

SUJET DE THESE

Développement et implémentation d'un module phosphore dans le modèle de sol-culture STICS pour simuler le fonctionnement des agro-écosystèmes tempérés et tropicaux.

Contacts :

Directeur de thèse : A Mollier (alain.mollier@inra.fr) UMR 1391 ISPA, 71 av E Bourlaux, CS20032, 33882 Villenave d'Ornon

Co-encadrant : M Bravin (matthieu.bravin@cirad.fr) CIRAD Recyclage et Risque, Montpellier

RÉSUMÉ

L'objectif de la thèse est double. Il s'agit premièrement d'adapter et d'implémenter un module simulant le cycle du P dans le modèle sol-culture STICS sur la base du modèle FUSSIM-P précédemment développé par Mollier et al. (2008). Le principal verrou scientifique réside dans la formalisation des co-limitations en N et P de façon suffisamment robuste et générique pour être applicable à la prédiction de la croissance des cultures dans une large gamme de contextes agro-pédoclimatiques tempérés et tropicaux. Plusieurs formalismes pour simuler les interactions N-P dans la plante seront testés. Dans un second temps, les performances de ce module P intégré à STICS seront évaluées dans des contextes de fertilisation phosphatée à fort et surtout à bas intrants, basée sur des engrais minéraux ou des fertilisants organiques (et PRO : produits résiduels organiques), dans des agro-écosystèmes (i.e. sol, climat et culture) tempérés et tropicaux, et pour diverses cultures (maïs, canne à sucre, mil, niébé, arachide, etc.) pour lesquelles des jeux de données sont disponibles à l'INRAE et au CIRAD. Les avancées scientifiques attendues de cette thèse permettront de mieux simuler les interactions entre les éléments dans les modèles de cultures utilisés pour tester des scénarii de transition agroécologique en prenant en considération les effets du changement climatique.

MOTS-CLÉS

Modélisation, agroécosystème, nutrition minérale, azote, phosphore, agroécologie

PROFIL DU CANDIDAT RECHERCHÉ

Formation en agronomie, écophysologie, physiologie végétale, biogéochimie.

Goût pour la modélisation et l'analyse de données. Bonne maîtrise de l'anglais (oral et écrit).

Niveau Master 2 ou équivalent.

CANDIDATURE

Envoyer un CV et contacter au préalable A Mollier (alain.mollier@inrae.fr) ou M Bravin (matthieu.bravin@cirad.fr) avant le **30 avril 2021**

Date limite de candidature au concours de l'Ecole Doctorale : **2 juin 2021**

Enjeux scientifiques et socio-économiques

L'enjeu pour une agriculture durable d'acquérir une productivité végétale satisfaisante avec un bas niveau d'intrants nécessite de définir de nouveaux paradigmes et de nouveaux modes de production capables de concilier la production agricole de biomasse pour divers usages (alimentaire, fourrage, bio-énergie, etc.) et celle de différents services écosystémiques. L'intensification de l'agriculture depuis la Green Révolution s'est traduite par l'obtention d'une forte productivité, mais aux prix d'un recours excessif aux pesticides et aussi aux engrais azoté et phosphaté, induisant un accroissement des phénomènes d'eutrophisation et d'émission de gaz à effet de serre (Tilman et al. 2002).

Le phosphore (P) est un élément nutritif indispensable aux végétaux et non substituable (Raghothama, 1999). Le P est peu abondant dans la nature. Le P est fréquemment le nutriment le moins disponible dans le sol en raison de ses fortes interactions avec les constituants du sol et de la faible solubilité des minéraux phosphatés (Vitousek et al., 2010). À l'échelle planétaire, 30-40% des terres arables sont considérées limitées par la disponibilité en P impactant la production agricole (Kvakić et al., 2018, Runge-Metzger, 1995).

Dans les agrosystèmes cultivés les exportations répétées de P par les récoltes conduisent à une baisse de sa disponibilité dans les sols (Boulaine, 2006). Pour pallier la faible disponibilité du P dans les sols, l'apport de fertilisants phosphatés inorganiques a été la principale stratégie des agronomes comme (Boniface et Trocmé, 1988). D'un point de vue environnemental, le P est un facteur déclencheur de l'eutrophisation des eaux continentales. Les modifications du cycle du P par les activités anthropiques ont conduit à une augmentation des flux de P vers ces écosystèmes et des risques d'eutrophisation (Pinay et al., 2018). D'un point de vue économique, le P est une ressource limitée et sujet à des tensions socio-économiques (Obersteiner et al., 2013). Les réserves de minéraux phosphatés de haute qualité sont par essence limitées et devraient s'épuiser dans le siècle à venir (Vance et al. 2003; Schröder et al. 2011; Cordell and White 2014).

Il y a donc une nécessité à réduire l'utilisation des engrais phosphatés issus de ressources non renouvelables tout en maintenant la productivité des agro-écosystèmes afin d'assurer la sécurité alimentaire tant dans les contextes agricoles du Nord que du Sud. Cela implique d'augmenter l'efficacité d'utilisation du P (i.e. augmenter le rendement des cultures par unité appliquée de fertilisant phosphaté issus de ressources non renouvelables) à l'aide de différentes stratégies agronomiques (Rose and Wissuwa 2012) : génotype plus efficient dans leur capacité à prélever P dans le sol, substitution des engrais P issus de ressources non renouvelables par des matières fertilisantes d'origine résiduelles (Fuchs et al. 2014) et meilleure mobilisation du stock de P du sol issu des pratiques historiques de fertilisation excessive (Menezes-Blackburn et al. 2018).

Les modèles de culture comme STICS (Brisson et al. 1998, 2002, 2003), qui simulent le comportement d'un système de culture sur un ou plusieurs cycles de culture, en interaction avec les pratiques agricoles (dont la fertilisation) sont particulièrement utiles et pertinents pour analyser et diagnostiquer les limitations observées de croissance des cultures ainsi que pour tester et simuler des pratiques innovantes susceptibles d'améliorer l'efficacité d'utilisation des nutriments. Par exemple, le modèle STICS est en cours de développement au Cirad pour simuler la croissance de la canne à sucre sous contrainte de nutrition azotée, et dans l'optique d'être couplé avec un modèle multi-agents, devant permettre in fine l'évaluation agro-environnementale de scénarios de gestion de produits résiduels organiques à l'échelle territoriale en milieu tropical (Thèse M. Chaput, 2017-2020). Ce modèle permet de simuler des scénarios d'itinéraires techniques dans une large gamme de sols, de climats (tempérées et tropicaux) et de cultures (diverses céréales, légumineuses annuelles, cultures pérennes, etc.) et permet de réaliser des diagnostics agronomiques multi-critères pour les cycles de l'eau, l'azote et le carbone. Sa robustesse et sa précision ont été évaluées favorablement aussi bien en zone tempérée (Coucheney et al., 2015) et Falconnier et al. (2020) et sa pertinence pour simuler des scénarios d'itinéraires a été démontrée.

Il reste toutefois à intégrer le cycle biogéochimique du phosphore dans ce modèle sol-culture afin de pouvoir l'utiliser dans différents contextes pédo-climatiques et prédire les situations de limitation en P ou de co-limitation N-P. Ceci est d'autant plus important dans les situations de sols pauvres en P ou de non usage d'engrais minéral phosphaté (agriculture biologique par exemple).

Etat de l'art scientifique

Les modèles de culture permettent de simuler le développement et la croissance des cultures en peuplements homogènes monospécifiques ou hétérogènes plurispécifiques à l'échelle parcellaire sur la durée de la culture et ou de la rotation avec un pas de temps journalier. Ils simulent l'assimilation de C, le prélèvement hydrique et de la l'azote en fonction des conditions pédoclimatiques et des pratiques. Ils fournissent en sortie le rendement et des indicateurs agro-environnementaux comme par exemple le bilan N, stockage de C du sol... Ils se distinguent globalement par le niveau de détail de représentation des compartiments du système sol-plante et par le choix des formalismes (Boote et al. 1996, Di Paolo et al., 2015). Compte -tenu des attentes des utilisateurs l'effort de modélisation peut se focaliser sur la plante ou sur le sol (par exemple voir la revue de Brilli et al., 2017 concernant la modélisation des dynamiques CN du sols dans les modèles de culture).

Le développement et l'application des modèles de culture se sont focalisés sur l'utilisation de l'eau et de l'azote comme principale contrainte à la croissance des cultures. Ces modèles intègrent des processus déterminants dans la disponibilité de l'azote par le sol et son prélèvement par la plante. Les modèles les plus récents relient également la croissance de la plante et le prélèvement racinaire de l'azote pour simuler la rétro-action de la réponse de la croissance de la plante sur le prélèvement d'azote (APSIM, CERES-EGC, DSSAT, EPIC, STICS...). Ces modèles font l'hypothèse que les autres éléments nutritifs et en particulier le phosphore (P) ne sont pas limitants pour la croissance végétale.

Pour certains sols (volcaniques et ferrallitiques retrouvés notamemnt en zone tropicale et très sableux) et en conditions de fertilisation sub-opimale en P cette hypothèse est cependant fausse, amenant les modèles actuels à mal prédire l'effet de co-limitations nutritives N et P sur les rendements.

Les modèles de culture offrent un cadre conceptuel à l'étude et l'intégration des interactions complexes au sein des systèmes cultivés. Ils intègrent les principaux processus de croissance et développement en relation avec les variables environnementales climatiques (Boote et al., 1996 ; Brisson, 2009). Ils constituent donc une base de modélisation pour le développement de modèles de transfert sol-plante des éléments minéraux. Le couplage étroit des modèles de transfert sol-plante avec les modèles de culture permet d'une part d'aborder la complexité des systèmes cultivés et d'autre part de produire des outils pour le raisonnement de la fertilisation.

Concernant la modélisation du prélèvement des éléments minéraux du sol, les premiers ont été élaborés pour le phosphore (P) et le potassium (K) par des physiciens du sol. Ces modèles rendent compte des principaux processus qui interviennent lors du transfert sol-plante des éléments minéraux localement à l'échelle du segment de racine (Nye et al., 1976) ou du système racinaire (Claassen et al., 1999, de Willigen et al., 1987, Smethurst et al., 1993). Plus récemment a été développé le modèle Fussim-P de simulation du prélèvement du P permettant d'intégrer le fonctionnement de la plante entière et plus particulièrement la régulation du prélèvement minéral par la demande en P gouvernée par la croissance et la réponse de la plante (Mollier et al., 2008). Ce modèle repose d'une part, sur les avancées scientifiques concernant la modélisation de la biodisponibilité en P dans le sol et du prélèvement à l'échelle du segment racinaire et d'autre part, sur les résultats expérimentaux acquis sur les effets d'une limitation en P sur la croissance de la plante (Plenet et al., 2000a ; Plenet et al., 2000b ; Colomb et al., 1995). Ce modèle est composé de trois parties étroitement connectées. Le premier module est un module écophysiological qui permet de simuler d'une part la phénologie et la production de biomasse à partir des conditions climatiques (température et rayonnement) et d'autre part, la demande en P à partir de la croissance potentielle permise par le climat. Le second module simule la biodisponibilité en P du sol à partir de la concentration en ions P dans la solution du sol et du pouvoir tampon du sol. Le troisième module simule le prélèvement de P effectif à partir de la demande en P et de la capacité de prélèvement dépendant de la biodisponibilité et de la distribution des longueurs racinaires dans le profil de sol. Les trois modules sont intégrés pour explicitement prendre en compte les effets en retour du prélèvement sur la croissance et le développement. Par sa conceptualisation, ce modèle est très proche du modèle STICS et peut y être ainsi facilement intégré pour simuler les situations où seul le P peut être le facteur limitant.

Néanmoins pour simuler les interactions entre la nutrition minérale N et P, il est nécessaire de tester et sélectionner un formalisme qui soit robuste et générique dans une gamme large de situations. Dans les modèles de culture ces interactions sont généralement traitées par l'application de rapports stœchiométriques C/N, C/P, N/P qui imposent voire contraignent la demande et la réponse des

organes à des gammes connues. Ces approches nécessitent de grands jeux de données pour la calibration et leur capacité à prédire la flexibilité stœchiométrique des plantes est faible. Pour les situations de co-limitations N-P, des modèles plus fonctionnels appliquent généralement la loi du minimum de Liebig. Dans ce cas c'est l'élément le plus limitant qui contrôle le fonctionnement du système puis le second élément limitant. En fait il s'agit plus de limitations séquentielles plutôt qu'une vraie colimitation. Une 'vraie' colimitation peut se définir plus précisément comme étant le fait de la limitation simultanée par au moins deux nutriments (Saito et al., 2008). Elle peut être représentée par le produit des indices de stress de chacun des éléments limitant. Le choix de la formalisation va dépendre des rôles fonctionnels des éléments, de leur substituabilité réciproque pour une fonction eu encore de l'échelle considérée (de la cellule à la plante entière). Dans le cas d'un modèle de culture comme STICS qui a vocation à terme de simuler le cycle de plusieurs éléments minéraux, cette question est déterminante.

Questions de recherche proposées au doctorant(e)

Dans ce contexte, l'objectif de la thèse proposée est double. Il s'agit premièrement d'adapter et d'implémenter un module simulant le cycle du P dans le modèle sol-culture STICS sur la base du modèle FUSSIM-P précédemment développé par Mollier et al. (2008) en testant plusieurs formalismes pour simuler les interactions N-P dans la plante. Dans un second temps, les performances de ce module P intégrés à STICS seront évaluées dans des contextes de fertilisation phosphatée à fort et surtout à bas intrants, basée sur des engrais minéraux ou des fertilisants organiques (et PRO : produits résiduels organiques), dans des agro-écosystèmes (i.e. sol, climat et culture) tempérées et tropicales, et pour diverses cultures (maïs, canne à sucre, mil, niébé, archide, etc.) pour lesquelles des jeux de données sont disponibles à l'INRAE et au Cirad.

La démarche méthodologique de la thèse sera constituée par trois étapes : (1) le développement du sous-module « sol » permettant de simuler l'offre du sol en P disponible pour la plante et le prélèvement maximal de P en fonction de la surface racinaire, du transport de P par diffusion et convection et des transferts entre le sol et la solution du sol, (2) le développement d'un sous-module « plante » permettant de simuler les besoins en P de la plante et les interactions avec ses besoins en C et N et (3) l'application du module P rassemblant les sous-modules sol et plante pour simuler la réponse de la plante à une limitation en P ou une co-limitation en N et P.

Hypothèses de travail

Le modèle de culture STICS et le modèles FUSSIM-P intègrent la dynamique des équilibres « offre-demande » en C et N et en C et P, respectivement. Ces propriétés garantiront la compatibilité et l'interopérabilité des formalismes.

Le principal verrou scientifique réside dans la formalisation des co-limitations en N et P de façon suffisamment robuste et générique pour être applicable à la prédiction de la croissance des cultures dans une large gamme de contextes agro-pédoclimatiques tempérés et tropicaux. Il existe dans la littérature différentes façon d'appréhender la prise en compte du couplage en C-N et P (Zhu et al. 2015, Tang and Riley, 2016). Il s'agira de tester le couplage soit via des rapports stœchiométriques, soit par l'application de facteurs de stress N et/ou P (rapport demande/offre) appliqués indépendamment (loi du minimum de Liebig) ou en interaction (produit des indices de stress). La confrontation des simulations du prélèvement et de la croissance suivant ces différents formalismes aux données observées pour différentes cultures et conditions agro-pédoclimatiques permettra de juger de la robustesse et de la généralité de chacun des formalismes. Dans le cadre de cette thèse, le focus sera sur la réponse de la plante. Les interactions N-P dans le sol affectant les disponibilités de N et P dans le sol font déjà l'objet d'une thèse en cours (Pablo Raget, ISPA) et de travaux en collaboration avec Eco&Sol et AgroImpact.

Dans un premier temps l'abaissement de concentration en P à la surface de la racine et le réapprovisionnement par la phase solide du sol seront modélisés pour prédire le prélèvement de P. Sur la base de l'analyse de la qualité des prédictions du modèle, on pourra envisager de prendre en compte d'autres processus rhizosphériques tels que les flux de proton et d'acides organiques, la minéralisation ou encore la symbiose mycorhizienne (Hinsinger, 1998, Hinsinger et al., 2011).

Matériel nécessaire et méthodes envisagées

Concernant les contextes agro-pédoclimatiques qui seront testés, l'utilisation de plusieurs jeux de données produit par l'INRAE ou le Cirad sur des essais fertilisation de longue durée dont deux en Nouvelle-Aquitaine a d'ores et déjà été envisagée car les données sont disponibles :

- En milieu tempéré, une base de données a été constituée sur les essais de longue durée réalisés par l'INRAE de Bordeaux dans les landes de Gascogne (2 essais, sols très sableux et déficients en P), à Auzeville (Luvisol, limon argileux) et à Folleville (Luvisol Région Parisienne) avec une large gamme de nutrition phosphatée induites par divers niveaux de fertilisation en P sur la culture du maïs. Les données en cours d'acquisition dans le contexte de l'agriculture biologique (Projet CASDAR PhosphoBio) sur plusieurs cultures seront mises à la disposition du doctorant(e) pour analyser et formaliser les cas de co-limitation N-P ;

- En milieu tropical, plusieurs situations/systèmes seront évalués (i) canne à sucre avec ou sans fertilisation minérale et organique sur l'essai Soere Pro à La Réunion (UR Recyclage et risque), (ii) maïs et niébé sous fertilisation minérale au Zimbabwe (UR Aïda) et (iii) niébé, mil et arachide avec ou sans fertilisation au Sénégal (UMR Eco&Sols).

Programme de recherches

- Review bibliographique sur la réponse des cultures à une co-limitation N-P et la prise en compte dans les modèles de culture
- couplage du module P avec STICS
- paramétrage du modèle STICS pour le niébé, le mil, le maïs et l'arachide en condition sub-tropicale. Les paramétrages du maïs tempéré est fait et celui de la canne à sucre est en cours. Ils devront être testés sur les jeux de données du projet.
- Codage avec les informaticiens du groupe projet STICS et test des différents formalismes pour rendre compte des interactions N-P in silico (analyse de sensibilité et confrontation aux résultats expérimentaux de la littérature)
- Évaluation du modèle sur les jeux de données en milieu tempéré et tropical (cf. ci-dessus)

Calendrier prévisionnel

	Sem. 1	Sem. 2	Sem. 3	Sem. 4	Sem. 5	Sem. 6
Review Co-limitation N-P + Article 1						
Formation STICS						
Mise en forme data et paramétrage cultures						
couplage module P – STICS						
Article 2						
Tests des différents formalismes N-P						
Article 3						
Rédaction thèse+soutenance						

Publications envisagées

- Article de review sur la co-limitation N-P dans les modèles de culture.
- Article présentant l'intégration du prélèvement et de la réponse à P dans le modèle de culture STICS.
- Article présentant l'analyse de sensibilité du modèle de culture STICS au choix de la formalisation des interactions C-N-P dans la plante.

Les résultats de cette thèse seront communiqués également dans des congrès internationaux et dans des séminaires organisés pour les instituts techniques agricoles (Arvalis, CREABIO,...), les partenaires académiques de formation des agronomes (Bordeaux Sciences Agro) et le COMIFER (Comité Français d'Etude et de Développement de la Fertilisation Raisonnée).

Compétences cognitives et techniques acquises par le doctorant

Formation en écophysiologie et agronomie. Compétences en biogéochimie appréciées. Goût pour la modélisation mécaniste. Base de programmation Fortran, R. Conduite de projet de recherche

Partenariat scientifique et industriel dans lequel s'inscrit le travail

Pour parvenir aux objectifs fixés dans cette thèse, le/a doctorant/e collaborera avec les modélisateurs qui ont développé le modèle FUSSIM-P à l'INRAE de Bordeaux (Alain Mollier, UMR ISPA porteur du projet et Matthieu Bravin chercheur Cirad) et de ceux de l'équipe projet STICS qui assure le développement de STICS (équipe INRAE et Cirad).

Ainsi, le/a doctorante/e se focalisera principalement sur la conceptualisation des formalismes et le paramétrage et l'évaluation du modèle STICS ayant intégré le cycle du P. Un travail d'agronomie sera mené avec la valorisation des jeux de données existants et non sur la programmation informatique en elle-même, qui sera assurée par les informaticiens de l'équipe STICS. Cette thèse doit à ce titre permettre un dialogue interdisciplinaire entre les champs de l'écophysiologie, de la science du sol et de l'agronomie au sein de l'équipe d'encadrement et du comité de pilotage.

Références bibliographiques

- Boniface, R., Trocme, S., 1988. Enseignements fournis par des essais de longue durée sur la fumure phosphatée et potassique. II-Essai sur la fumure phosphatée, in: Gachon, L. (Ed.), Phosphore et potassium dans les relations sol-plante: conséquences sur la fertilisation. INRA, pp. 279–402.
- Boote, K.J., Jones, J.W., Pickering, N.B., 1996. Potential uses and limitations of crop models. *Agron. J.* 88, 704–716. <https://doi.org/10.2134/agronj1996.00021962008800050005x>
- Boulaïne, J., 2006. Histoire de la fertilisation phosphatée 1762-1914. *Etude et Gestion des Sols* 13, 129–137.
- Brilli, L., et al., 2017. Review and analysis of strengths and weaknesses of agro-ecosystem models for simulating C and N fluxes. *Science of The Total Environment* 598, 445–470. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.03.208>
- Brisson, N., Gary, C., Justes, E., Roche, R., Mary, B., Ripoche, D., Zimmer, D., Sierra, J., Bertuzzi, P., Burger, P., Bussiere, F., Cabidoche, Y.M., Cellier, P., Debaeke, P., Gaudillere, J.P., Henault, C., Maraux, F., Seguin, B., Sinoquet, H., 2003. An overview of the crop model STICS. *European Journal of Agronomy* 18, 309–332. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(02\)00110-7](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(02)00110-7)
- Brisson, N., et al., 1998. STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie* 18, 311–346. <https://doi.org/agro:19980501>
- Brisson, N., et al., 2002. STICS: a generic model for simulating crops and their water and nitrogen balances. II. Model validation for wheat and maize. *Agronomie* 22, 69–92. <https://doi.org/10.1051/agro:2001005>
- Claassen, N., Steingrobe, B., 1999. Mechanistic simulation models for a better understanding of nutrient uptake from soil, in: Rengel, Z. (Ed.), *Mineral Nutrition of Crops: Fundamental Mechanisms and Implications*. Food Products Press, New York, pp. 327–367.
- Cordell, D., White, S., 2014. Life's Bottleneck: Sustaining the World's Phosphorus for a Food Secure Future. *Annual Review of Environment and Resources*, Vol 39 39, 161-+. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-010213-113300>
- Coucheny, E., et al., 2015. Accuracy, robustness and behavior of the STICS soil-crop model for plant, water and nitrogen outputs: Evaluation over a wide range of agro-environmental conditions in France. *Environmental Modelling & Software* 64, 177–190. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2014.11.024>
- De Willigen, P., Van Noordwijk, M., 1987. Uptake potential of non-regularly distributed roots. *Journal of Plant Nutrition* 10, 1273–1280.
- Di Paola, A., Valentini, R., Santini, M., 2016. An overview of available crop growth and yield models for studies and assessments in agriculture. *J. Sci. Food Agric.* 96, 709–714. <https://doi.org/10.1002/jsfa.7359>
- Falconnier, G.N., et al., 2020. Modelling climate change impacts on maize yields under low nitrogen input conditions in sub-Saharan Africa. *Global Change Biology* 26, 5942–5964. <https://doi.org/10.1111/gcb.15261>
- Fuchs, J., Genermont, S., Houot, S., Jardé, E., Menasseri-Aubry, S., Mollier, A., Morel, C., Parnaudeau, V., PRADEL, M., Vieublé, L., 2014. Effets agronomiques attendus de l'épandage des Mafor sur les écosystèmes agricoles et forestiers.

- Hinsinger, P., 1998. How do plant roots acquire mineral nutrients? Chemical processes involved in the rhizosphere. *Advances in Agronomy* 64, 225–265. <https://doi.org/10/bhp86d>
- Hinsinger, P., Brauman, A., Devau, N., Gérard, F., Jourdan, C., Laclau, J.-P., Le Cadre, E., Jaillard, B., Plassard, C., 2011. Acquisition of phosphorus and other poorly mobile nutrients by roots. Where do plant nutrition models fail? *Plant and Soil* 348, 29–61. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0903-y>
- Kvakić, M., Pellerin, S., Ciais, P., Achat, D.L., Augusto, L., Denoroy, P., Gerber, J.S., Goll, D., Mollier, A., Mueller, N.D., Wang, X., Ringeval, B., 2018. Quantifying the limitation to world cereal production due to soil phosphorus status. *Global Biogeochem. Cycles* 32, 143–157. <https://doi.org/10.1002/2017gb005754>
- Menezes-Blackburn, D., et al. 2018. Opportunities for mobilizing recalcitrant phosphorus from agricultural soils: a review. *Plant Soil* 427, 5–16. <https://doi.org/10/gdppdkh>
- Mollier, A., De Willigen, P., Heinen, M., Morel, C., Schneider, A., Pellerin, S., 2008. A two dimensional simulation model of phosphorus uptake including crop growth and P response. *Ecological Modelling* 210, 453–464. <https://doi.org/10/bkqvbc>
- Nye, P.H., Marriott, F.C.H., 1969. A theoretical study of the distribution of substances around roots resulting from simultaneous diffusion and mass flow. *Plant and Soil* 30, 459–472. <https://doi.org/10.1007/BF01881971>
- Obersteiner, M., Penuelas, J., Ciais, P., van der Velde, M., Janssens, I.A., 2013. The phosphorus trilemma. *Nature Geoscience* 6, 897–898.
- Pinay, G., Gascuel, C., Ménesguen, A., Souchon, Y., Le Moal, M., Levain, A., Etrillard, C., Moatar-Bertrand, F., Pannard, A., Souchu, P., 2018. L'eutrophisation Manifestations, causes, conséquences et prédictibilité, Matière à Débattre et Décider. Editions Quae.
- Plenet, D., Etchebest, S., Mollier, A., Pellerin, S., 2000a. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency - I. Leaf growth. *Plant Soil Plant Soil* 223, 117–130.
- Plenet, D., Mollier, A., Pellerin, S., 2000b. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. II. Radiation-use efficiency, biomass accumulation and yield components. *Plant Soil Plant Soil* 224, 259–272. <https://doi.org/10.1023/A:1004835621371>
- Rose, T.J., Wissuwa, M., 2012. Rethinking internal phosphorus utilization efficiency: a new approach is needed to improve PUE in grain crops. *Adv Agron* 116, 185–217. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394277-7.00005-1>
- Runge-Metzger, A., 1995. Closing the cycle: obstacles to efficient P management for improved global security., in: Tiessen, H. (Ed.), *Phosphorus in the Global Environment: Transfers, Cycles and Management*, SCOPE 54. Chichester, UK, pp. 27–42.
- Saito, M.A., Goepfert, T.J., Ritt, J.T., 2008. Some thoughts on the concept of colimitation: Three definitions and the importance of bioavailability. *Limnology and Oceanography* 53, 276–290. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.1.0276>
- Schröder, J.J., Smit, A.L., Cordell, D., Rosemarin, A., 2011. Improved phosphorus use efficiency in agriculture: A key requirement for its sustainable use. *Chemosphere* 84, 822–831. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.01.065>
- Smethurst, P.J., Comerford, N.B., 1993. Simulating nutrient uptake by single or competing and contrasting root systems. *Soil Science Society of America Journal* 57, 1361–1367.
- Tang, J.Y., Riley, W.J., 2016. Technical Note: A generic law-of-the-minimum flux limiter for simulating substrate limitation in biogeochemical models. *Biogeosciences* 13, 723–735. <https://doi.org/10.5194/bg-13-723-2016>
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671–677.
- Vance, C.P., Uhde-Stone, C., Allan, D.L., 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytol.* 157, 423–447.
- Vitousek, P.M., Porder, S., Houlton, B.Z., Chadwick, O.A., 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecol Appl* 20, 5–15. <https://doi.org/10.1890/08-0127.1>
- Zhu, Q., Riley, W.J., Tang, J., Koven, C.D., 2015. Multiple soil nutrient competition between plants, microbes, and mineral surfaces: model development, parameterization, and example applications in several tropical forests. *Biogeosciences Discuss.* 12, 4057–4106. <https://doi.org/10.5194/bg-12-4057-2015>