unité Mixte de Recherche

UPR : Unité Propre de Recherche

FSPM : Functional Structural Plant Model

UC : Unité de Croissance

Introduction

J'ai effectué mon stage au CIRAD, organisme scientifique spécialisé dans la recherche agronomique pour les régions tropicales et subtropicales. Il a pour mission de contribuer au développement rural des pays chauds par des recherches, des réalisations expérimentales, la formation et l'information scientifique et technique. L'objectif du CIRAD est de parvenir à une agriculture durable adaptée aux changements climatiques, permettant de nourrir la population mondiale tout en préservant l'environnement.

Mon stage s'est déroulé en deux parties. Durant les quatre premiers mois, j'ai travaillé sur le site de Bassin Plat à Saint Pierre à La Réunion, au sein de l'UPR HortSys du département Persyst. Les chercheurs de cette unité s'intéressent à l'amélioration de la conduite de systèmes de culture horticoles en milieu tropical. Puis, j'ai intégré, à Montpellier, l'équipe M2P2 de l'UMR AGAP du département Bios. Le but de l'équipe M2P2 est de développer des méthodes et composants logiciels pour gérer et analyser les données de phénotypage de plantes.

La partie à La Réunion a été importante pour s'approprier les données biologiques et comprendre le modèle à réaliser grâce à l'interaction avec les chercheurs agronomes et entomologistes. Le temps passé à Montpellier a permis de calibrer le modèle et de faire les simulations.

Mon stage s'inscrit dans le cadre du DPP COSAQ et du projet ECOVERGER. COSAQ est l'un des quatre dispositifs de programmation du CIRAD Réunion dont les objectifs sont la co-conception de systèmes agro-alimentaires de qualité. Le projet ECOVERGER a pour mission de concevoir des itinéraires techniques économies en pesticides dans les vergers de manguiers et de pêchers, en considérant les contraintes et les objectifs des agriculteurs et en adoptant une démarche de conception assistée par modèle, et de transférer les résultats acquis aux acteurs.

La mangue est un fruit très important dans le monde (cinquième production fruitière) et à La Réunion. Sa culture est néanmoins soumise à des problèmes majeurs. La production est irrégulière d'une année sur l'autre avec une forte hétérogénéité de la qualité et de la maturité des fruits au moment de la récolte. Le manguier *Mangifera indica* L. présente également de forts asynchronismes phénologiques inter- et intra-arbre qui contribuent à cette hétérogénéité et conduisent par ailleurs à un étalement dans le temps de la présence d'organes sensibles à des ravageurs tels que les cécidomyies des fleurs *Procontarinia mangiferae*, les punaises *Orthops palus* (synonyme *Taylorilygus palus*) et les mouches des fruits de la famille des *Tephritidae*. Ces ravageurs peuvent provoquer des pertes de récolte importantes en s'attaquant aux inflorescences et aux fruits. Depuis plusieurs années, les équipes HortSys et M2P2 du CIRAD mènent à la Réunion des travaux sur le manguier afin de proposer des modes de conduite favorisant un rendement régulier, une phénologie synchrone et une meilleure qualité des fruits, tout en limitant l'utilisation d'intrants

phytosanitaires.

Les connaissances acquises à travers ces travaux ont été synthétisées en un modèle d'élaboration du rendement et de la qualité des fruits du manguier, nommé Virtual Mango. A l'heure actuelle, ce modèle consiste en un modèle structure fonction (FSPM) [9] qui décrit le développement architectural et la phénologie de l'arbre [2], [3], ainsi que la croissance et l'élaboration de la qualité des fruits [16], [17]. Ses sorties sont, entre autres, des maquettes 3D évoluant au cours du temps en fonction des évènements phénologiques sur l'arbre.

Une étape importante est désormais de compléter le modèle Virtual Mango par des modèles d'infestation du manguier par des ravageurs, parmi lesquels la cécidomyie des fleurs, afin de prendre en compte leurs effets sur l'élaboration du rendement et de la qualité des fruits. A terme, un tel modèle aidera à la conception de modes de conduite des vergers moins dépendants des pesticides et offrant un compromis entre rendement et qualité. Dans ce contexte, l'objectif du stage est de développer un modèle de cécidomyie des fleurs grâce aux données expérimentales d'un essai conduit en 2017 à La Réunion.

1 Synthèse bibliographique

1.1 Description du système manguier - cécidomyie des fleurs

1.1.1 Le manguier

Le manguier, *Mangifera indica* L., appartient à la famille des *Anacardiaceae*. Un manguier en floraison (variété Cogshall) est illustré sur la figure 1.



FIGURE 1: Un manguier de la variété Cogshall en floraison. (source : I. Grechi)

1.1.1.1 La culture du manguier à La Réunion

L'introduction des manguiers à La Réunion date des années 1770 en provenance de Goa en Inde [6].

Depuis les années 2000, la production réunionnaise de mangue s'élève à environ 3000t par an, répartie sur près de 330ha et 80 exploitations. La plupart de la production alimente le commerce local et seulement 110t sont exportées. C'est le troisième fruit le plus exporté après l'ananas et le letchi. Les variétés Cogshall (origine américaine) et José (variété locale qui ressemble par ses traits à des variétés indiennes) sont les plus présentes.

1.1.1.2 Définitions et concepts

Le manguier peut être vu comme une collection d'unités de croissance UCs, d'inflorescences et de fruits organisés sous forme arborescente.

L'UC correspond à la tige feuillée qui apparaît après débourrement d'un bourgeon et qui est mise en place au cours d'une phase d'allongement ininterrompue de la tige [11]. Elle peut porter de nouvelles UCs, elle devient alors l'UC mère et ses descendantes, les UCs filles. L'axe aérien est formé d'une succession d'UCs. Le manguier a une croissance rythmique. Cela signifie qu'il y a une alternance de périodes de croissance rapide et de croissance nulle [11].

Les UCs sont de nature végétative si elles produisent des UCs et florifères (ou productives) si elle produisent des inflorescences.

L'inflorescence est la partie reproductive de l'arbre, elle est portée par des UCs en position terminale. On dit que la floraison est terminale. Elle porte les fleurs qui donnent les fruits. Une inflorescence a une structure ramifiée avec une forme le plus souvent pyramidale. Si elle ne porte pas de fruits, l'inflorescence se dessèche et disparaît après la floraison, sinon elle disparaît après la récolte des fruits qu'elle porte.

Les UCs et inflorescences sont en position apicale ou latérale par rapport à l'UC mère. En position apicale, l'organe issu du bourgeon apical se trouve dans la continuité et à l'extrémité de l'UC qui la porte. En position latérale, l'organe est issu d'un bourgeon axillaire qui se trouve à l'aisselle d'une feuille.

Les concepts d'UC, de nature d'UC (végétative ou reproductive), d'inflorescences et de position d'UC ou d'inflorescences (latérale ou apicale) sont résumés sur la figure 2.

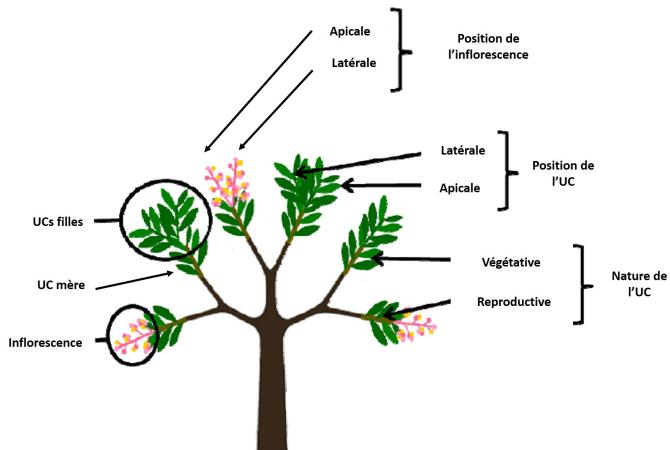


FIGURE 2: Les caractéristiques qualitatives décrivant le développement architectural et la phénologie du manguier (source : [1])

1.1.1.3 Le cycle phénologique du manguier

Le cycle phénologique du manguier est influencé par des facteurs climatiques (température, pluviométrie) et par des facteurs propres à la plante. Un cycle est défini par la succession des périodes suivantes : la croissance végétative pendant l'été austral (saison chaude et humide), le repos végétatif, la floraison pendant l'hiver austral (saison fraîche et sèche) et la fructification. La croissance végétative correspond au développement et à la croissance des UCs. La croissance florifère ou floraison correspond au développement et à la croissance des inflorescences. Les croissances végétative et florifère se déroulent

par vagues successives, ou « flushs » [24]. La croissance végétative d'un cycle peut être concomitante avec la fructification du cycle précédent. La figure 3 résume le cycle phénologique du manguier.



FIGURE 3: Le cycle phénologique du manguier de la variété Cogshall, à Saint-Pierre, La Réunion (source : [6])

Les stades phénologiques des UCs sont décrits et représentés en annexe A d'après [1] car ils ne présentent pas d'intérêt pour ce stage. Les stades phénologiques des inflorescences sont quant à eux décrits et représentés sur la figure 4 d'après [1].

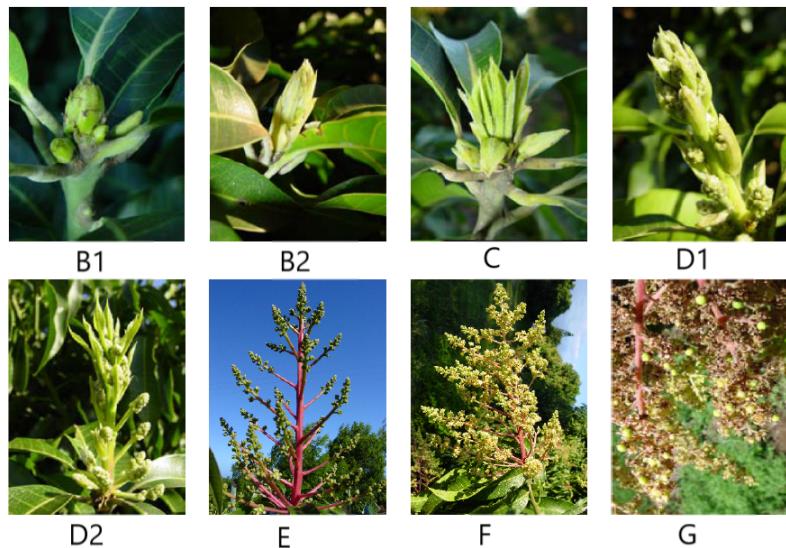


FIGURE 4: Les stades phénologiques des inflorescences du manguier (variété Cogshall) adaptés par F. Normand à partir des travaux de Aubert & Lossois (1972) [4] (source : F. Normand)

- **Stade B1** : Le bourgeon est gonflé en forme d'ogive, vert clair. Ses écailles protectrices sont fermées.
- **Stade B2** : Le bourgeon s'allonge et commence à s'ouvrir. Les écailles s'écartent au sommet du bourgeon. Les inflorescences (bractées) apparaissent.
- **Stade C** : Le bourgeon s'ouvre. Les écailles sont complètement écartées et chutent. Les bractées de l'inflorescence sont bien visibles. L'axe principal n'est pas encore visible.
- **Stade D1** : Les axes secondaires sont parallèles à l'axe principal. Ce dernier est visible. Les bractées sont toutes visibles.
- **Stade D2** : Les axes secondaires s'écartent de l'axe principal à partir de la base de l'inflorescence. Les bractées commencent à chuter.
- **Stade E** : Les axes secondaires sont écartés de l'axe principal. Pas de fleur ouverte. Les bractées chutent. Les axes secondaires croissent.
- **Stade F** : Floraison. Présence de fleurs ouvertes et de boutons floraux sur l'inflorescence. Ce stade s'étend de la première fleur qui s'ouvre à la dernière fleur encore ouverte.
- **Stade G** : La floraison se termine. Il n'y a plus de fleurs ouvertes. Présence de nombreuses fleurs sèches et de petits fruits verts.

Le stade F est divisé en deux sous stades (F et PF). Le stade F (floraison) se déroule de l'ouverture de la première fleur de l'inflorescence à l'ouverture de la fleur terminale de l'axe principal. Le stade PF (pleine floraison) dure de l'ouverture de la fleur terminale de l'axe principal à la dernière fleur encore ouverte sur l'inflorescence. Le stade F correspond à la première moitié de la floraison quand environ moins 50% des fleurs sont ouvertes et le stade PF correspond à la seconde moitié de la floraison quand environ plus de 50% des fleurs sont ouvertes [18].

1.1.2 La cécidomyie des fleurs

La cécidomyie des fleurs du manguier *Procontarinia mangiferae* Felt est une espèce d'insectes de l'ordre des Diptères de la famille des *Cecidomyiidae*. Ce ravageur est inféodé au manguier. Originaire d'Inde, cet insecte est largement présent à l'échelle mondiale dans les zones de production de mangues. La date précise d'introduction de ce ravageur à La Réunion est inconnue.

1.1.2.1 Le cycle biologique

La cécidomyie des fleurs du manguier est un moucheron qui a besoin du manguier, sa plante-hôte, pour se nourrir et se reproduire. La synchronisation du cycle de vie de l'insecte et de la plante hôte est cruciale. La disponibilité de ressources du manguier est nécessaire pour la survie de l'insecte en raison de sa courte durée de vie, 2 à 3 jours [23].

Le cycle biologique de l'insecte dure au total entre 14 et 25 jours [12] et est décrit dans la figure 5. Il comprend deux phases, une aérienne et une autre sous terre.

La femelle adulte pond ses œufs, jusqu'à 150 [23], sur les inflorescences en développement, sur les boutons floraux ou sur les jeunes feuilles. Le premier stade larvaire est une phase mobile durant laquelle la larve migre depuis le lieu de ponte jusqu'à son lieu d'alimentation à l'intérieur des tissus tendres du manguier où elle forme des galles. Cette phase est accomplie en moins de 48h. Durant les deux stades larvaires suivants, la larve s'alimente à l'intérieur des tissus du manguier pendant 6 à 13 jours. A la fin du troisième stade larvaire, la larve cesse de s'alimenter et perce un trou à travers la paroi de la galle pour s'éjecter au sol. Le trou est ce qu'on appelle une "piqûre".

Une fois au sol, les larves s'enfouissent et se protègent à l'intérieur d'un cocon de soie. A ce stade, deux événements sont possibles. Soit la larve s'empupe et continue son cycle. Les adultes émergent du sol 4 à 6 jours après l'entrée en pupaison. Jusqu'à 5 à 6 générations de cécidomyies des fleurs peuvent ainsi se succéder pendant la floraison. Le nombre de générations varie en fonction de la durée, de l'étalement de la floraison et des conditions climatiques. Soit la larve rentre en diapause et son développement est alors stoppé. Les larves sortent de dipause dès le retour de conditions favorables l'année suivante, mais peuvent aussi rester en diapause pendant plusieurs années. Cela permet à l'insecte de survivre pendant les années de faible floraison dues au phénomène d'alternance du manguier.

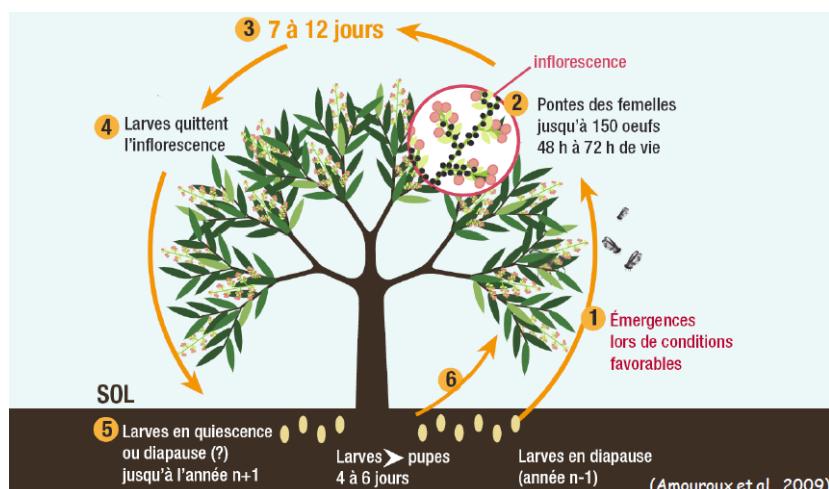


FIGURE 5: Le cycle biologique de la cécidomyie des fleurs du manguier (source : [20])

1.1.2.2 Les dégâts sur le manguier

Les larves forment des galeries dans les inflorescences, provoquant des déformations et des nécroses caractéristiques. En minant les tissus, elles entraînent la destruction partielle ou totale de l'inflorescence par dessèchement. Les inflorescences sèches produisent moins de fleurs ou n'en produisent pas du tout si elles sont complètement sèches. La floraison d'un verger peut être entièrement détruite en quelques jours, en particulier quand de

fortes infestations se produisent sur des floraisons précoces en début d'hiver [19]. L'impact économique de ces dégâts est majeur puisque les floraisons précoces correspondent à une récolte précoce valorisée par un prix de vente élevé.

La figure 6 est une photo d'une inflorescence attaquée par la cécidomyie des fleurs. Les petites tâches noires sont des nécroses au centre desquelles peuvent être observées les trous (ou piqûres) d'où se sont éjectées des larves.



FIGURE 6: Une inflorescence attaquée par la cécidomyie des fleurs. (source : L. Saint Cirq)

1.1.2.3 Les moyens de lutte

Jusqu'à présent, aucune spécialité phytosanitaire n'était homologuée contre la cécidomyie des fleurs sur le manguier. Par ailleurs, les matières actives homologuées pour d'autres ravageurs du manguier (cas des punaises sur inflorescences) agissent par contact et auraient une efficacité limitée contre un ravageur dont une partie du cycle se fait à l'intérieur des tissus du manguier. Des stratégies de gestion agro-écologique de ce ravageur sont recherchées comme alternatives aux produits phytosanitaires.

Grâce aux connaissances acquises jusqu'ici, des stratégies combinant des méthodes de luttes alternatives aux pesticides sont envisagées. Ces méthodes comprennent un paillage du sol et une gestion de la phénologie du manguier. Le paillage du sol vise à rompre le cycle de développement du ravageur par un effet de barrière physique. Cela a deux effets : empêcher l'émergence d'individus en diapause en début de floraison et empêcher la multiplication des générations avec émergence des individus en pupaison pendant la floraison. La gestion de la phénologie du manguier vise à réduire la fenêtre de sensibilité des arbres au ravageur en synchronisant leur floraison à l'échelle de la parcelle. Réduire la durée de floraison permettrait de limiter le nombre de cycles des cécidomyies des fleurs, qui ont tendance à avoir une croissance exponentielle avec l'enchaînement des cycles.

Les adultes ont une grande capacité de déplacement et les vergers peuvent être colonisés par des individus exogènes issus de vergers voisins. Pour assurer une gestion plus efficace des cécidomyies des fleurs, il faudrait donc mettre en place une stratégie de lutte à plus grande échelle que le verger.

1.2 Les modèles existants pour le système manguier - cécidomyie des fleurs

1.2.1 Le modèle Virtual Mango

Le modèle Virtual Mango [9] est un FSPM qui décrit le développement architectural du manguier (variété Cogshall), la croissance et la phénologie de ses organes [1].



FIGURE 7: Une sortie du modèle Virtual Mango : maquette 3D du développement architectural et de la phénologie d'un manguier

Le modèle complet comprend deux sous-modèles. Le premier décrit le développement architectural du manguier, la croissance et la phénologie des UCs et des inflorescences. Le deuxième décrit la croissance des fruits et leur qualité [16], [17]. Ce modèle prend en compte l'effet de facteurs endogènes et environnementaux (température). Il a été développé sur la variété Cogshall. La figure 7 représente une sortie du modèle Virtual Mango. La représentation virtuelle sur la maquette 3D des organes du manguier, qui évolue avec le développement des organes, est présentée en annexe B. Les organes du manguier sont représentés sur la maquette 3D à partir de certaines variables et de règles empiriques permettant de décrire leur morphologie. Par exemple, les variables utilisées pour représenter une UC sont décrites sur la figure 8.

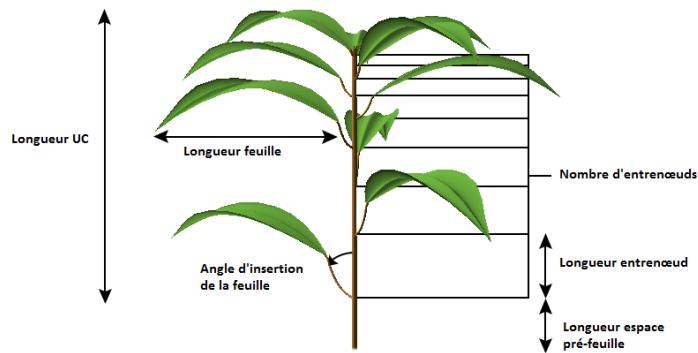


FIGURE 8: Les variables utilisées pour la modélisation de la morphologie d'une UC et sa représentation virtuelle sur la maquette 3D

Les développements végétatif et reproducteur du manguier sont décomposés en processus élémentaires stochastiques modélisés par des lois de probabilités. L'enchaînement de ces processus est représenté sur la figure 9.

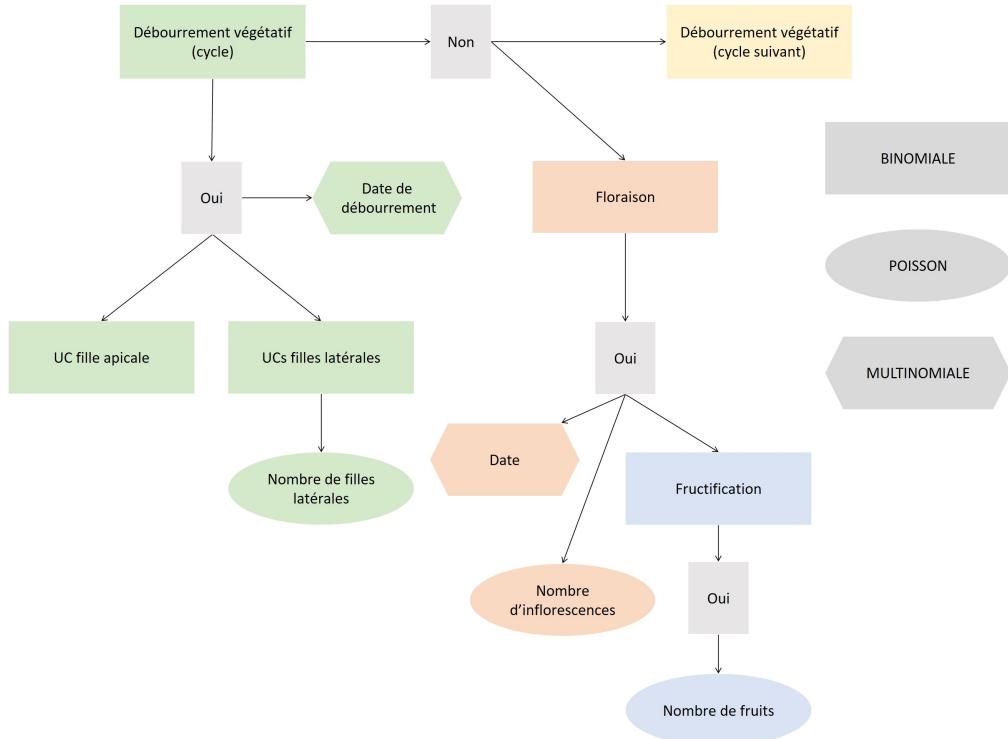


FIGURE 9: La représentation des processus stochastiques permettant de simuler le développement architectural du manguier et sa production

Pour chaque UC, une loi binomiale détermine si elle produit au moins une UC végétative (l'UC est alors végétative). Si l'UC n'est pas végétative, elle peut potentiellement produire des inflorescences (l'UC est alors florifère). Pour les UCs végétatives et florifères, le nombre, la position et la date d'apparition des nouveaux organes créés sont déterminés ainsi :

— UCs végétatives

Le modèle teste si l'UC mère porte (selon une loi binomiale) une UC fille apicale. Il teste ensuite si elle porte (selon une loi binomiale) des UCs filles en position latérale, si oui, le nombre d'UCs filles en position latérale est déterminé par une loi de Poisson. La date d'apparition des UCs filles suit une loi multinomiale

— UCs florifères

Le nombre d'inflorescences portées par l'UC mère suit une loi de Poisson, leur date d'apparition suit une loi multinomiale. Le modèle teste ensuite si l'UC mère porte (selon une loi binomiale) des fruits, si oui, le nombre de fruits suit une loi de Poisson.

Une fois la position et la date d'apparition d'un organe déterminées, le modèle décrit sa croissance et son développement sous l'influence de la température. Les modèles de développement et de croissance des UCs et des inflorescences sont décrits d'après [3].

Pour le développement des UCs et des inflorescences, un modèle en temps thermique est utilisé. Il consiste à mesurer, chaque jour, les degrés accumulés par un organe au delà d'une température de base. Les températures de base ainsi que la somme des temps thermiques requis pourachever un stade de développement sont différentes pour chaque organe et pour chaque stade. La somme de temps thermique pour un organe et une phase de développement donnée est définie ainsi :

$$TTS = \sum_{i=1}^n (t_i - \theta) \delta \quad \text{avec } \delta = \begin{cases} 0 & \text{si } t_i \leq \theta \\ 1 & \text{si } t_i > \theta \end{cases}$$

TTS (Thermal Time Sum, degré jours) est la somme de temps thermique entre les jours 1 à n , t_i (en °C) la température moyenne au jour i et θ (en °C) la température de base spécifique à l'organe et au stade de développement considéré.

Dans le modèle, la croissance des UCs et des inflorescences du manguier est modélisée par une sigmoïde. C'est une courbe en trois phases. Il y a d'abord une phase de croissance exponentielle, une phase linéaire et une phase de ralentissement jusqu'à ce que la taille finale soit atteinte. L'équation de la sigmoïde s'écrit :

$$Y(t) = \frac{A}{1 + e^{-\frac{t-t_{ip}}{B}}}$$

avec Y (en cm), la taille de l'organe en croissance au temps t (en degré jours), A (en cm) la taille finale de l'organe en croissance, t_{ip} (en degré jours) le point d'inflexion de la courbe (point pour lequel la moitié de la croissance est effectuée), B le paramètre de la pente pour la période linéaire. Le temps calendrier classique (en jours) est substitué par une somme en temps thermique (en degré jours), défini plus haut.

Les paramètres pour ces modèles de développement et de croissance ont été déterminés en s'appuyant sur des bases de données et en utilisant plusieurs méthodes statistiques. Ils sont répertoriés en annexe C.

Le modèle complet intégrera un troisième module décrivant la dynamique de ravageurs et leurs dégâts sur le manguier. Ces premiers sous-modèles présentés ici doivent encore être couplés avec les sous-modèles ravageurs. Ce stage vise à élaborer une première version du modèle cécidomyie des fleurs.

1.2.2 Le modèle cécidomyie des fleurs

Durant sa thèse [18], Paul Amouroux a développé un modèle stochastique et mécaniste qui décrit i) la colonisation du verger par des individus exogènes et leur déplacement

dans le verger en fonction de l'abondance et de l'attractivité des ressources et de leur répartition spatio-temporelle ; ii) les pontes des femelles ; iii) le développement des larves et leur interception par des pièges. Cette partie détaille ce modèle et les données à partir desquelles il a été développé.

1.2.2.1 Les données

L'essai a été mené dans un verger de manguiers de la variété Cogshall à Saint Paul en 2011. Les arbres, à l'intérieur d'une rangée, sont espacés de 4m et les rangées sont espacées de 6m. Le verger le plus proche est à 200m. Le verger est divisé en deux, la première partie est entièrement bâchée. La bâche empêche les cécidomyies des fleurs en diapause dans le sol d'émerger en début de floraison et les larves tombant à terre de s'enfouir dans le sol pour y terminer leur cycle. La seconde partie n'est pas bâchée et sert de source d'infestation. L'étude qui suit a été réalisée sur la partie bâchée du verger composée de 168 arbres.

Sous chaque arbre, deux pièges sont posés au sol, de part et d'autre de la rangée. Ce sont des boîtes plastiques de 17×12 cm de surface remplies d'eau. C'est un piégeage passif car il n'y a pas eu d'utilisation d'attractif (alimentaire, visuel, olfactif ...). Le principe de ce piégeage est d'intercepter les larves de cécidomyies des fleurs qui émergent des inflorescences et s'éjectent au sol en plaçant les pièges juste au dessous d'inflorescences.

A chaque suivi (une ou deux fois par semaine), les variables suivantes ont été relevées sur chaque arbre :

- Le nombre de ressources pour les cécidomyies des fleurs nouvellement apparues (pour chaque type : inflorescences et jeunes UCs), et leur date d'apparition (date de débourrement, correspondant à la date où le stade D est visible).
- Le nombre de jeunes UCs et d'inflorescences mortes avant la fin de leur développement complet (stade G pour les inflorescences). Ces deux suivis permettent de déduire les nombres journaliers de jeunes UCs et d'inflorescences à chaque stade phénologique en appliquant une durée de développement fixe pour chaque stade et en retirant les ressources mortes.
- Le nombre de larves piégées (les deux pièges par arbre sont relevés individuellement).

1.2.2.2 Le modèle

Cette partie détaille les différentes composantes du modèle : l'arrivée des femelles dans le verger, leur déplacement à l'intérieur du verger, la ponte et le développement des larves et l'interception des larves par les pièges. Deux hypothèses importantes du modèle sont i) la durée de vie des femelles n'est que d'un jour, ii) les seules sources d'infestation de cette partie bâchée sont des individus exogènes.

Arrivée des femelles dans le verger

Deux hypothèses ont été testées. La première, "les femelles se posent uniformément en tout point du verger" (vol dit "passif") ; la seconde, "le point de chute des femelles dans le verger est influencé par la quantité de ressources présentes autour de ce point" (vol dit "semi-passif"). Finalement, l'hypothèse du vol "semi-passif" a été retenue par confrontation des deux modèles aux données 1.2.2.1.

La parcelle d'expérimentation a été découpée en une grille de n points, tous espacés de 2m. On suppose qu'il n'y a pas d'interactions entre les femelles.

L'attractivité du point π , à l'instant t , notée $A(\pi, t)$ est définie ainsi :

$$A(\pi, t) := \sum_{i=1}^n N_{i,t} \cdot g(d_{(\pi-\pi_i)}, \sigma_R)$$

où $g(d, \sigma) = \frac{1}{2\pi\sigma^2} e^{\frac{-d^2}{2\sigma^2}}$

$A(\pi, t)$ est la somme des attractivités au point π de tous les points d'atterrissement i , en fonction du nombre de ressources $N_{i,t}$ en ces points et de leur distance $d_{(\pi-\pi_i)}$ avec le point π . $N_{i,t}$ et $d_{(\pi-\pi_i)}$ déterminent respectivement l'intensité et l'étendue de l'attractivité. L'attractivité pour la ressource $N_{i,t}$ est maximale au point π_i et décroît avec la distance suivant le noyau gaussien g .

La probabilité, à l'instant t , pour une femelle de se poser au point π est donc :

$$P_1(\pi, t) := \frac{\sum_{i=1}^n N_{i,t} \cdot g(d_{(\pi-\pi_i)}, \sigma_R)}{\sum_{\pi} \sum_{i=1}^n N_{i,t} \cdot g(d_{(\pi-\pi_i)}, \sigma_R)}$$

Déplacement des femelles à l'intérieur du verger

A ce stade, la femelle est dans le verger en un point d'atterrissement donné. Elle va maintenant effectuer un nouveau vol dit "actif" pour se poser sur une ressource. Son déplacement est non plus dirigé par la quantité de ressources en un point mais par l'attractivité de la ressource définie par le type (inflorescence ou jeune UC) et le stade phénologique de cette ressource. Cette attractivité à l'instant t est notée $\alpha_{S(j,t)}$ avec j et S respectivement l'identifiant et le stade phénologique de la ressource.

La probabilité qu'une femelle ayant atterri au point π vole activement à la ressource j localisée à la position π_j à la distance $d_{(\pi-\pi_j)}$ est :

$$P_2(\pi, j, t) = \frac{\alpha_{S(j,t)} \cdot g(d_{(\pi-\pi_j)}, \sigma_A)}{\sum_{j \in K} \alpha_{S(j,t)} \cdot g(d_{(\pi-\pi_j)}, \sigma_A)}$$

avec K qui représente toutes les ressources dans le verger à l'instant t .

Plus on s'éloigne de la ressource et plus le pouvoir attractif de la ressource diminue.

Le nombre de femelles posées dans le verger à l'instant t et atteignant la ressource j suit une loi de Poisson de paramètre $w(j, t)$.

$$w(j, t) = \lambda_t \sum_{\pi} P_1(\pi, t) \cdot P_2(\pi, j, t)$$

avec λ_t est le nombre de femelles entrant dans le verger à l'instant t .

Ponte et développement des larves

On suppose que tous les oeufs d'une même femelle sont pondus sur la même ressource. Le nombre d'oeufs déposés par une femelle suit une loi de Poisson de paramètre E . Le développement des individus est décrit par deux paramètres : μ qui est la probabilité de survie de l'oeuf jusqu'au troisième stade larvaire et δ qui est la durée de développement de l'oeuf jusqu'au troisième stade larvaire. Ce sont des paramètres fixes, indépendants de la température et de la possible compétition avec les autres larves qui se développent dans la même ressource.

Le nombre de larves produites par une ressource mangue au temps $t + \delta$ est la somme des l_1, l_2, \dots, l_w larves développées à partir des oeufs pondus par les femelles $1, 2, \dots, w$ à la date t . Le nombre de femelles arrivant sur la ressource j au temps t suit une loi de Poisson de paramètre $w(j, t)$. Le nombre de larves produites par une femelle donnée suit une loi de Poisson de paramètre $E\mu$. Le nombre de larves au troisième stade qui tombent de la ressource j au temps $t + \delta$ suit donc un composé de Poisson de paramètres $w(j, t)$ et $E\mu$.

Interception des larves par les pièges

Le nombre de larves capturées dans un piège est la somme de toutes les larves qui tombent des ressources situées au dessus du piège et interceptées par le piège. En fonction du type et du stade de la ressource, le piège capture une proportion plus ou moins importante de larves. Cette proportion est donnée par un facteur d'efficacité $\beta_{S(j, t+\delta)}$ avec j et S respectivement l'identifiant et le stade phénologique de la ressource. Ainsi, le nombre de larves au troisième stade produites par une femelle donnée et interceptées par le piège b à la date $t + \delta$, suit une loi de Poisson de paramètre $E\mu\beta_{S(j, t+\delta)}$. $L_{b, t+\delta}$ est le nombre total de larves interceptées par un piège b en dessous de K_b ressources, chacune ayant pu être infestée par plusieurs femelles à la date $t + \delta$. $L_{b, t+\delta}$ est la convolution de K_b distributions de Poisson de paramètres $w(j, t)$ et $E\mu\beta_{S(j, t+\delta)}$, $j \in K_b$.

1.2.2.3 Conclusion

L'annexe E contient un résumé des paramètres (description et valeur), estimés à partir des données expérimentales ou issus de la bibliographie, du modèle cécidomyie des fleurs. Le nombre de femelles entrant dans le verger à la date t , λ_t a été estimé pour chaque date. Un résultat important est que le nombre de femelles arrivant dans le verger suivi (0.5ha) est de l'ordre de 4000 individus par jour, mais varie fortement au cours de la saison. La dynamique du nombre de femelles entrant dans le verger est décrite sur la figure 10.

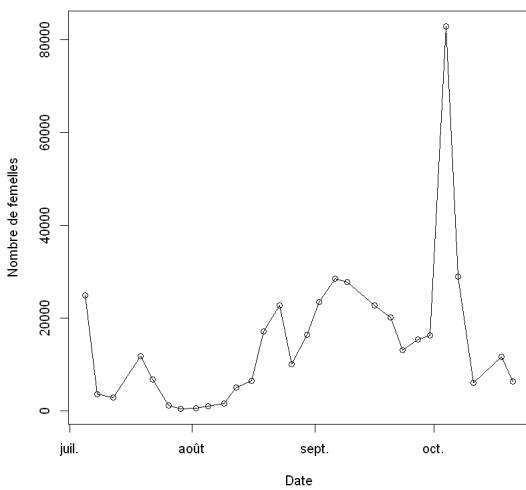


FIGURE 10: Le nombre estimé de femelles entrant dans le verger au cours du temps (source : [18])

Les femelles adultes arrivent dans un verger par un vol semi-passif dont le point de chute est influencé par la quantité de ressources présentes autour de ce point. Ensuite, les femelles se déplacent activement vers la ressource la plus attractive présente dans un certain rayon autour d'elle, qui correspond au rayon au-delà duquel l'attractivité d'une ressource n'est plus "ressentie". L'attractivité de la ressource dépend de son type et de son stade phénologique pour les inflorescences.

Cependant, le modèle ne décrit pas le cycle de développement complet du ravageur et ne permet donc pas d'introduire l'effet de la couverture du sol sur les multiplications des populations endogènes. Il ne décrit pas non plus les dégâts des cécidomyies des fleurs sur les inflorescences ni la fructification pour rendre compte de leurs effets sur le rendement.

1.2.3 Autres approches de modélisation existantes

Cette partie aborde i) des approches classiques de modélisation de systèmes à deux espèces en interaction ; ii) une extension de ces approches pour prendre en compte la structure en classes d'âge d'une population.

1.2.3.1 Modélisation de systèmes à deux espèces : cas des modèles proie-prédateur

La modélisation des dynamiques d'écosystèmes de deux populations permet d'expliquer et de prévoir les évolutions de ces populations au cours du temps. Il y a trois principaux types d'interaction : i) la compétition, deux populations recherchent et exploitent la même ressource présente en quantité limitée ; ii) la prédation, deux populations sont en conflit, le prédateur survit au dépens de la survie de la proie qu'il tue ; iii) le mutualisme ou la coopération, deux populations travaillent de concert pour leur survie mutuelle, leur relation est bénéfique à toutes deux. Cette partie présente le modèle proie-prédateur qui peut s'appliquer au système plante-ravageur. Elle est inspirée de [14] et [22].

Le modèle le plus simple et le plus connu est le modèle proie-prédateur de Lokta-Volterra (1925). Il a été développé pour prédire l'évolution des pêches de sardines et de requins dans la mer Adriatique. Les populations de proies et de prédateurs sont notées respectivement $u(t)$ et $v(t)$. $u(t_0)$ et $v(t_0)$ sont les populations au temps initial t_0 .

Les populations évoluent selon le système autonome suivant :

$$\begin{cases} \frac{du}{dt}(t) = u(t)(\alpha - \beta v(t)) \\ \frac{dv}{dt}(t) = v(t)(\delta u(t) - \gamma) \end{cases}$$

avec α le taux de reproduction des proies, β le taux de mortalité des proies due aux prédateurs rencontrés, δ le taux de reproduction des prédateurs en fonction des proies rencontrées et γ le taux de mortalité des prédateurs. $\alpha - \beta v(t)$ est le taux de croissance des proies et $\delta u(t) - \gamma$, celui des prédateurs.

Lorsque la population de prédateurs $v(t)$ augmente, plus de proies vont être consommées, cela entraîne la décroissance de $u(t)$. Et s'il y a moins de proies, les prédateurs ne peuvent plus se nourrir, donc leur population diminue. Ce qui permet à la population de proie de se reproduire et donc d'augmenter. Le système a un comportement périodique.

Dans le modèle de Lokta-Volterra, le terme de prédation est βu . Il peut être modifié pour rendre le modèle plus réaliste. La réponse fonctionnelle $g(u)$ d'un prédateur aux variations de densité de la proie se mesure par les variations du nombre moyen de proies consommées par individu et par jour. D'après Holling, on distingue trois types de réponse fonctionnelle :

- **La réponse fonctionnelle de type I**

L'efficacité des prédateurs $\frac{g(u)}{u}$ est constante. Les prédateurs tuent les proies proportionnellement à leur abondance, comme dans le modèle de Lokta-Volterra.

- **La réponse fonctionnelle de type II**

L'efficacité des prédateurs $\frac{g(u)}{u}$ décroît à mesure que la densité de proie augmente. Ce cas se présente lorsque le temps de manipulation de la proie n'est pas négligeable et l'empêche de chasser, ou bien lorsque la motivation des prédateurs décroît avec le niveau de satiété.

— La réponse fonctionnelle de type III

L'efficacité des prédateurs $\frac{g(u)}{u}$ augmente puis décroît avec la densité de la proie.

Ce cas se présente lorsque le prédateur se désinteresse des proies quand elles sont peu nombreuses ou qu'il a une autre source de nourriture à disposition ou encore s'il est capable de se passer momentanément de nourriture.

Dans ces trois types de réponse fonctionnelle, la réponse atteint un plafond aux densités de proie élevées. Cette saturation des prédateurs s'expliquent par des limites telles que leur vitesse de digestion ou leur capacité de chasse.

Les réponses fonctionnelles II et III permettent d'avoir des modèles proie-prédateur plus réalistes que celui de Lokta-Volterra mais ce n'est qu'un exemple parmi de nombreux autres proposés et étudiés depuis quelques années.

1.2.3.2 Population structurée en classes d'âge

Dans les modèles décrits dans la section précédente, une seule variable est associée à une population. Le système correspondant donne le comportement moyen des individus de la population. En particulier, l'âge ou le stade de développement des individus n'intervient pas. Par exemple, dans le modèle proie-prédateur, cela voudrait dire qu'aucune proie n'est plus facile à capturer et que tous les prédateurs dès leur naissance peuvent chasser. Dans la nature, cette hypothèse est un peu trop simpliste. Il peut se révéler intéressant de scinder la population en classes d'âge. La partie suivante présente des modèles de population structurée en âge en s'inspirant de [7] et [10].

La population est divisée en n classes. Soit X_t le vecteur colonne de taille n contenant les effectifs de ces n classes à la date t . L'effectif de la classe $i \in \{1, \dots, n\}$ est noté X_t^i . Le nombre total d'individus de la population est donné par $\sum_i X_t^i$.

X_{t+1} le vecteur colonne de taille n contenant les effectifs de ces n classes à la date $t + 1$ est définie ainsi :

$$X_{t+1} = LX_t$$

$$\text{avec } L \text{ la matrice de Leslie de la forme } \begin{pmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \dots & f_n \\ p_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & p_{n-1} & 0 \end{pmatrix}$$

La première ligne contient les coefficients de fertilité de chaque classe d'âge. La sous diagonale contient les probabilités de survie d'une classe d'âge à la suivante.

Cela suppose que chaque individu reste une unité de temps dans chaque classe d'âge, or, ce n'est pas forcément le cas en pratique. Dans la suite, un moyen pour pallier ce problème est proposé.

L'effectif de la tranche d'âge i de la population étudiée à la date $t + 1$ comprend les individus vieillissants en provenance de la tranche inférieure $i - 1$, les individus de la

tranche i qui restent dans cette tranche à la date $t + 1$, moins les individus vieillissants de la tranche d'âge i qui vont dans la classe $i + 1$. Donc,

$$X_{t+1}^i = \mu_i X_t^i + \frac{X_t^{i-1}}{\lambda_{i-1}} - \frac{X_t^i}{\lambda_i}$$

avec λ_i la durée de la tranche d'âge i , et μ_i son taux de survie.

X_{t+1} est maintenant définie ainsi :

$$X_{t+1} = MX_t$$

avec M de la forme

$$\begin{pmatrix} f_1 - \frac{1}{\lambda_1} & f_2 & f_3 & \dots & f_n \\ -\frac{1}{\lambda_1} & \mu_2 - \frac{1}{\lambda_2} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \frac{1}{\lambda_2} & \mu_3 - \frac{1}{\lambda_3} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{\lambda_{n-1}} & \mu_n - \frac{1}{\lambda_n} \end{pmatrix}$$

1.2.4 Conclusion

Le développement architectural du manguier, la croissance et la phénologie de ses organes sont très détaillés dans le modèle Virtual Mango.

Le modèle cécidomyie des fleurs permet de comprendre le comportement des cécidomyies des fleurs, mais il ne contient pas la phase sous terre du cycle biologique de la cécidomyie des fleurs. De plus, il est spatialisé et les données disponibles dans le cadre de ce stage ne permettent pas d'utiliser ce modèle.

L'étude des modèles de dynamique à deux espèces, et en particulier les modèles proie-prédateur constitue une base pour construire le modèle manguier-cécidomyie des fleurs. Ils ne peuvent pas être utilisés tels quel car le système étudié ne rentre pas exactement dans cette configuration. Lorsqu'une cécidomyie des fleurs attaque une inflorescence, cette dernière ne meurt pas immédiatement, c'est un processus plus complexe que la prédatation considérée dans les modèles proie-prédateur de Lokta-Volterra. Il faut en effet attendre le développement des larves pour voir les dégâts, il faut parfois plusieurs attaques de cécidomyies des fleurs pour que l'inflorescence meure et l'attaque du ravageur sur une inflorescence ne garantit pas sa mort. De plus, le taux de reproduction des inflorescences n'est pas constant, contrairement à celui des proies dans les modèles de Lokta-Volterra. C'est un processus plus irrégulier, comme le traduit parfois l'occurrence de plusieurs flush de floraison.

Il peut être intéressant de structurer la population des inflorescences en fonction de leur stade phénologique. En effet, les inflorescences peuvent être plus ou moins résistantes à la cécidomyie des fleurs en fonction de leur stade phénologique. La structuration des inflorescences en fonction de leur stade phénologique rendrait cependant le modèle

beaucoup plus compliqué.

Finalement, différentes approches ont été présentées. Les modèles proie-prédateur de Lokta-Volterra sont relativement simples mais ont des limites pour représenter le système manguier - cécidomyie des fleurs. Les modèles Virtual Mango et cécidomyie des fleurs sont beaucoup plus complexes mais cette complexité les rend plus difficiles à manipuler. Dans ce contexte, le choix d'une modélisation de complexité intermédiaire a été faite en première approche.

2 Le modèle

L'objectif du modèle est de décrire les dynamiques d'abondance des inflorescences et des cécidomyies des fleurs à l'échelle d'un verger en considérant l'effet de la couverture du sol sur les cécidomyies des fleurs et leurs dégâts sur les inflorescences.

Les populations de cécidomyie des fleurs et des inflorescences sont considérées à l'échelle de la sous-parcelle. Le modèle fonctionne avec un pas de temps journalier. Les simulations sont faites sur la durée de la floraison (de fin juin à début octobre).

Le modèle n'est pas spatialisé. Il ne prend pas en compte les vols des cécidomyies des fleurs comme dans le modèle de la partie 1.2.2, ni les distances entre les inflorescences ou les distances entre les sous-parcelles. Les inflorescences sont regroupées par date d'apparition mais leur phénologie n'est pas considérée. Ni les inflorescences, ni les cécidomyies des fleurs ne sont individualisées.

Les données utilisées pour construire ce modèle sont décrites dans la partie 3.1. Elles sont issues de deux vergers, tout deux divisés en trois sous-parcelles avec trois modalités de couverture du sol différentes (enherbement ras, paillage synthétique et enherbement haut). Ces modalités de couverture du sol affectent le cycle de la cécidomyie des fleurs.

2.1 Hypothèses

Cette partie détaille les hypothèses du modèle.

- **La durée de vie (ou d'activité de ponte) des femelles adultes de cécidomyie des fleurs est d'un jour. Et au bout d'un jour, les femelles sont exclues du système.**
- **Les vols des cécidomyies des fleurs ne sont pas influencés par la modalité de couverture du sol.** La phase aérienne du cycle biologique de la cécidomyie des fleurs et l'infestation des trois sous-parcelles par les femelles ainsi que les déplacements des femelles entre les sous-parcelles ne sont pas affectés par la modalité de couverture du sol.
- **Le développement du manguier n'est pas influencé par la modalité de couverture du sol.** Le cycle de production du manguier ne change pas en fonction de la modalité de couverture du sol. Le développement et la croissance des UCs et des inflorescences sont indépendants de la modalité de couverture du sol.
- **La population de cécidomyies des fleurs est exogène pour la modalité paillage synthétique.** Avec un paillage synthétique, lorsque la larve s'éjecte de l'arbre, elle tombe au sol et meurt car la bâche l'empêche d'entrer dans le sol. La bâche empêche aussi les adultes enfouis dans le sol d'en remonter. Donc, les cécidomyies des fleurs présentes dans cette sous-parcelle sont exclusivement exogènes

à la sous-parcelle.

- **La population de cécidomyies des fleurs est mixte (endogène et exogène) pour la modalité enherbement haut et ras.** Ces modalités de couverture du sol ne sont que des barrières partielles pour la cécidomyie des fleurs. Lorsque la larve s'éjecte de l'arbre, elle peut s'enfouir dans le sol et en émerger devenue adulte. Donc, les cécidomyies des fleurs présentes dans ces deux sous-parcelles proviennent des générations précédentes (population endogène) et de l'extérieur (population exogène).
- **Pour les enherbements haut et ras, il y a un taux de mortalité induite par la modalité de couverture du sol.** Avec une couverture du sol (en comparaison à un sol nu), la larve aura une plus forte probabilité de mourir car elle met plus de temps à atteindre le sol et elle est exposée plus longtemps à un environnement à priori défavorable (présence de prédateur ou exposition au soleil).
- **Pour les enherbements haut et ras, la population endogène issue des années précédentes n'est pas explicitée.** La dynamique de la population endogène n'est pas formulée dans le modèle.
- **La larve enfouie dans le sol qui entre en pupaison est exclue du système.** L'hypothèse suppose que les larves en diapause émergeront au plus tôt l'année suivante, donc elles sont exclues du système car la simulation s'étend seulement sur la durée de floraison de l'année en cours.
- **Les adultes qui émergent du sol restent dans le verger (dans une des trois sous-parcelles).** Soit les adultes restent dans leur sous-parcelle d'origine, soit ils se déplacent vers les autres sous-parcelles, ils ne quittent pas le verger.

2.2 Description du modèle

Le modèle qui décrit le système manguier - cécidomyie des fleurs est un couplage de deux sous-modèles, l'un simulant la population de cécidomyies des fleurs, l'autre la population d'inflorescences. Les parties suivantes détaillent ces sous-modèles et leur couplage.

2.2.1 Population de cécidomyies des fleurs

Le sous-modèle simulant la population de cécidomyies des fleurs est d'abord décrit pour une sous-parcelle puis, pour trois sous-parcelles en considérant des échanges d'individus entre-elles.

2.2.1.1 Dynamiques des cécidomyies des fleurs à l'intérieur d'une sous-parcelle

A la date t , la population de femelles adultes de cécidomyies des fleurs $N_{t,i}$ (i représente le nom de la sous-parcelle) est composée des populations endogène $N_{t,i}^{endo} \times p_l$ et exogène $\lambda_{t,i}$. Les $N_{t,i}$ femelles ont la capacité de pondre E oeufs chacune. Si le nombre de sites de ponte (i.e. les inflorescences) est limité alors elles ne pourront pas toutes déposer leurs oeufs : la fonction $R_{t,i}$ ($R_{t,i}$ définie entre 0 et 1) permet de rendre compte de cette limitation. Ces oeufs se développent et survivent jusqu'au troisième stade larvaire avec probabilité μ . Les larves s'éjectent au sol, survivent à la modalité de couverture du sol avec probabilité μ_{MS}^1 . Elles rentrent en pupaison avec probabilité p_p et survivent jusqu'à la fin de la pupaison avec probabilité μ_p . Devenues adultes, les cécidomyies des fleurs émergent du sol et survivent au traitement du sol avec probabilité μ_{MS}^2 . De ces adultes émergeants du sol, une proportion p_l reste dans la sous-parcelle. Le sex-ratio (ou rapport des sexes) SR est le rapport du nombre de mâles et de femelles au sein d'une population. Et ainsi de suite, les femelles adultes, soit la proportion $\frac{1}{1+SR}$ des adultes émergeants continuent ce cycle. Le modèle représentant la dynamique des cécidomyies des fleurs est décrit dans la figure 11.

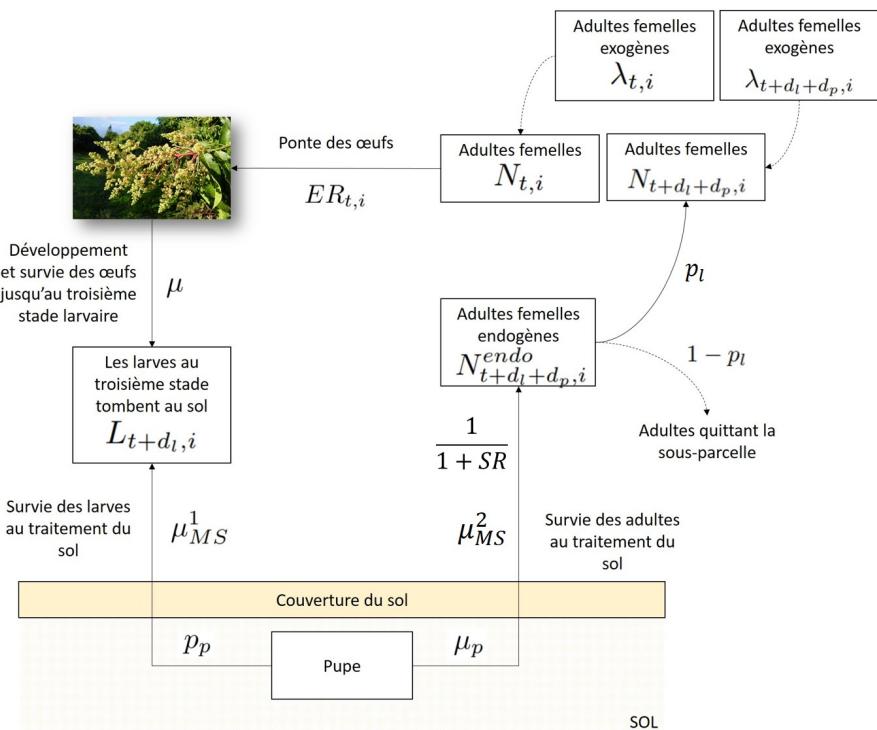


FIGURE 11: La représentation schématique du modèle de dynamique des cécidomyies des fleurs à l'intérieur d'une sous-parcelle. Les traits en pointillés représentent les interactions avec l'extérieur (vergers ou sous-parcelles voisins)

Le modèle est formalisé par l'ensemble des équations qui suivent.

Soit $N_{t,i}$ la population d'adultes femelles dans la sous-parcelle i à la date t . Elle correspond à la somme des adultes femelles exogènes $\lambda_{t,i}$ et endogènes $N_{t,i}^{endo}$. Cette dernière population est proportionnelle aux nombres de larves qui s'éjectent des inflorescences.

$$N_{t,i} = \lambda_{t,i} + N_{t,i}^{endo} \times p_l \quad (1)$$

et

$$N_{t,i}^{endo} = L_{t-d_p,i} \times \mu_{MS} \times p_{pup} \times \frac{1}{1+SR} \quad (2)$$

avec : $\mu_{MS} = \mu_{MS}^1 \times \mu_{MS}^2$ et $p_{pup} = p_p \times \mu_p$

- $\lambda_{t,i}$ le nombre d'adultes femelles entrant dans la sous-parcelle à la date t
- $L_{t-d_p,i}$ le nombre de larves s'éjectant au sol à la date $t - d_p$
- d_p la durée de pupaison
- μ_{MS}^1 la probabilité de survie de la larve de l'éjection au sol jusqu'à ce qu'elle s'enfouisse dans la terre selon la modalité du sol
- p_p la probabilité pour une larve d'entrer en pupaison
- μ_p la probabilité pour une pupe de survivre jusqu'à la fin de la pupaison
- μ_{MS}^2 la probabilité pour l'adulte d'émerger du sol à la fin de la pupaison selon la modalité de couverture du sol
- p_l la probabilité qu'un adulte émergeant du sol reste dans le verger
- SR le sex-ratio

On suppose que la population d'adultes femelles de cécidomyie des fleurs venant de l'extérieur est attirée par les inflorescences. Plus il y a d'inflorescences dans la parcelle, plus il y a d'adultes femelles de cécidomyie des fleurs entrant dans la sous-parcelle. Selon cette hypothèse, il a été considéré que la population exogène colonisant une sous-parcelle est proportionnelle au nombre d'inflorescences dans la sous-parcelle à chaque date t .

Soit $\lambda_{t,i}$ le nombre d'adultes femelles exogènes dans la sous-parcelle i à la date t .

$$\lambda_{t,i} = \gamma \times I_{t,i} \quad (3)$$

avec :

- γ le coefficient de proportionnalité entre le nombre d'inflorescences et le nombre d'individus exogènes
- $I_{t,i}$ le nombre d'inflorescences dans la sous-parcelle i à la date t

Soit $L_{t,i}$ le nombre de larves qui s'éjectent des inflorescences à la date t . Il est proportionnel aux nombres de femelles en état de pondre d_l jours avant.

$$L_{t,i} = N_{t-d_l,i} \times R_{t-d_l,i} \times E \times \mu \quad (4)$$

avec :

- $N_{t-d_l,i}$ le nombre d'adultes femelles à la date $t - d_l$

- d_l la durée de développement des oeufs jusqu'au troisième stade larvaire
- $R_{t-d_l,i}$ l'indicateur de disponibilité en ressource pour les cécidomyies des fleurs à la date $t - d_l$
- E le nombre moyen d'oeufs pondus par une femelle
- μ la probabilité de survie des oeufs jusqu'au troisième stade larvaire

La disponibilité en ressources est donnée par la variable $R_{t-d_l,i}$:

$$R_{t-d_l,i} = \begin{cases} 1 & \text{si } N_{t-d_l,i} < k \times I_{t-d_l,i} \\ \frac{k \times I_{t-d_l,i}}{N_{t-d_l,i}} & \text{sinon.} \end{cases} \quad (5)$$

avec k le nombre maximal d'adultes que peut supporter une inflorescence chaque jour.

Soit $L_{t,i}^p$ le nombre estimé de larves piégées à la date t . On a besoin de définir ce nombre explicitement car il nous permettra de le comparer au nombre de larves piégées observées sur le terrain.

$$L_{t,i}^p = L_{t,i} \times \beta \quad (6)$$

β est un coefficient mesurant l'efficacité du piège.

2.2.1.2 Mouvements des cécidomyies des fleurs entre les sous-parcelles

Les sous-parcelles notées A , B , et C correspondent respectivement aux sous parcelles avec enherbement ras, paillage synthétique (bachage) et enherbement haut. Les trois sous-parcelles reçoivent des adultes femelles venant de l'extérieur notées $\lambda_{t,A}$, $\lambda_{t,B}$ et $\lambda_{t,C}$. Il y a $N_{t,i}^{endo}$, $i \in \{A, B, C\}$ adultes femelles qui émergent de la sous-parcelle i . Une proportion p_l de ces nouvelles femelles endogènes reste dans la sous-parcelle i tandis qu'une proportion $1 - p_l$ est redistribuée entre les deux autres sous-parcelles. Une proportion $(1 - p_l)\alpha_{i,j}$, $i \neq j$ va dans la sous-parcelle j . $\sum_{j,j \neq i} \alpha_{i,j} = 1$.

Soit $N_{t,i}$ le nombre de femelles adultes dans la sous-parcelle i à la date t .

$$\begin{pmatrix} N_{t,A} \\ N_{t,B} \\ N_{t,C} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_{t,A} \\ \lambda_{t,B} \\ \lambda_{t,C} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} p_l & (1 - p_l)\alpha_{C,A} \\ (1 - p_l)\alpha_{A,B} & (1 - p_l)\alpha_{C,B} \\ (1 - p_l)\alpha_{A,C} & p_l \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} N_{t,A}^{endo} \\ N_{t,C}^{endo} \end{pmatrix} \quad (7)$$

avec :

- $N_{t,A}^{endo}$ et $N_{t,C}^{endo}$ respectivement le nombre d'adultes femelles qui émergent des sous parcelles A et C à la date t .
- $\lambda_{t,A}$, $\lambda_{t,B}$ et $\lambda_{t,C}$ respectivement le nombre d'adultes femelles entrant dans les sous parcelles A , B et C à la date t
- p_l la probabilité qu'un adulte émergeant du sol reste dans sa sous-parcelle

- $\alpha_{i,j}$ l'attractivité pour les adultes femelles qui émergent de la sous-parcelle i d'aller dans la sous-parcelle j avec $j \neq i$ et $i \in A, C$

Toujours d'après l'hypothèse selon laquelle les cécidomyies des fleurs sont attirées par les inflorescences, les adultes émergeant du sol et quittant leur sous-parcelle sont redistribués dans les deux autres sous-parcelles selon l'abondance des ressources dans ces sous-parcelles. Par exemple, les adultes émergeant de la sous-parcelle A et la quittant ont une plus grande probabilité d'aller dans la sous-parcelle B s'il y a plus de ressources dans cette sous-parcelle que dans la C . Ainsi, $\alpha_{i,j}$, l'attractivité de la sous-parcelle j pour les adultes quittant la sous-parcelle i est définie ainsi :

$$\alpha_{i,j} = \frac{I_{t,j}}{\sum_k I_{t,k}} \quad (8)$$

avec :

- $i \in A, B, C$
- $j, k \in A, B, C$ et $j, k \neq i$
- $I_{t,j}$, $j \in A, B, C$ le nombre d'inflorescences vivantes dans la sous-parcelle j à la date t .

Les flux de cécidomyies des fleurs entre sous-parcelles et avec l'extérieur sont décrits dans la figure 12. A noter que comme il n'y a pas d'adultes qui émergent de la sous-parcelle B (modalité bâchée), $N_{t,B}^{endo} = 0$ et aucune femelle endogène n'est redistribuée de la sous-parcelle B vers les sous-parcelles A et C .

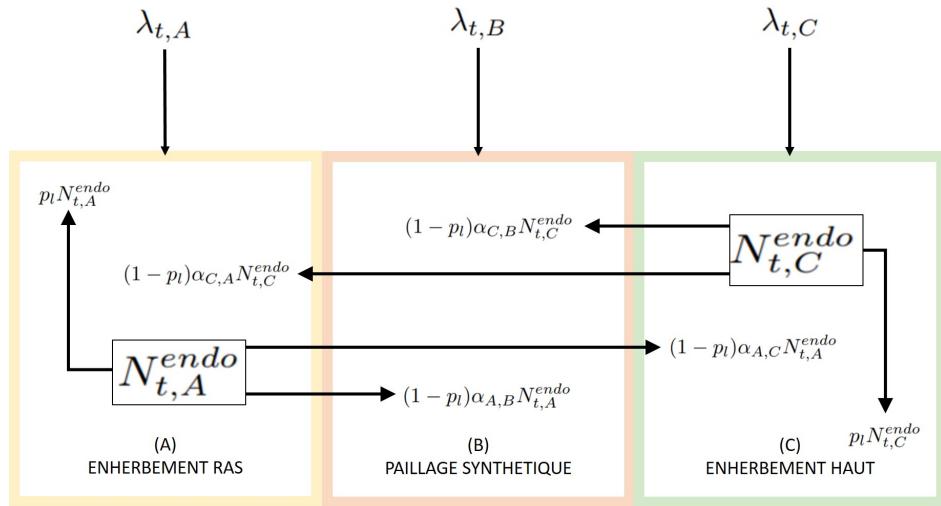


FIGURE 12: Les flux des femelles adultes des cécidomyies des fleurs dans un verger divisé en trois sous-parcelles selon trois modalités de couverture du sol

2.2.2 Population d'inflorescences

Dans cette partie, par soucis de simplification, les notations pour désigner les sous-parcelles A , B ou C ont été supprimées. Dans cette partie, les populations correspondent à une sous-parcelle.

A chaque date d , B_d nouvelles inflorescences apparaissent dans une sous-parcelle. Si ces inflorescences ne sont pas attaquées par la cécidomyie des fleurs elles vivent T jours, sinon leur durée de vie est inférieure ou égale à T selon le niveau d'attaque.

Lorsqu'une inflorescence se fait attaquer par une cécidomyie des fleurs, elle accumule des larves qui sont à l'origine des dégâts. Au temps t , si ce nombre de larves cumulées est nul, l'inflorescence est parfaitement saine ; si ce nombre est strictement inférieur à ψ (et strictement supérieur à 0), l'inflorescence est contaminée par la cécidomyie des fleurs, mais toujours vivante ; si ce nombre est supérieur à ψ , l'inflorescence meurt au temps $t + 1$.

Dans le modèle, les inflorescences sont structurées par rapport à leur date d'apparition. Le nombre de larves accumulées sur les inflorescences apparues à la même date d et toujours vivantes à la date t est noté L_t^d .

Dans le modèle, les larves qui s'éjectent des inflorescences dans la sous-parcelle à la date t notées L_t sont distribuées de manière homogène entre tous les groupes d'inflorescences.

Le modèle de population d'inflorescences est formalisé par l'ensemble des équations suivantes.

Soit I_t^d le nombre d'inflorescences apparues le jour d et toujours vivantes au jour t .

$$I_{t+1}^d = \begin{cases} B_d & \text{si } t + 1 = d \\ I_t^d - \pi & \text{si } d < t + 1 < d + T \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \quad (9)$$

avec :

- B_d le nombre de nouvelles inflorescences à la date d
- T la durée de vie "théorique" d'une inflorescence, lorsqu'elle est saine et non attaquée par la cécidomyie des fleurs
- π le nombre d'inflorescences apparues à la date d qui meurent à la date $t + 1$

$$\pi = \min(I_t^d, \alpha) \quad (10)$$

avec :

- $\alpha = \lfloor \frac{L_t^d}{\psi} \rfloor$
- L_t^d le nombre de larves accumulées sur les inflorescences I_t^d

- ψ le nombre de larves accumulées sur une inflorescence garantissant sa mort

Soit I_t la population d'inflorescences vivantes à l'instant t dans une sous-parcelle.

$$I_t = \sum_{d=1}^t I_t^d \quad (11)$$

avec I_t^d le nombre d'inflorescences apparues le jour d et toujours vivantes au jour t .

Soit L_t^d le nombre de larves accumulées sur les inflorescences I_t^d .

$$L_{t+1}^d = \begin{cases} 0 & \text{si } I_{t+1}^d = 0 \\ L_t^d + \frac{I_{t-d_l+1}^d}{I_{t-d_l+1}} L_{t+1} - \pi\psi & \text{sinon} \end{cases} \quad (12)$$

avec :

- I_t^d le nombre d'inflorescences apparues le jour d et toujours vivantes au jour t
- I_t le nombre d'inflorescences vivantes au jour t dans la sous-parcelle
- L_t le nombre de larves qui s'éjectent des inflorescences à la date t
- ψ le nombre de larves accumulées sur une inflorescence garantissant sa mort
- π le nombre d'inflorescences apparues à la date d qui meurent à la date $t+1$

2.2.3 Le couplage des deux sous-modèles

Le modèle du système manguier - cécidomyie des fleurs est le couplage des deux sous-modèles présentés précédemment.

Les équations 1, 2, 3, 4, 5 et 6 permettent d'obtenir la population d'adultes, de larves et de larves piégées dans chaque sous parcelle. Elles sont utilisées couplées avec les équations 7 et 8 pour obtenir ces mêmes variables mais en tenant compte des flux de cécidomyies des fleurs entre les sous-parcelles. Les équations 9, 10, 11 et 12 permettent d'obtenir la population d'inflorescences vivantes dans chaque sous-parcelle.

Les parties qui suivent détaillent les entrées et les sorties de ce nouveau modèle.

2.2.3.1 Entrées

$I_{t,i}^t$, $i \in \{A, B, C\}$ le nombre de nouvelles inflorescences dans la sous-parcelle i à chaque date t .

2.2.3.2 Sorties

$I_{t,i}$, $i \in \{A, B, C\}$ le nombre d'inflorescences vivantes dans la sous-parcelle i à chaque date t .

$N_{t,i}$, $i \in \{A, B, C\}$ le nombre de femelles adultes de cécidomyie des fleurs dans la sous-parcelle i à chaque date t .

$L_{t,i}$, $i \in \{A, B, C\}$ le nombre de larves de cécidomyie des fleurs qui s'éjectent au sol dans la sous-parcelle i à chaque date t .

$L_{t,i}^p$, $i \in \{A, B, C\}$ le nombre de larves piégées de cécidomyie des fleurs dans la sous-parcelle i à chaque date t .

2.3 Récapitulatif des paramètres

2.3.1 Population de cécidomyie des fleurs

2.3.1.1 Paramètres connus

E , μ , d_l , d_p , SR sont décrits dans l'annexe E et issus de [18].

p_{pup} , la probabilité d'avoir une phase de pupaison et de survivre jusqu'à la fin de cette phase vaut 0.77 et est issue de [21].

$\mu_{MS,B}$, la probabilité de survie au bâchage pendant l'enfouissement de la larve dans le sol et pendant l'émergence de l'adulte vaut 0 (hypothèse).

β , le coefficient mesurant l'efficacité du piège vaut 1 (hypothèse).

2.3.1.2 Paramètres à estimer

$\gamma \geq 0$, le coefficient multiplicatif pour déterminer les adultes exogènes.

$\mu_{MS,A} \in [0, 1]$, la probabilité de survie à l'enherbement ras pendant l'enfouissement de la larve dans le sol et pendant l'émergence de l'adulte.

$\mu_{MS,C} \in [0, 1]$, la probabilité de survie à l'enherbement haut pendant l'enfouissement de la larve dans le sol et pendant l'émergence de l'adulte.

$p_l \in [0, 1]$, la probabilité qu'un adulte émergeant reste dans sa parcelle.

$k \geq 0$, le nombre maximal d'adultes que peut supporter une inflorescence chaque jour.

2.3.2 Population des inflorescences

2.3.2.1 Paramètres connus

T est la durée de vie "théorique" d'une inflorescence, lorsqu'elle est saine et non attaquée par la cécidomyie des fleurs (voir partie 4.1.2).

2.3.2.2 Paramètres à estimer

ψ le nombre de larves accumulées sur une inflorescence garantissant sa mort.

3 Matériels et méthodes

3.1 Les données

Les données utilisées dans cette étude sont issues d'un essai réalisé en 2017 dans le but de voir l'effet de différentes modalités de couverture du sol sur les populations de cécidomyies des fleurs et leurs dégâts. Ce qui suit est tiré du rapport de stage de Brustel (2018) [15]

L'étude a été réalisée sur deux vergers de la commune de Saint Paul, à l'ouest de l'île, où le climat chaud et sec est propice à la culture du manguier [6].

3.1.1 Dispositif expérimental

Trois traitements, correspondants à trois modalités de couverture du sol, ont été testés sur chaque verger : le paillage synthétique (bachage), l'enherbement haut et l'enherbement ras. Il y a une cinquantaine d'arbres par modalité. La disposition des traitements est représentée sur la figure 13.



FIGURE 13: La disposition des traitements (modalités de couverture du sol) dans leur environnement respectif (source : [15]). Le paillage synthétique est en rouge, l'enherbement haut en vert et l'enherbement ras en jaune.

Le paillage synthétique est une pratique consistant en un recouvrement complet du verger de manguier en mettant au sol un tapis de sol tressé synthétique. L'enherbement haut est un couvert végétal maintenu grâce à l'arrêt des pratiques de débroussaillage.

L'enherbement ras est une couverture végétale spontanée peu développée voire sur certaines zones du verger un sol nu, limitée par un débroussaillage mécanique. Ces différentes modalités de couverture du sol sont représentées sur la figure 14. Aucun herbicide n'a été utilisé sur les parcelles d'expérimentation.



FIGURE 14: Les différentes modalités de couverture du sol. De gauche à droite : A, enherbement ras ; B, paillage synthétique ; C, enherbement haut. (source : A. Ratnadass)

3.1.2 Suivis

Durant cette expérimentation, trois suivis ont été effectués, ils sont décrits dans les parties qui suivent.

3.1.2.1 Dynamique d'apparition des inflorescences

Le but de ce suivi est d'estimer la dynamique de floraison, l'intensité de floraison, le taux de fructification et le rendement des vergers suivis et de comparer ces variables pour les différentes modalités de couverture du sol.

Pour cela, 25 arbres par modalité ont été échantillonnés par tirage aléatoire. Sur chaque arbre, 8 UCs sont étiquetées.

Des passages sont effectuées régulièrement (1 à 2 fois par semaine) du 26 juin au 3 octobre afin de noter, pour chaque UC étiquetée :

- La date d'apparition de chaque inflorescence portée par l'UC, c'est à dire la date à laquelle l'inflorescence au stade C est visible (figure 4). A noter qu'une UC peut produire plusieurs inflorescences.
- La date de mort de chaque inflorescence portée par l'UC (cette notation a été effectuée seulement à partir du 1er septembre)

3.1.2.2 Piégeage et estimation des populations de cécidomyies des fleurs

Le but de ce suivi est d'estimer la population de cécidomyies des fleurs dans les deux vergers et dans les trois modalités. Les arbres de ce suivi sont différents de ceux du précédent suivi.

Les populations de cécidomyies des fleurs ont été estimées au moyen de pièges d'interception passifs, mis en place sur chaque modalité du verger.

Les pièges ont été disposés sous les inflorescences de 10 arbres échantillonnés par tirage aléatoire. Du 18 juillet au 16 août, un seul piège était disposé sous chaque arbre. A partir du 16 août, deux pièges étaient disposés sous chaque arbre. Au total, 60 pièges ont été disposés et suivis pendant la conduite de l'expérimentation. La méthode de piégeage est la même que celle utilisée lors de l'essai de 2011 (voir partie 1.2.2.1). La seule différence concerne les pièges d'interception utilisés : ils n'étaient pas des boîtes en plastique de 17 × 12 cm mais des bidons plastiques de 12 × 12 cm.

Du 19 juillet au 10 octobre, à chaque passage (1 à 2 fois par semaine) et pour chaque piège, les éléments suivants ont été relevés :

- Le nombre de larves capturées dans le piège
- Le nombre d'inflorescences présentes au-dessus du piège
- Le nombre total d'inflorescences vivantes dans l'arbre
- Le nombre total d'inflorescences mortes dans l'arbre

3.1.2.3 Evaluation des dégâts des cécidomyies des fleurs sur les inflorescences

Le but de ce suivi est de suivre l'évolution du niveau de dessèchement des inflorescences suivies pour comparer le niveau de dégât selon la modalité de couverture du sol, et également établir un lien possible avec le nombre de larves piégées en dessous de ces mêmes inflorescences et en fonction de leur stade phénologique.

Au dessus de chaque piège, deux à quatre inflorescences ont été suivies des premiers stades phénologiques identifiables (C-D1-D2) jusqu'au stade G. Les notations sont effectuées du 1er septembre au 6 octobre.

A chaque passage, les éléments suivants sont relevés pour toute inflorescence suivie :

- Le stade phénologique de l'inflorescence
- Le niveau de dessèchement de l'inflorescence (voir figure 15)
- Le nombre de piqûres visibles sur l'inflorescence
- Le nombre de larves capturées par le piège en dessous de l'inflorescence (il peut y avoir plusieurs inflorescences au dessus d'un même piège)

Le niveau de dessèchement (ou niveau de dégât) des inflorescences étiquetées est noté selon les classes représentées sur la figure 15 et définies ci-après.

- 0 = inflorescence saine
- 1 = quelques piqûres, inflorescence non desséchée
- 2 = dessèchement de l'inflorescence inférieur à 25 %
- 3 = dessèchement compris entre 25 et 75 %
- 4 = dessèchement supérieur à 75 %
- 5 = panicule sèche, morte

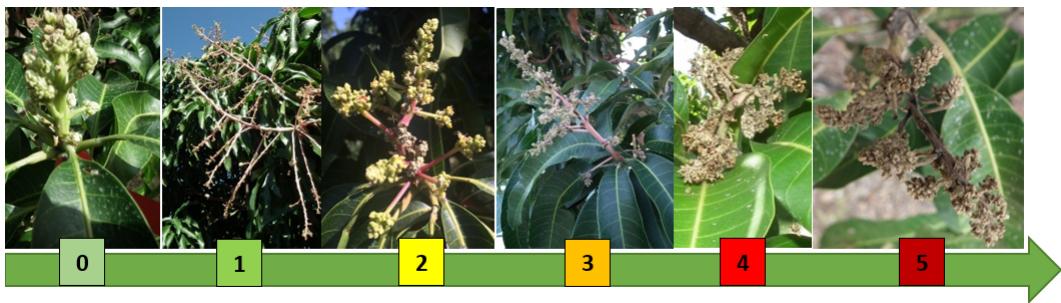


FIGURE 15: Les niveaux de dessèchement des inflorescences (source : [15])

Durant ces expérimentations, il y a eu une forte attaque de cécidomyies des fleurs. Très peu d'inflorescences se sont desséchées de façon naturelle. De plus, la floraison a été très faible : le taux de floraison est de 0.31 pour le bloc 1 et de 0.13 pour le bloc 2 [15]. A cause du très faible taux de floraison du bloc 2, les données de cette parcelle ne seront pas utilisées pour calibrer le modèle.

3.2 Logiciels utilisés

Cette partie décrit les logiciels utilisés pour la mise en forme et l'analyse des données et la définition du modèle.

3.2.1 R pour l'analyse des données expérimentales

R est un langage de programmation et un logiciel libre dédié aux statistiques et à la science des données. Il est à la fois un langage informatique et un environnement de travail. Il permet de traiter des jeux de données, tracer des graphiques et faire des analyses.

Il a été utilisé pour mettre en forme et analyser les données expérimentales.

3.2.2 Python pour la modélisation

Python est un langage de programmation orienté objet. La bibliothèque standard de Python est très riche et de nombreuses bibliothèques gratuites peuvent être facilement ajoutées. Python est dynamiquement typé.

Il a été utilisé pour le codage du modèle, l'estimation des paramètres du modèle et les simulations.

3.3 Méthodes pour la calibration et l'évaluation du modèle

Cette partie détaille comment les paramètres du modèle ont été estimés. Il y a d'abord le critère d'erreur à minimiser, l'algorithme d'optimisation utilisé pour minimiser ce critère et la description des étapes pour la calibration du modèle.

3.3.1 RMSE et normalisation des données

L'erreur quadratique moyenne (RMSE : Root Mean Square Error) est un critère souvent utilisé pour mesurer la différence entre des valeurs prédictes par un modèle et les valeurs observées. Si cette erreur vaut 0, cela indique une parfaite agrégation entre les données observées et simulées [13].

$$RMSE(Y, \hat{Y}) = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_1^N (Y_i - \hat{Y}_i)^2}$$

avec $Y, \hat{Y} \in \mathbb{R}^N$ respectivement les données observées et les données simulées correspondantes.

Pour l'optimisation du modèle, les données observées et simulées sont normalisées avant de calculer RMSE :

$$Y_i^{norm} = \frac{Y_i - \max(Y)}{\max(Y) - \min(Y)} \quad (13)$$

avec $Y, Y^{norm} \in \mathbb{R}^N$ respectivement les données non normalisées et les données normalisées.

$$\hat{Y}_i^{norm} = \frac{\hat{Y}_i - \max(\hat{Y})}{\max(\hat{Y}) - \min(\hat{Y})} \quad (14)$$

avec $\hat{Y}, \hat{Y}^{norm} \in \mathbb{R}^N$ respectivement les données non normalisées et les données normalisées.

3.3.2 Algorithme utilisé

Pour optimiser les fonctions objectifs, la fonction basinhopping de la librairie scipy.optimize est utilisée. Elle trouve le minimum global d'une fonction en utilisant l'algorithme de basin-hopping conçu pour imiter le procédé naturel de minimisation d'énergie des groupes d'atomes [8].

Basin-hopping est un algorithme stochastique itératif qui tente de trouver le minimum global d'une fonction f d'une ou plusieurs variables. L'algorithme passe au travers des étapes suivantes à chaque itération. Sachant que les variables de la fonction objectif valent x_t à la t^e itération,

- Générer $y_{t+1} = q(x_t)$ avec une distribution de probabilité q .
- Rechercher un minimum local à partir des valeurs initiales y_{t+1} . On obtient les valeurs x_{new} .
- Accepter ou rejeter les nouvelles valeurs obtenues avec la minimisation x_{new} . Le test d'acceptation utilisé est celui de Métropolis-Hastings.

Si $f(x_{new}) < f(x_t)$. Alors $x_{t+1} = x_{new}$.

Sinon, $\begin{cases} x_{t+1} = x_{new} & \text{avec probabilité } e^{-\frac{f(x_{new})-f(x_t)}{T}} \\ x_{t+1} = x_t & \text{avec probabilité } 1 - e^{-\frac{f(x_{new})-f(x_t)}{T}} \end{cases}$

T est un paramètre fictif du système appelé la température (similaire à l'algorithme du recuit simulé).

3.3.3 Formulation du problème et procédure pour estimer les paramètres

L'estimation des paramètres se fait en deux temps pour ajuster au mieux les dynamiques des larves piégées, puis les dynamiques des inflorescences.

L'objectif du premier sous-modèle (i.e., population de cécidomyies des fleurs) est de simuler les larves piégées $L_{t,i}^p$, $i \in \{A, B, C\}$ dans les sous-parcelles i du verger. Les entrées sont le nombre d'inflorescences vivantes $I_{t,i}$, $i \in \{A, B, C\}$ dans les sous-parcelles i du verger. La première optimisation se fait sur les larves piégées de cécidomyie des fleurs. Elles sont ajustées sur les données expérimentales disponibles dans les jeux de données (voir partie 3.1). Cette première optimisation permet d'estimer les paramètres explicités dans la partie 2.3.1 en minimisant la fonction objectif suivante :

$$\frac{1}{3}RMSE(\hat{L}_{t,A}^p, L_{t,A}^p) + \frac{1}{3}RMSE(\hat{L}_{t,B}^p, L_{t,B}^p) + \frac{1}{3}RMSE(\hat{L}_{t,C}^p, L_{t,C}^p)$$

avec $L_{t,i}^p$ et $\hat{L}_{t,i}^p$, $i \in \{A, B, C\}$ respectivement le nombre de larves piégées observées et simulées dans la sous parcelle i et normalisées avec la formule 14.

L'objectif du modèle global (couplage des deux sous-modèles), i.e., population de cécidomyies des fleurs et population d'inflorescences, est de simuler la dynamique des inflorescences $I_{t,i}$, $i \in \{A, B, C\}$ dans les sous-parcelles i du verger. Les entrées sont le nombre de nouvelles inflorescences $I_{t_0,i}^t$, $i \in \{A, B, C\}$ dans les sous-parcelles i du verger. La seconde optimisation se fait sur les inflorescences vivantes. Elles sont ajustées sur les données expérimentales disponibles dans les jeux de données (voir partie 3.1). Les paramètres du premier sous-modèle étant déjà estimés, ce sont des paramètres fixes pour cette deuxième optimisation. Alors, cette deuxième optimisation permet d'estimer les paramètres explicités dans la partie 2.3.2 en minimisant la fonction objectif suivante :

$$\frac{1}{3}RMSE(\hat{I}_{t,A}, I_{t,A}) + \frac{1}{3}RMSE(\hat{I}_{t,B}, I_{t,B}) + \frac{1}{3}RMSE(\hat{I}_{t,C}, I_{t,C})$$

avec $I_{t,i}$ et $\hat{I}_{t,i}$, $i \in \{A, B, C\}$ respectivement le nombre d'inflorescences observées et simulées dans la sous parcelle i et normalisées avec la formule 14.

Finalement, ces deux optimisations successives permettent d'estimer tous les paramètres recherchés.

4 Résultats

Cette partie présente les résultats de l'analyse des données expérimentales et du calibrage du modèle.

4.1 Analyse des données expérimentales

Les résultats présentés ici sont i) l'ajustement des dynamiques de floraison à partir des différents suivis de l'expérimentation, ii) l'estimation des durées des stades phénologiques des inflorescences, iii) et d'après les données expérimentales, les liens entre le stade phénologique de l'inflorescence et le nombre de piqûres ou le nombre de larves piégées à chaque date de relevé. Les résultats obtenus sont intégrés dans le modèle, ou servent à valider qualitativement le modèle.

4.1.1 Dynamique des inflorescences

Les données du "suivi de la dynamique d'apparition des inflorescences", obtenues sur un sous-échantillon de 200 UCs dans chaque sous-parcelle, sont décrites dans la partie 3.1.2.1. Dans la suite, ce suivi est noté s_1 . Ces données permettent d'obtenir la dynamique d'apparition des inflorescences ainsi que la dynamique des inflorescences vivantes au cours de la floraison. Cependant, la notation des dates de mort des inflorescences n'a été faite qu'à partir du 1er septembre. De ce fait, il y a une forte diminution des inflorescences vivantes à la première date de notation de la mortalité. Pour pallier ce problème, il a fallu extrapoler les dynamiques d'inflorescences mortes qui ont eu lieu avant cette date et ainsi corriger les dynamiques d'inflorescences vivantes¹. Les courbes ainsi obtenues pour les dynamiques d'inflorescences vivantes sont reproduites sur la figure 16.

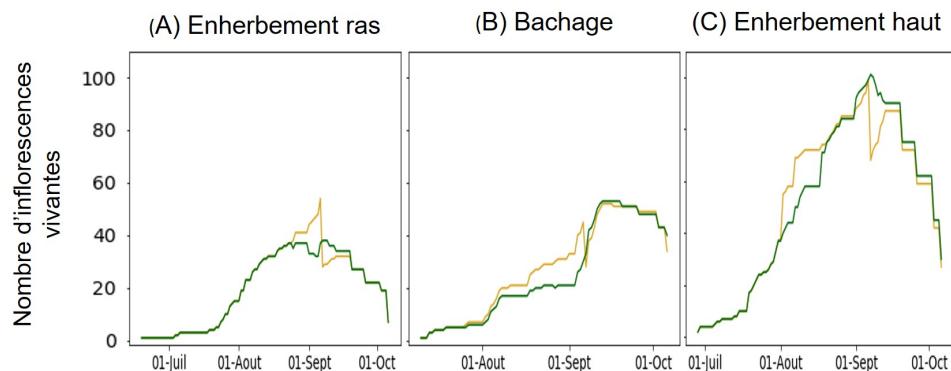


FIGURE 16: Le nombre d'inflorescences vivantes non corrigées (en jaune) et corrigées (en vert) sur les 200 UCs de chaque sous parcelle A, B et C

1. Voir "Cecidomyie/Python/Exploration des donnees/Cinétiques inflorescences.ipynb"

Les données du suivi "piégeage et estimation des populations" sont décrites dans la partie 3.1.2.2. Dans la suite, ce suivi est noté s_2 . Ces données permettent d'avoir le nombre total d'inflorescences vivantes, dans chaque arbre disposant de piège, à chaque date de relevé. En supposant que ces arbres ont la même distribution que tous les autres arbres de la sous-parcelle, il est possible de mettre ces données à l'échelle de la sous-parcelle. Il faut les multiplier par un coefficient $a_i = \frac{\text{Nombre d'arbres total dans la sous-parcelle}}{\text{Nombre d'arbres total piégés}}$ où $i \in \{A, B, C\}$.

Les données du suivi s_1 sont relevées sur 200 UCs dans chaque sous-parcelle, elles ne sont pas non plus à l'échelle de la sous-parcelle. Afin de transposer ces données à l'échelle de la sous-parcelle, il faut estimer un paramètre b_i tel que $I_{t,i}^2 = b_i \times I_{t,i}^1$, $i \in \{A, B, C\}$, $I_{t,i}^1$ correspond à la population d'inflorescences vivantes du suivi dynamique s_1 , $I_{t,i}^2$ à celle du suivi s_2 . Pour estimer b_i , on minimise $RMSE(I_{t,i}^2, b_i \times I_{t,i}^1)$, $i \in \{A, B, C\}$, le critère d'erreur $RMSE$ est défini dans la partie 3.3.1. Les courbes ainsi obtenues pour les dynamiques des inflorescences vivantes sont reproduites sur la figure 17.

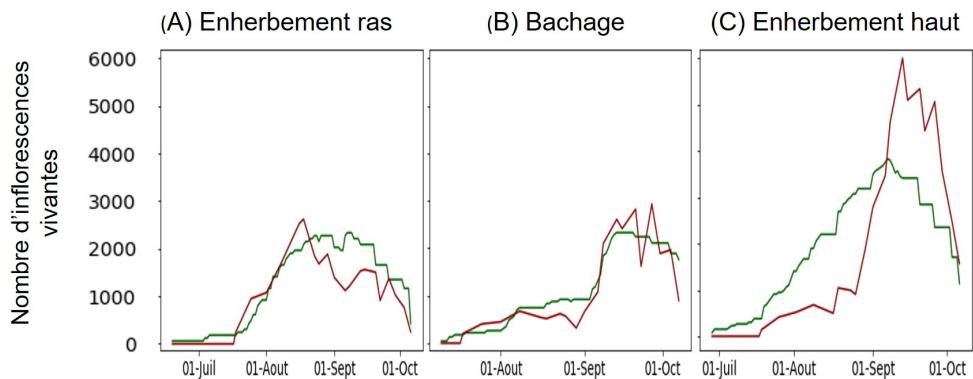


FIGURE 17: Le nombre d'inflorescences vivantes à l'échelle de la sous-parcelle i , $i \in \{A, B, C\}$: $b_i \times I_{t,i}^1$ (en vert) et $I_{t,i}^2$ (en rouge) dans chaque sous-parcelle A, B et C. $b_A = 51.60$, $b_B = 44.14$, $b_C = 37.76$

→ Le coefficient b_i , $i \in \{A, B, C\}$ pour mettre les inflorescences du suivi s_1 à l'échelle de la sous-parcelle peut être utilisé sur toutes les données de ce suivi. Cela permet d'obtenir la dynamique d'apparition des inflorescences à l'échelle de la sous-parcelle. Cette information est utile pour simuler la dynamique des inflorescences vivantes à partir des nouvelles inflorescences (sous-modèle 2 et modèle global).

4.1.2 Durées des stades phénologiques des inflorescences

Les durées des stades phénologiques des inflorescences du manguier ont été déterminées à partir de supports bibliographiques disponibles. Ces supports proposaient cependant des définitions et des durées de stades phénologiques différentes. Il a d'abord fallu

comparer et adapter ces définitions à celles qu'on considère comme références, présentées dans ce rapport (voir partie 1.1.1.3). Puis, en utilisant les mêmes définitions des stades phénologiques des inflorescences, il a fallu comparer les durées pour chacun des stades. Cette partie présente un résumé de ces comparaisons.

Les stades phénologiques de plusieurs inflorescences ont été notés tous les jours durant toute la floraison 2010 et sur plusieurs sites. A partir de cette base de données (nommée "BaseDeCroissanceInflo"), plusieurs méthodes (issues de [1], [3] et [18]) ont été utilisées pour estimer les durées des stades phénologiques (voir table 1). Ces méthodes sont les suivantes :

- 1 Une régression linéaire pour obtenir une relation linéaire entre la température et la durée des stades de développement [1] (voir annexe D).
- 2 Des modèles de temps thermiques [3] (voir partie 1.2.1 et annexe C).
- 3 La méthode n'est pas connue. Ce sont des durées énoncées dans [18] sans justification.

Stade phénologique	Méthode 1	Méthode 2	Méthode 3	Moyenne
D	7	7	7	7
E	11	7	10	9
F-PF	33	35	33	34
TOUS	51	49	50	50

TABLE 1: Les durées des stades phénologiques des inflorescences en fonction de la méthode utilisée. Les durées avec les méthodes 1 et 2 sont obtenues avec une température de 22 °C qui correspond à la température moyenne sur toute la durée de la floraison de l'essai décrit dans la partie 3.1.

Finalement, la durée conservée pour chaque stade est la moyenne obtenue avec ces trois méthodes.

→ Les durées des stades phénologiques sont connues. On peut en déduire la durée de vie d'une inflorescence. Ces durées sont valides dans le cas où l'inflorescence est saine (pas d'attaques de cécidomyie des fleurs). Cette information est utile pour simuler la dynamique des inflorescences vivantes à partir des nouvelles inflorescences en appliquant cette durée de vie fixe maximale pour toutes les inflorescences (sous-modèle 2 et modèle global).

4.1.3 Lien entre le stade phénologique et le nombre de piqûres

Les données du suivi "évaluation des dégâts des cécidomyies des fleurs sur les inflorescences" permettent de déterminer le nombre moyen de piqûres par inflorescence en fonction de son stade phénologique (voir table 2). Il faut rappeler qu'une piqûre sur une inflorescence est causée par une ou plusieurs larves qui s'en éjecte.

Stade phénologique	D	E	F-PF
Nombre de piqûres	na	4.8	9.9

TABLE 2: Le nombre moyen de piqûre par inflorescence en fonction de son stade phénologique pour des inflorescences ayant atteint un niveau de dégât 4 à 5. na (not available) signifie que l'information n'est pas disponible.

→ Cette information sera utilisée pour vérifier la pertinence des paramètres estimés.

4.1.4 Lien entre le stade phénologique et le nombre de larves piégées

Les données du suivi "évaluation des dégâts des cécidomyies des fleurs sur les inflorescences" permettent de trouver le nombre moyen de larves piégées par relevé et par inflorescence en fonction de son stade phénologique (voir table 3).

Stade phénologique	D	E	F-PF
Nombre de larves piégées	0.3	2.5	0.8

TABLE 3: Le nombre moyen de larves piégées par relevé et par inflorescence en fonction de son stade phénologique.

Connaissant la durée de chaque stade phénologique et sachant qu'il y a en moyenne 2 relevés par semaine, il est possible de trouver un nombre moyen de larves piégées par inflorescences pour sa durée de vie. Ce nombre est noté z .

$$z = 0.3 \times \frac{7}{7} \times 2 + 2.5 \times \frac{9}{7} \times 2 + 1.3 + 0.8 \times \frac{34}{7} \times 2 = 14.8$$

→ Cette information sera utilisée pour vérifier la pertinence des paramètres estimés.

4.2 Modélisation

Cette partie présente les valeurs des paramètres estimées avec les deux optimisations, ainsi que la simulation des dynamiques des larves piégées et des inflorescences dans les trois sous-parcelles.

4.2.1 Optimisation sur la population de larves (à partir du sous-modèle 1)

Les valeurs estimées des paramètres du premier sous-modèle sont résumées dans la table 4.

Paramètre	Valeur
γ	0.59
$\mu_{MS,A}$	0.98
$\mu_{MS,C}$	0.44
p_l	0.59
k	0.84

TABLE 4: Les valeurs estimées des paramètres du premier sous-modèle

Chaque jour, dans chaque sous-parcelle, le nombre de femelles adultes de cécidomyie des fleurs exogènes représente près de 60% du nombre d’inflorescences vivantes. Autrement dit, une inflorescence attire, en moyenne, chaque jour, moins d’une femelle adulte de cécidomyie des fleurs de l’extérieur. Aucune information dans la littérature ou dans les données expérimentales ne permet d’avoir une idée de la valeur de γ , cependant, l’estimation faite ne paraît pas aberrante.

La probabilité de survie au traitement du sol enherbement ras pendant l’enfouissement de la larve dans le sol et pendant l’émergence de l’adulte est de 0.98. Cette valeur est très élevée, et indique que l’enherbement ras n’aurait quasiment pas d’effet sur la cécidomyie des fleurs. La probabilité de survie au traitement du sol enherbement haut pendant l’enfouissement de la larve dans le sol et pendant l’émergence de l’adulte est de 0.44. $\mu_{MS,A} > \mu_{MS,C}$ est en accord avec l’hypothèse selon laquelle l’enherbement haut est une barrière physique plus forte que l’enherbement ras.

Il y a presque autant d’adultes émergeant du sol qui quittent la sous-parcelle que d’adultes qui y restent. Aucune information dans la littérature ou dans les données expérimentales ne permet d’avoir une idée de la valeur de p_l .

Chaque jour, $k (= 0.84)$ femelles, au maximum, peuvent pondre sur une inflorescence. Une femelle donne $E \times \mu = 6$ larves qui s’éjectent de l’inflorescence. Pour une durée de vie maximale de $T = 50$ jours, une inflorescence peut donc avoir au plus 252 larves (ou piqûres). Cette valeur paraît alors élevée en comparaison avec les valeurs estimées dans les parties 4.1.3 et 4.1.4. Cette valeur est surestimée car les inflorescences ne vivent pas toutes 50 jours, en particulier celles fortement infestées par la cécidomyie des fleurs, et toutes les inflorescences ne se font probablement pas infester tous les jours de leur existence par une femelle de cécidomyie des fleurs. Les valeurs estimées dans les parties 4.1.3 et 4.1.4 sont à l’inverse certainement sous-estimées de part les conditions difficiles de relevé (piège qui tombe, piqûre non visible ...).

Finalement, ces valeurs obtenues pour ces paramètres peuvent être cohérentes.

Ces paramètres estimés permettent de simuler les dynamiques des populations des larves piégées de cécidomyie des fleurs. Ces courbes, avec celles des dynamiques observées, sont présentées sur la figure 18.

Pour la sous-parcelle A, la dynamique simulée est bien ajustée à la dynamique observée à l’exception du pic de fin septembre dans les données observées. Pour les sous-

parcelles B et C , les dynamiques simulées sont globalement bien ajustées aux dynamiques observées. On notera cependant que les populations simulées ne diminuent pas après le pic de fin septembre. Les pics de fin septembre sont bien captés pour les dynamiques des sous-parcelles B et C car au même moment, il y a un pic de floraison dans les données (voir figure 17, courbe rouge) et donc beaucoup d'adultes exogènes. Comme il n'y a pas de pic de floraison dans les données pour la sous-parcelle A , le pic n'est pas bien capté. Il existe une forte variabilité dans les données expérimentales (du fait de l'échantillonnage, des méthodes de suivis qui ne sont pas toujours très précises et de la nature biologique du système étudié). De ce fait, un pic si il est isolé peut être envisagé comme une donnée aberrante, et c'est d'avantage la dynamique gloable qu'il faut essayer de capter. Les dynamiques simulées des trois sous-parcelles rencontrent le même problème en ne diminuant pas brusquement à la fin de la floraison. Cela peut s'expliquer par le fait que, dans le modèle, les adultes endogènes ne quittent jamais les sous-parcelles.

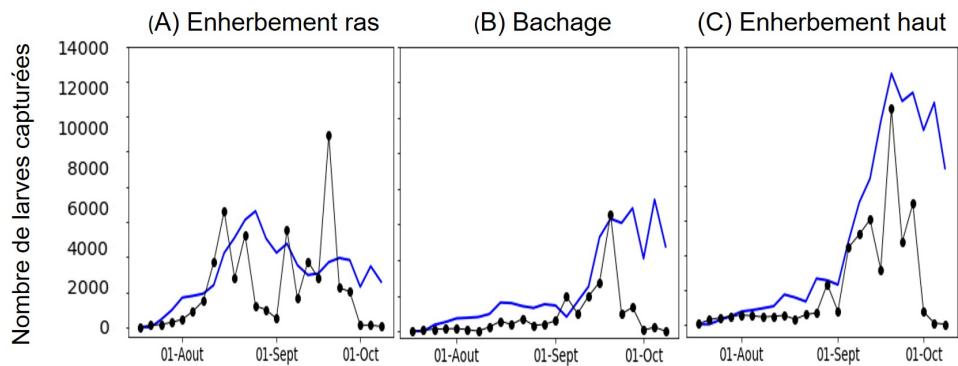


FIGURE 18: Les dynamiques des populations simulées (en bleu) et observées (en noir) de larves piégées de cécidomyies des fleurs dans chaque sous parcelle A , B et C

4.2.2 Optimisation sur la population d'inflorescences (à partir du modèle global)

Les paramètres du premier sous-modèle étant fixés, le seul paramètre estimé dans cette deuxième optimisation sur le modèle global (couplage des deux sous-modèles) est ψ . Il est égal à 102. Cette valeur signifie qu'une inflorescence meurt si elle est infestée par 102 larves de cécidomyie des fleurs, soit par $17 (= \frac{\psi}{E \times \mu})$ femelles adultes de cécidomyie des fleurs. Alors, si une inflorescence se fait attaquer par k individus, elle meurt au bout de $21 (= \frac{\psi}{E \times \mu} \times \frac{1}{k})$ jours, soit au début du stade F . C'est une moyenne mais ce nombre paraît tout de même élevé. Au dire d'experts, les jeunes inflorescences qui se font attaquer massivement meurent seulement au bout de quelques jours. Cependant, ces inflorescences qui meurent de manière précoce sont en pratique, difficilement observables et dans les données observées (partie 3.1.2.3), la plupart des inflorescences meurent au stade F .

Tous les paramètres estimés permettent de simuler les dynamiques des populations d’inflorescences vivantes et des larves piégées de cécidomyie des fleurs à partir des dynamiques d’apparition des inflorescences (observations issues du suivi s_1 et mises à l’échelle de la sous-parcelle). Ces courbes, avec celles des dynamiques observées, sont présentées sur les figures 19 et 20.

Pour la sous-parcelle A , la dynamique d’inflorescences vivantes simulées suit un peu la dynamique observée. Il y a une augmentation des inflorescences au début mais plus faible que pour la dynamique observée, par contre, la deuxième augmentation est bien ajustée. Pour la sous-parcelle B , la dynamique simulée suit assez bien la dynamique observée des inflorescences vivantes, à part que les valeurs observées sont un peu sous-estimées en fin de simulation. Pour la sous-parcelle C , les dynamiques observées et simulées ne se superposent pas du tout. Dans cette sous-parcelle, le sous-échantillonnage des 200 UCs n’est pas représentatif de la dynamique de floraison observée sur les arbres avec les pièges. Dans ce cas, c’est alors d’avantage la qualité des données qui est en cause, plus que le modèle. Finalement, plus les dynamiques d’inflorescences vivantes des deux suivis sont corrélées (voir figure 17), plus les dynamiques d’inflorescences vivantes observées et simulées avec le modèle se superposent bien. Ce qui est logique.

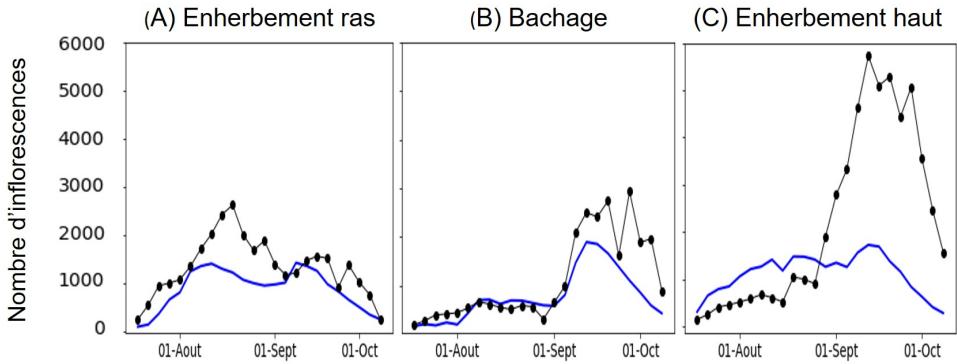


FIGURE 19: Les dynamiques des populations simulées (en bleu) et observées (en noir) d’inflorescences vivantes dans chaque sous parcelle A , B et C

Dans ce paragraphe, on compare les dynamiques simulées de larves piégées à partir du couplage des deux sous-modèles avec les dynamiques observées (voir figure 20), ainsi que celles simulées à partir du premier sous-modèle (voir figure 18). Pour la sous-parcelle A , la dynamique simulée des larves piégées suit globalement celle des données, le pic de fin septembre est mieux capté. Pour la sous-parcelle B , la dynamique simulée avec le modèle global suit assez bien la dynamique observée mais toutes les observations sont sur-estimées. La dynamique simulée pour la sous-parcelle C ne se superpose pas du tout à la dynamique observée et les observations sont sur-estimées (sauf pour le pic). Par rapport aux estimations avec le premier sous-modèle, les estimations obtenues avec le

modèle couplé sont plus élevées. Par contre, il y a une décroissance des larves à la fin de la floraison comme dans les dynamiques observées, ce qui est positif.

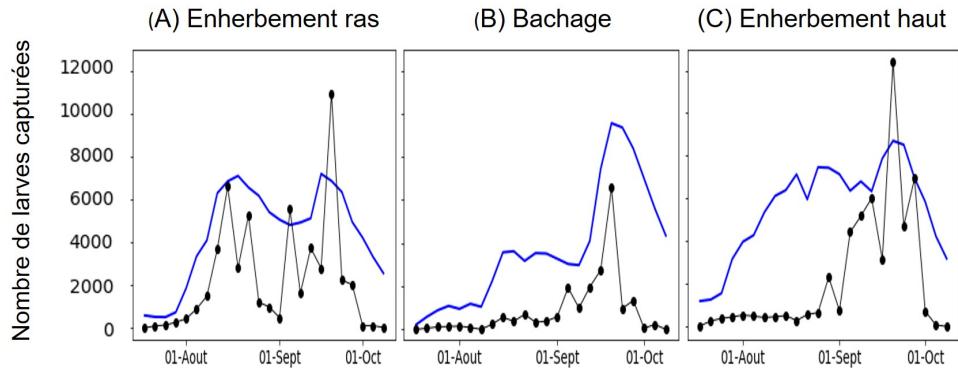


FIGURE 20: Les dynamiques des populations simulées (en bleu) et observées (en noir) de larves piégées de cécidomyies des fleurs dans chaque sous parcelle *A*, *B* et *C*

4.2.3 Conclusion

Cette première approche de modélisation du système manguier - cécidomyie des fleurs avec des équations bien que simples, donnent des résultats encourageants. Les paramètres biologiques estimés sont cohérents et les dynamiques simulées des larves de cécidomyie des fleurs piégées et des inflorescences vivantes suivent globalement les tendances des dynamiques observées, au moins pour deux des trois sous-parcelles.

5 Discussion

Jusqu'ici, un modèle décrivant le système manguier - cécidomyie des fleurs n'existeit pas, du moins pas sous une version représentant le cycle complet du ravageur ainsi que ses dégâts sur l'arbre. Ce stage a permis de construire une première version du modèle avec une approche basée sur des équations simples. Le modèle élaboré simule les dynamiques d'abondance des inflorescences du manguier et des cécidomyies des fleurs à l'échelle d'un verger divisé en trois sous-parcelles avec différentes modalités de couverture du sol, pendant la floraison. Les dynamiques des deux populations évoluent conjointement. Lorsqu'il y a beaucoup d'inflorescences, elles attirent des cécidomyies des fleurs de l'extérieur en nombre, et les dégâts causés par les ravageurs sur les inflorescences entraînent parfois leur mortalité. S'il y a moins d'inflorescences, la population des cécidomyies des fleurs diminue car elles n'ont plus de ressources.

Ce premier modèle est formalisé avec des équations simples et admet quelques hypothèses concernant le comportement de la cécidomyie des fleurs. Cette première ébauche donne tout de même des résultats satisfaisants. Les estimations des paramètres obtenues ont un sens biologique et les premiers ajustements des populations simulées de larves de cécidomyie des fleurs et des inflorescences du manguier suivent la dynamique de ces populations observées.

On a estimé les paramètres en faisant deux optimisations successives, d'abord sur les larves de cécidomyie des fleurs, puis sur les inflorescences du manguier. On a préféré cette "double optimisation" à une optimisation globale de tous les paramètres en même temps pour plusieurs raisons. D'abord, cette double optimisation permet de décrire au mieux chacune des deux dynamiques des populations : une optimisation globale impliquait comme entrée du modèle la population d'apparition des inflorescences, or, cette donnée a due être extrapolée pour être à l'échelle du verger. Enfin, pour des raisons pratiques, des optimisations plus simples permettent d'avoir des temps de calcul plus courts.

Une grosse difficulté de ce stage a été de comprendre et de s'approprier les données. Durant l'expérimentation, il y a eu plusieurs suivis et différentes échelles de relevé. On a donc du extrapolier les données en supposant des comportements moyens pour les cécidomyies des fleurs ou les inflorescences. De plus, sur le terrain, les suivis sont difficiles à effectuer. Les arbres sont hauts, ce qui rend les inflorescences difficiles à identifier. Il y a parfois des adaptations dans la définition des stades phénologiques des inflorescences du manguier, les mesures sont donc subjectives en fonction de l'observateur en particulier pour des inflorescences entre deux stades phénologiques. On peut faire la même remarque pour le niveau de dessèchement des inflorescences. Les pièges sont difficiles à positionner car il faut qu'ils soient en dessous d'une inflorescence et peuvent être renversés par des animaux entre deux suivis. Finalement, on ne connaît pas la fiabilité des données disponibles. Il est pourtant important d'ajuster le modèle sur des données robustes afin de faire correspondre au mieux les données simulées aux données observées et reproduire

au mieux les comportements réels.

Ce premier modèle simple et ajusté sur des données plus ou moins fiables, traduit déjà bien les interactions entre le mangue et la cécidomyie des fleurs. Dans les parties qui suivent, sont proposées des pistes de réflexion afin d'améliorer directement le modèle ou de l'améliorer grâce à l'acquisition de données plus robustes en perfectionnant le dispositif expérimental.

5.1 Propositions visant à améliorer le modèle

Le modèle est formalisé par des équations simples et admet des hypothèses. On propose donc des idées pour améliorer le modèle en le complexifiant et re-considérant certaines hypothèses simplificatrices.

5.1.1 Remise en cause des hypothèses

On a supposé que le verger, contenant les trois sous-parcelles, possède toujours des ressources pour les cécidomyies endogènes. En effet, lorsque les individus rentrent dans la parcelle, ils y restent et ils se déplacent à travers les trois sous-parcelles lorsqu'ils émergent. On pourrait considérer qu'une partie des femelles adultes endogènes quittent la parcelle pour infester d'autres vergers.

On a supposé que les individus exogènes contenaient les cécidomyies des fleurs qui émergent des années précédentes. Mais on ne peut pas les dissocier car il y a peu d'information dans la littérature sur les insectes émergeant. Le modèle serait plus complet si on pouvait avoir deux variables distinctes pour ces deux populations.

On a supposé que le nombre d'individus exogènes qui rentrent dans une sous-parcelle à la date t est une proportion (γ) du nombre d'inflorescences vivantes dans cette sous-parcelle à cette date. Il pourrait s'agir d'une relation plus complexe qui prendrait aussi en compte la répartition des stades phénologiques des inflorescences. On peut aussi considérer le fait que les inflorescences soient issues du premier ou du deuxième flush de floraison pour pondérer leur attractivité. Ou plus généralement, on peut considérer l'avancement de la saison ou des changements des conditions climatiques qui pourrait impacter la disponibilité en femelles exogènes dans les vergers voisins.

5.1.2 Spatialisation et individualisation

L'amélioration du modèle peut passer par la spatialisation des inflorescences et des cécidomyies des fleurs dans le verger comme dans le modèle cécidomyie des fleurs développé par Paul Amouroux [18]. Dans ce cas, les déplacements des femelles et la localisation des inflorescences dans la parcelle seraient pris en compte.

Un autre moyen est de considérer les inflorescences et les cécidomyies des fleurs individuellement. Ainsi, la recherche d'hôte ne serait plus aléatoire, mais pourrait dépendre du stade phénologique de l'inflorescence. On pourrait tenir compte du fait que l'inflorescence soit déjà infestée ou pas, ce qui pourrait influer sur son attractivité vis à vis des femelles à la recherche de sites de ponte. Certaines espèces du genre *Microctonus* ont la capacité olfactive de déterminer si un hôte est déjà parasité, ce qui favorise la survie des oeufs [5]. L'information n'est pas connue pour la cécidomyie des fleurs, si c'est le cas, cette contrainte pourrait être ajoutée à la recherche de l'inflorescence. On a supposé que la disponibilité en ressource dans une sous-parcelle était une fonction linéaire du nombre d'inflorescences par le nombre des cécidomyies des fleurs. Cette fonction pourrait être complexifiée pour tenir compte de l'éventuelle compétition entre les cécidomyies des fleurs.

5.1.3 Conclusion

Ces pistes de réflexion sont juste des propositions pour améliorer le modèle. Certaines sont plus faciles à mettre en place que d'autres. Il faut donc comparer l'amélioration apportée au modèle avec ces méthodes et la difficulté à les introduire dans le modèle.

5.2 Propositions visant à améliorer le dispositif expérimental

Comme évoqué précédemment, il est difficile de se rendre compte de la fiabilité et de la robustesse des données disponibles. Calibrer le modèle devient donc difficile car on ne sait pas à quel point les données simulées doivent s'ajuster aux données observées. On propose donc des idées pour améliorer le dispositif expérimental et obtenir une meilleure qualité des données.

5.2.1 Propositions sur les suivis existants

Sur le suivi de la "dynamique d'apparition des inflorescences", les notations de mortalité n'ont commencé que début septembre, il serait souhaitable de faire ces notations dès le début des suivis afin de ne pas avoir à extrapoler le nombre d'inflorescences mortes.

Sur le suivi "évaluation des dégâts des cécidomyies des fleurs sur les inflorescences", il faudrait commencer les relevés au stade C pour avoir l'historique de l'inflorescence. Cela implique des passages plus réguliers dans le verger pour ne pas manquer l'apparition de l'inflorescence. Il faudrait idéalement avoir une seule inflorescence au-dessus du piège en enlevant les autres inflorescences, ou si ce n'est pas possible, en faisant les notations pour toutes les inflorescences au-dessus du piège.

Il serait préférable de faire tous les suivis (dynamiques d'apparition des inflorescences, dynamiques des inflorescences vivantes, mortalité et piégeage) sur les mêmes arbres afin de ne pas devoir utiliser des données sur des sous-échantillons différents. Il pourrait

être intéressant de poursuivre les suivis plus longtemps pour bien observer les effets du deuxième flush de floraison.

5.2.2 Proposition de nouveaux suivis

Il pourrait être intéressant de mettre des pièges à émergence sur les modalités enherbement haut et enherbement ras, de façon à mesurer la quantité de cécidomyies des fleurs en diapause qui émergent du sol afin d'introduire cette variable dans le système. Comme l'essai de 2017 est reconduit sur le même verger en ce moment, cela permettrait également de voir si la modalité de couverture du sol a un effet sur les ré-infestations l'année suivante.

5.2.3 Conclusion

Ces suggestions ont été faites à Alain Ratnadass, responsable de cette expérimentation. En prenant ces remarques en compte, il tente d'améliorer les suivis de l'an dernier.

Conclusion

Le modèle manguier - cécidomyie des fleurs qui a été développé dans le cadre de ce stage simule les dynamiques des populations d'inflorescences du manguier et des larves piégées de cécidomyies des fleurs, dans un verger divisé en trois sous-parcelles avec différentes modalités de couverture du sol, pendant la période de floraison. Ce modèle tient compte i) du développement naturel des inflorescences et de la mortalité induite par les cécidomyies des fleurs ; ii) du cycle biologique des cécidomyies des fleurs ; iii) de la colonisation du verger par des individus exogènes et des mouvements des individus endogènes entre les sous-parcelles.

Cette première approche à l'échelle de la population a donné des résultats prometteurs. Les paramètres estimés sont cohérents avec leur sens biologique et les dynamiques simulées suivent globalement les dynamiques observées. Les simulations obtenues présentent tout de même des fragilités qui peuvent provenir de la construction du modèle ou de la fiabilité et la robustesse des données. Alors, des pistes de reflexion sont proposées pour améliorer le modèle directement et indirectement à travers le dispositif expérimental. L'expérimentation de 2017 est reconduite en ce moment à La Réunion en tenant compte des suggestions proposées dans ce rapport. Le modèle pourra être testé et évalué avec les données obtenues.

Lorsque le modèle sera validé, pour l'intégrer au modèle Virtual Mango, il faudra i) considérer les inflorescences selon leur stade phénologique ; ii) représenter la population d'inflorescence par une approche individualisée et spatialisée. De plus, l'utilisation du modèle Virtual Mango peut être utile pour évaluer les effets directs des différentes pratiques culturales sur la floraison du manguier et sur les dynamiques de cécidomyies des fleurs. A terme, le modèle Virtual Mango aidera à la conception de modes de conduite des vergers moins dépendants en pesticides et offrant un compromis entre rendement et qualité.

Les travaux effectués pendant ce stage ont été rapportés par ma maître de stage Isabelle Grechi au Congrès International d'Horticulture mi-août à Istanbul sous forme de poster (Annexe F).

Références bibliographiques

- [1] Dambreville A. Croissance et développement du mangue (mangifera indica l.) in natura : Approche expérimentale et modélisation de l'influence d'un facteur exogène, la température, et de facteurs endogènes architecturaux. Thèse, 2012.
- [2] Jestin A. Modelisation du developpement et de la phenologie du mangue. Mémoire de stage M2. 2013.
- [3] Briand A.S. Modélisation de la phénologie et de la croissance des unités de croissance et des inflorescences du mangue. Mémoire de stage M2. 2014.
- [4] Aubert B. and Lossois P. Considérations sur la phénologie des espèces fruitières arbutives. *Fruits*, 27 :269–286, 1972.
- [5] Bergeron C. Vision mathématique sur l'équilibre de la biodiversité. *Bulletin mathématique du Quebec*, 4, 2015.
- [6] Vincenot D. and Normand F. Guide de production intégrée de mangues à la réunion. cirad et chambre d'agriculture, saint-pierre, ile de la réunion, france. 2009.
- [7] Diener. Dynamiques d'une population structurée en ages. Cours de Mathématiques Appliquées à la Biologie. 2006.
- [8] Wales D.J. and Doye J.P.K. Global optimization by basin-hopping and the lowest energy structures of lennard-jones clusters containing up to 110 atoms. *The Journal of Physical Chemistry A*, 101 :5111–5116, 1998.
- [9] Boudon F., Persello S., Jestin A., Briand A.-S., Fernique P., Guédon Y., Léchau-del M., Grechi I., and Normand F. An fspm approach for modeling fruit yield and quality in mango trees. *FSPMA 2016 : IEEE International Conference on Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications*.
- [10] Rechenmann F. Modéliser la dynamique des populations animales : la prédatation. 2010.
- [11] Halle H. and Martin R. Etude de la croissance rythmique chez l'hévéa. *Adansonia*, 8 :475–503, 1968.
- [12] Pezhman H. and Askari M. A study on the biology of mango inflorescence midge in hormozgan province. *Applied Entomology and Phytopathology*, 72 :19–29, 2004.
- [13] Soula I. Modelling the transpiration process and its genetic variability through the relationship between cuticular surface conductance and fruit growth. Mémoire de stage M2. 2015.
- [14] Murray J.D. *Mathematical Biology : I. An Introduction, Third Edition*. 2002.
- [15] Brustel L. Evaluation de l'effet de pratiques culturales en vergers de mangue (mangifera indica l.) sur la régulation de bioagresseurs de la floraison et de la fructification : Les cas de la cecidomyie des fleurs (procontarinia mangiferae) et des mouches des fruits (diptera : Tephritidae). Mémoire de stage M2. 2018.

- [16] Léchaudel M., Vercambre G., Normand F., Lescourret F., and Génard M. An analysis of elastic and plastic fruit growth of mango in response to various assimilate supplies. *Tree physiology*, pages 219–230, 2007.
- [17] Léchaudel M., Génard M., Lescourret M., Urban F., and Jannoyer L. Modeling effects of weather and source-sink relationships on mango fruit growth. *Tree Physiology*, 25 :583–597, 2005.
- [18] Amouroux P. Bio-écologie et dynamique des populations de cécidomyie des fleurs (procontarinia mangiferae), un ravageur inféodé au manguier (mangifera indica), en vue de développer une lutte intégrée. Thèse, 2013.
- [19] Amouroux P. and Normand F. Survey of mango pests on réunion island, with a focus on pests affecting flowering. *Acta Horticulturae : 9th International Mango Symposium*, page 24, 2010.
- [20] Amouroux P., Normand F., and Vincenot D. Le raisonnement de la conduite du verger. *Guide de Production Intégrée de mangues a la Réunion*, 2009.
- [21] Amouroux P., Normand F., Delatte H., Roques A., and Nibouche S. Diapause incidence and duration in the pest mango blossom gall midge, procontarinia mangiferae (felt), on reunion island. *Bulletin of Entomological Research*, 104 :661–670, 2014.
- [22] Ardit R. Quelques difficultés de la détermination expérimentale des trois types de réponse fonctionnelle des prédateurs et parasitoïdes : conséquences sur la distribution des réponses. *Bulletin de la société entomologique suisse*, 55 :151–168, 1982.
- [23] Prasad S.N. The mango midge pests cecidological society of india. *Pustakayan*, 1971.
- [24] Davenport T.L. Reproductive physiology. 2009.

A Les stades phénologiques des UCs

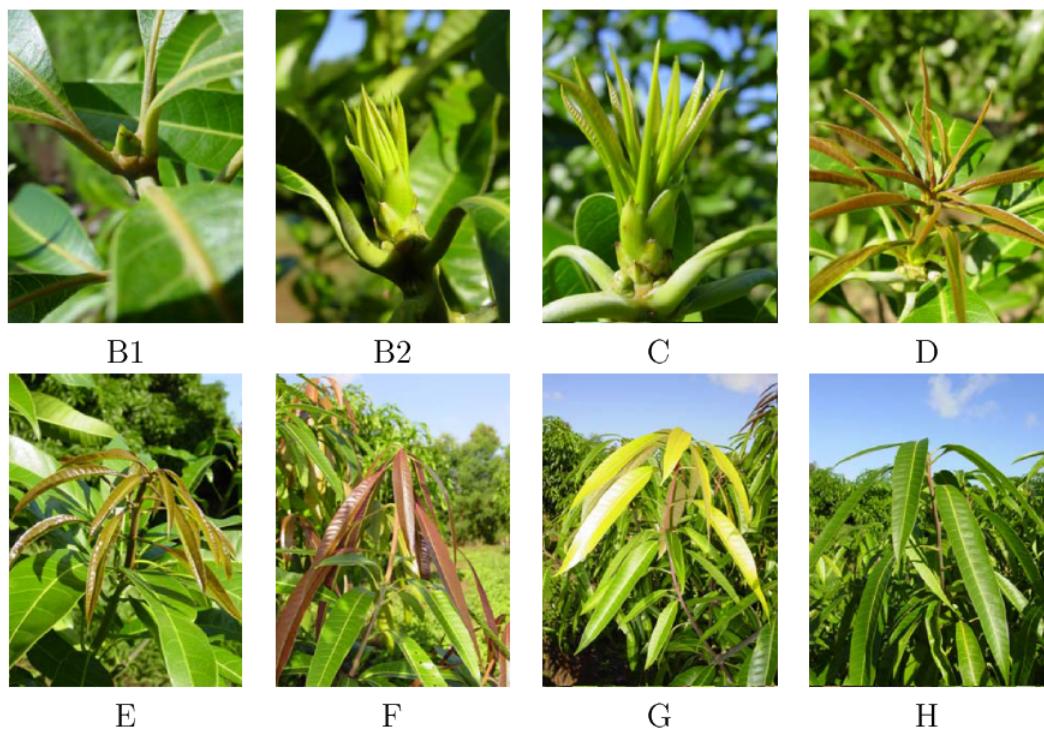


FIGURE 21: Les stades phénologiques des UCs du manguier (variété Cogshall) adaptés par F. Normand à partir des travaux de Aubert & Lossois (1972) (source : F. Normand)

- **Stade A :** Les bourgeons végétatifs ne sont pas gonflés. Période de repos végétatif.
- **Stade B1 :** Le bourgeon se gonfle sans ouvrir ses écailles.
- **Stade B2 :** Le bourgeon commence à s'ouvrir. Les feuilles sont reserrées.
- **Stade C :** Le bourgeon s'ouvre. Les feuilles s'écartent de l'axe principal qui n'est pas visible.
- **Stade D :** L'axe principal est visible. Les feuilles se déploient. Les pétioles sont orientés à environ 45 degrés. Les limbes sont pliés par rapport à la nervure centrale.
- **Stade E :** Les pétioles sont orientés à environ 90 degrés. Les limbes sont à demi ouverts par rapport à la nervure centrale et commencent à retomber.
- **Stade F :** Les pétioles sont orientés à environ 135 degrés. Les limbes sont totalement ouvertes et tombent.
- **Stade G :** Les pétioles sont orientés à environ 90 degrés. Les feuilles se durcissent, se décolorent et remontent.
- **Stade H :** L'UC est mature. Les pétioles sont orientés à environ 45-60 degrés. Les limbes sont durs et verts foncés, les axes des nervures bien marqués.

B Les organes dans le modèle Virtual Mango

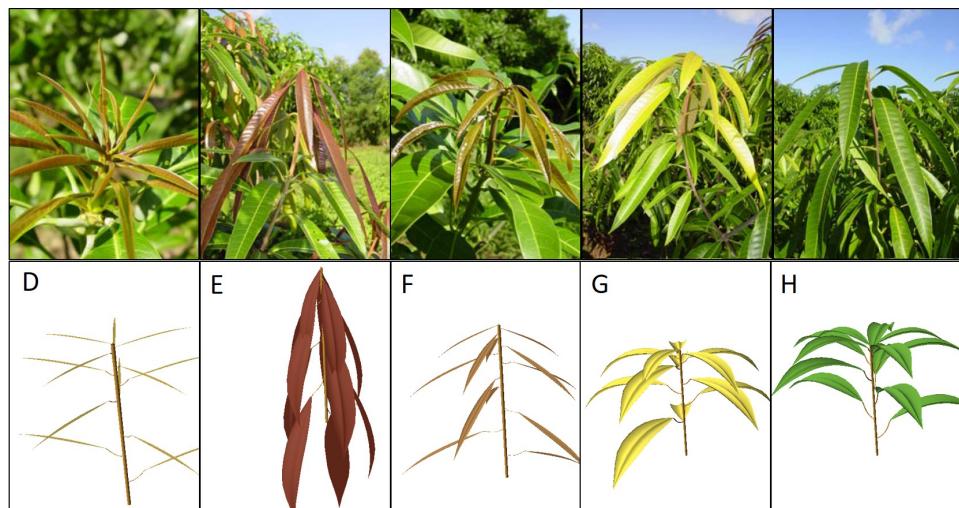


FIGURE 22: La croissance et le développement des UCs dans le modèle Virtual Mango. Les feuilles passent du rouge au vert, comme dans la nature. Les lettres correspondent au stades phénologiques.

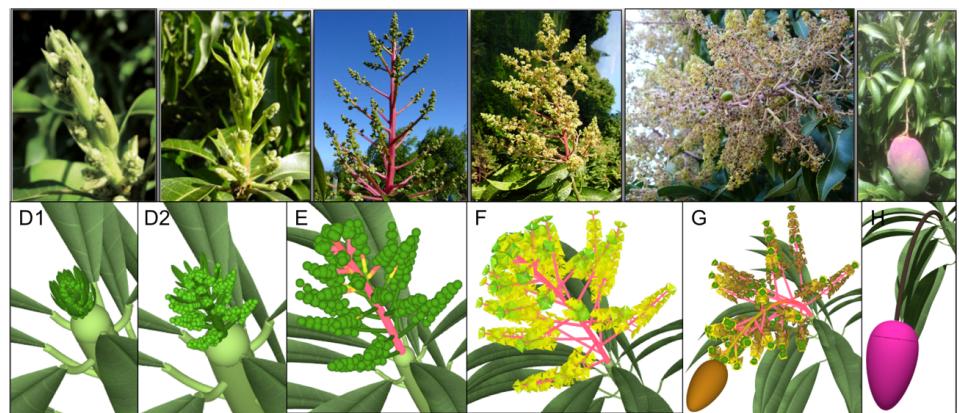


FIGURE 23: La croissance et le développement des inflorescences dans le modèle Virtual Mango. Le bourgeon est d'abord vert, il s'ouvre. L'inflorescence commence sa croissance et devient jaune. Les fruits apparaissent. Les lettres correspondent au stades phénologiques.

C Les paramètres du modèle Virtual Mango

Modèle de développement

Stade phénologique	D	E	F	G
Température de base (°C)	13.38	13.38	13.38	9.78
Température seuil de changement de stade (dj)	38.50	86.11	133.5	449.88

TABLE 5: Les paramètres pour le développement d'une unité de croissance

Stade phénologique	D	E	F
Température de base (°C)	11.10	8.67	15.11
Température seuil de changement de stade (dj)	70.56	203.88	434.30

TABLE 6: Les paramètres pour le développement d'une inflorescence

Modèle de croissance

Organe	Température de base (°C)	Temps au point d'infexion (dj)	AGR_{max}	B
UC	9.2	86.4	$0.011 \times A$	1/4
Feuille	10.73	91.02	$-0.019 + 0.015 \times A$	$A/4 \times AGR_{max}$
Inflorescence	11.12	136.6	$0.005 \times A$	1/4

TABLE 7: Les paramètres pour la croissance des UC, feuille et inflorescence. AGR est la vitesse de croissance absolue, son maximum AGR_{max} est atteint au point t_{ip} . A (en cm) est la taille finale de l'organe (voir table 8)

Organe	Condition	Valeur
UC	UC apicale sur une UC apicale	$\mathcal{N}(18.1, 4.1^2)$
	UC apicale sur une UC latérale	$\mathcal{N}(13.8, 4.0^2)$
	UC latérale	$\mathcal{N}(12.6, 3.4^2)$
Feuille	Apicale	$2.36 \cdot \sqrt{\mathcal{N}(56.1, 21.8^2)}$
	Latérale	$2.36 \cdot \sqrt{\mathcal{N}(41.1, 15.8^2)}$
Inflorescence		$\mathcal{N}(23.1, 6.7^2)$

TABLE 8: Les valeurs de A (en cm), la taille finale de l'organe

D Lien entre la température et la durée des stades phénologiques des inflorescences

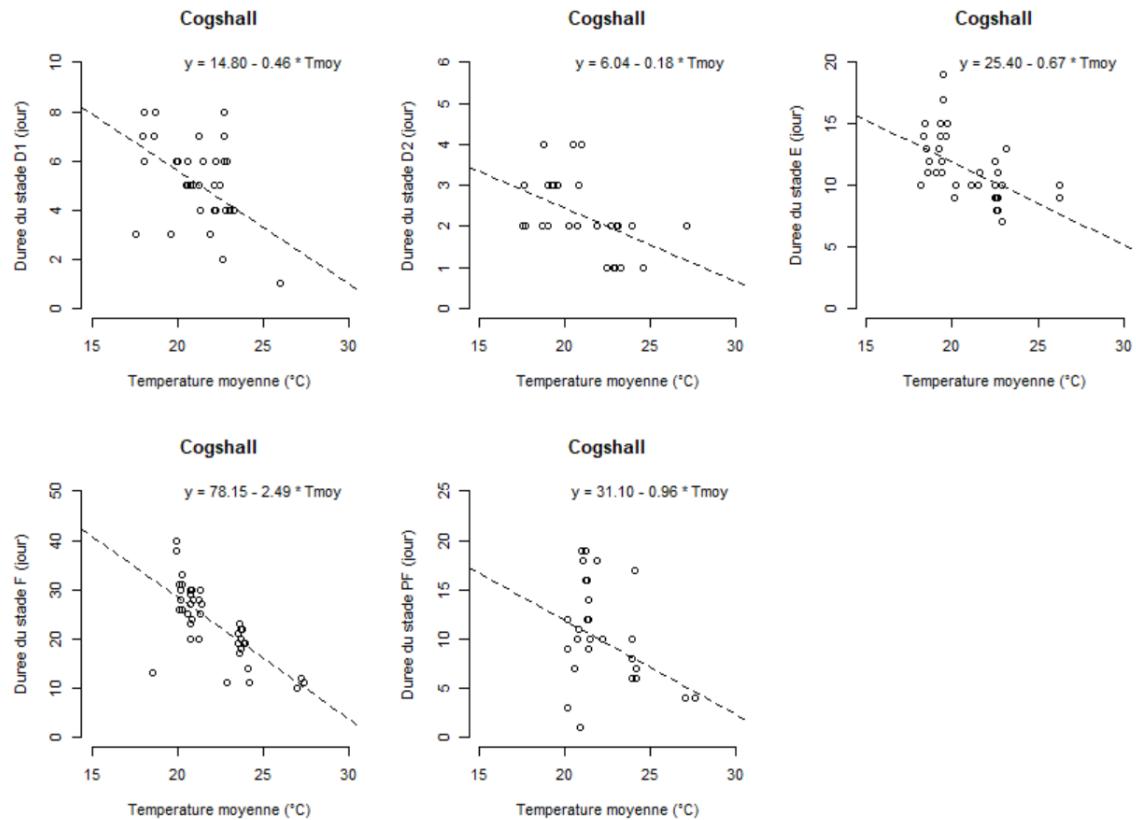


FIGURE 24: Les graphiques de la relation linéaire entre la température et la durée des stades phénologiques des inflorescences pour le manguier de la variété Cogshall

E Les paramètres du modèle cécidomyie des fleurs développé par Paul Amouroux (2013) [18]

Paramètre	Description	Valeur
σ_R (m)	Variance des noyaux gaussiens de l'attractivité des	0.96
σ_A (m)	resources mangues pour les vols semi passif et actif	2.10
μ	Probabilité de survie des oeufs jusqu'au troisième stade larvaire	0.04
α_D		0.84
α_E	Attractivité	1.00
α_F	des stades phénologiques	1.13
α_{PF}	D, E, F, PF et G	1.26
α_G		1.16
β_D		1.00
β_E	Efficacité du piège	1.00
β_F	en dessous des stades phénologiques	1.07
β_{PF}	D, E, F, PF et G	0.76
β_G		0.84

TABLE 9: Les paramètres estimés. Les attractivité $\alpha_{D/E/F/PF/G}$ sont des attractivités relatives par rapport à l'attractivité du stade E qui sert de référence ($\alpha_E = 1$. De même pour les efficacités de piège.

Paramètre	Description	Valeur
E	Nombre d'oeufs pondus par une femelle	150
δ	Durée de développement des oeufs jusqu'au troisième stade larvaire	7
SR	Sex ratio $SR = \frac{\text{nombre de mâles}}{\text{nombre de femelles}}$	1

TABLE 10: Les paramètres issus de la littérature

F Poster pour le Congrès International d'Horticulture (IHC 2018)



Assessment of mango blossom gall midge management solutions from *in-silico* experiments : overview of an on-going modeling approach

Isabelle Grechi^{1,3,*}, Laurie Saint-Criq^{1,2}, Christian Soria^{1,3}, Alain Ratnadass^{1,3}, Frédéric Normand^{1,3}, Paul Amouroux⁵, Frédéric Boudon^{2,3}

¹ CIRAD, UPR HortSys, F-97455 Saint-Pierre, La Réunion, France
² CIRAD, UMR AGAP, F-34398 Montpellier, France
³ University of Montpellier, F-34090 Montpellier, France
⁴ Departmento de Fruticultura y Entomología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile
⁵ Corresponding author: isabelle.grechi@cirad.fr

1. Introduction



Mango (*Mangifera indica L.*), a major fruit production in tropical and subtropical regions, is facing many production constraints: mango yield is irregular across years, fruit quality is heterogeneous at harvest, and mango tree exhibits phenological asynchronisms within and between trees that result in long periods with phenological stages susceptible to pests and diseases. Among them, the mango Blossom Gall Midge (BGM, *Proctotricha mangiferae* (Felt)) is a major pest of mango. It can cause significant yield losses by damaging mango inflorescences. Management solutions to improve fruit yield and quality while reducing the use of pesticides are considered. A crop-pest model applied to the mango-BGM system is currently developed from experimental data and will be used for *in silico* assessment of BGM management levers (e.g. soil mulching and manipulation of mango phenology). The on-going modeling approach is presented.

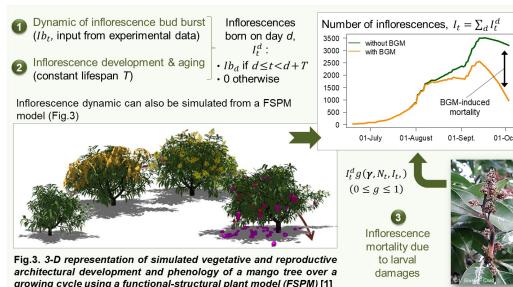
2. The modelling framework

► Model description

A mango-BGM model simulates the dynamics of inflorescence and BGM populations of an orchard at a daily time-step during the period of mango flowering (Fig.1). The orchard is structured into three patches (A, B and C) according to soil mulching treatments (Fig.2).

In a first approach, the model is defined at the patch scale and considers:

- ❖ Inflorescence age-structured population dynamics within each patch, accounting for natural development and BGM-induced mortality of inflorescences: steps ① to ④
- ❖ BGM stage-structured population dynamics within each patch, differentiating the effect of soil mulching treatments on the BGM life cycle for each patch: steps ⑤ to ⑧
- ❖ Orchard colonization and movements of BGM adult individuals between patches, at constant rates or driven by inflorescence abundance in each patch: steps ⑨ to ⑩



► Model parameterization and simulations

- Model parameterization from existing knowledge [2] and experimental data [3] collected in Réunion Island on Cogshall cultivar (see experimental design; Fig.2)
- Survival to soil mulching treatment, $\mu_{SM} = \mu_{SM1} \mu_{SM2}$: 1 for bare ground (patch A), 0 for tarpaulin mulching (patch B), and 0.33 for high weed cover (patch C).
- Qualitative validation based on experimental data and model simulations (Fig.4).

3. Future prospects: virtual experiments

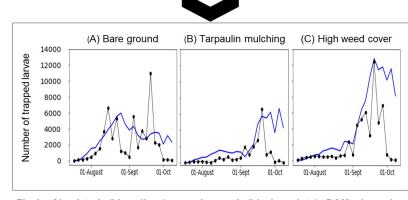
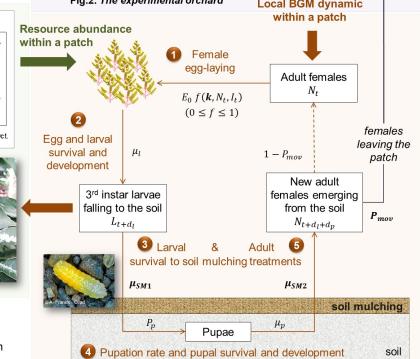
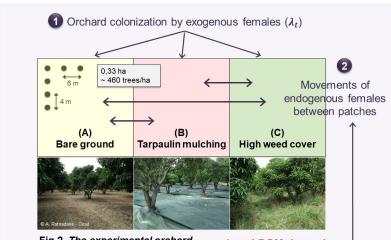
Virtual experiments will be performed with the mango-BGM model to assess the effects of BGM management levers on flowering level and fruit yield, according to exogenous pest pressure.

Tested environmental and management levers and their corresponding variables will be :

- Exogenous pest pressure: λ_t
- Soil mulching treatment: μ_{SM}
- Manipulation of mango phenology: I_{bd}
- Pesticide applications: μ_a (adult survival rate to pesticides)

4. Conclusion

- This first modeling approach at the population scale gave promising results. However, further investigations are required to assess the benefits of i) considering inflorescence phenological stages, and ii) changing from a population to an individual-based and spatially explicit modelling approach, using a mango FSPM [1] for instance.
- Furthermore, relying on the mango FSPM can be useful to assess the effects of cultural practices on mango tree flowering and their indirect effects on BGM dynamics. Eventually, the mango-BGM model should be used for the design of management solutions for a sustainable mango production.



Acknowledgements. This work has been carried out as part of the CIRAD-GPP-COSAG and ECO-VERGER project.