



**HAL**  
open science

# La modélisation du transfert sol-plante du phosphore dans les agroécosystèmes

Alain Mollier

► **To cite this version:**

Alain Mollier. La modélisation du transfert sol-plante du phosphore dans les agroécosystèmes. Sciences agricoles. Université de Bordeaux, 2016. tel-02801015

**HAL Id: tel-02801015**

**<https://hal.inrae.fr/tel-02801015>**

Submitted on 5 Jun 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



**Université de Bordeaux**  
*(Ecole doctorale Sciences et Environnements)*

Mémoire présenté pour obtenir  
l'Habilitation à Diriger des Recherches

**La modélisation du transfert sol-plante du  
phosphore dans les agroécosystèmes**

**Alain MOLLIER**

30 Mars 2016

<b>Isabelle Bertrand</b> , Chargé de Recherche, INRA Eco&Sol	Rapporteur
<b>Marie-Pascale Prud'Homme</b> , Professeur, Université de Caen	Rapporteur
<b>Philippe Hinsinger</b> , Directeur de Recherche, INRA Eco&Sol	Rapporteur
<b>Emmanuel Frossard</b> , Professeur ETH Zurich	Examineur
<b>François Lafolie</b> , Chargé de Recherche, INRA EMMAH	Examineur
<b>Jean-Jacques Bessoule</b> , Directeur de recherche, CNRS-U. Bordeaux	Président



# Sommaire

<b>1<sup>ERE</sup> PARTIE : CURRICULUM VITAE</b>	<b>5</b>
<b>A. Etat civil et parcours</b>	<b>5</b>
1. Formation et diplômes	5
2. Parcours dans le domaine de la recherche	5
<b>B. Activités de Recherches</b>	<b>6</b>
1. Expertises	6
2. Appels d'offre – Participation à des programmes nationaux et internationaux	9
3. Participation à l'animation de la recherche	12
<b>C. Activités pédagogiques</b>	<b>13</b>
1. Enseignements	13
2. Encadrements	13
<b>D. Publications</b>	<b>17</b>
1. Articles scientifiques dans des revues internationales à comité de lecture	19
2. Publications dans des revues à comité de lecture non répertoriées dans les bases de données internationales	23
3. Chapitres d'ouvrages	23
4. Conférences invitées	24
5. Communications dans des congrès et colloques	25
6. Mémoires	32
7. Rapports	33
8. Documents d'évaluation de la recherche	34
9. Documents et manifestations à vocation de transfert	34
<b>2<sup>EME</sup> PARTIE : ACTIVITES DE RECHERCHE</b>	<b>35</b>
<b>Introduction</b>	<b>35</b>
1. Rappel des connaissances sur le phosphore dans les agrosystèmes et contexte socio-économique	35
2. Problématique retenue et positionnement	47
3. Démarche générale	48
4. Les grandes lignes de ma carrière	51
<b>Principaux résultats de recherche</b>	<b>53</b>
1. Etude et modélisation de la réponse écophysiological à une limitation en phosphore	53
2. Développement d'un modèle de transfert sol-plante du P	67
3. Applications du modèle	80
4. Etude et modélisation du fonctionnement du cycle du phosphore dans les agrosystèmes et à l'échelle nationale	86
<b>3<sup>EME</sup> PARTIE : PROJET SCIENTIFIQUE</b>	<b>99</b>
1. Poursuite du développement du modèle de transfert sol-plante	99

2.	Appliquer le modèle de transfert sol-plante pour élaborer et tester des scénarios pour améliorer l'efficacité d'acquisition et d'utilisation du P	106
3.	Ouverture vers l'intégration du modèle de transfert sol-plante et/ou de ses sorties dans des modèles à des échelles plus larges du cycle biogéochimique du P	113
4.	Conclusions	118

<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>119</b>
----------------------	------------

# Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury d'avoir accepté de consacrer une part de leur temps précieux à lire et apporter leur regard aguerri sur mon travail. Leurs conseils avisés m'aideront à parfaire mon projet de recherche. Merci à Marie-Pascale Prudhomme, Isabelle Bertrand et Philippe Hinsinger pour vos rapports et à Emmanuel Frossard, François Lafolie et Jean-Jacques Bessoule pour votre participation au jury.

Je remercie Sylvain Pellerin pour m'avoir initié à la démarche scientifique rigoureuse et son enthousiasme. Ses nombreux conseils m'ont largement guidé pour produire les résultats présentés dans ce mémoire. Bien sûr tous ces résultats sont le fruit de nombreuses collaborations avec les collègues chercheurs et techniciens initialement de l'unité d'Agronomie, puis de l'UMR TCEM et aujourd'hui de l'UMR ISPA. Je les remercie pour les nombreux échanges, conseils et le soutien qu'ils m'ont toujours apporté. Difficile de faire une liste complète, je sais qu'ils se reconnaîtront. Je n'oublie pas les collègues partis à la retraite qui m'ont accompagné depuis ma thèse. Je remercie également les étudiants que j'ai eu le plaisir de former pour leur implication et les bons moments partagés.

Je remercie Laurence Denaix, Sylvain Dupond et l'équipe du département Environnement et Agronomie avec qui j'essaie modestement d'animer la recherche pour répondre aux défis qui sont lancés au monde agricole.

Je tiens également à remercier Peter de Willigen avec qui j'ai eu le bonheur d'apprendre énormément sur la modélisation. Son approche originale pour aborder des problèmes complexes avec sa rigueur de mathématicien a été déterminante pour moi.

*A Chloé, Loïc, Véronique et mes parents*



# 1<sup>ERE</sup> PARTIE : CURRICULUM VITAE

## A. ETAT CIVIL ET PARCOURS

### **Alain Mollier**

Date de naissance : 17/03/1969

Marié, 2 enfants

Nationalité : Française

**Chercheur à l'INRA (CR1), directeur adjoint de l'UMR 1391 ISPA.**

UMR 1391 ISPA, INRA/Bordeaux Sciences Agro, 71 av E Bourlaux, CS20032, 33883 Villenave d'Ornon Cedex, France

Tél : 33 (0)5 57 12 25 20

Email: [alain.mollier@bordeaux.inra.fr](mailto:alain.mollier@bordeaux.inra.fr)

---

## 1. FORMATION ET DIPLOMES

---

- 1987** Baccalauréat, série D, (83) mention ABien
- 1993** Maîtrise de Biologie des Organismes et Populations, Faculté Sciences et Technique Saint-Etienne, mention Bien
- 1995** DEA, Ecologie générale et Production Végétale, filière Ecologie fonctionnelle et Agronomie, Université Paris XI, mention Bien
- 1999** Diplôme de doctorat de l'Université de Paris XI, spécialité Biologie et Ecologie Végétale, mention très honorable

---

## 2. PARCOURS DANS LE DOMAINE DE LA RECHERCHE

---

- 1995** Stage de DEA (7 mois) : *Modélisation de l'absorption hydrique racinaire pour des cultures associées*. (dirigé par L. Bruckler et F Lafolie, INRA, Unité de Science du Sol d'Avignon)
- 1995-1999** Thèse de doctorat: *Croissance racinaire du maïs (Zea mays L.) sous déficience en phosphore: Etude expérimentale et modélisation*. (directeur de thèse S Pellerin, statut Attaché Scientifique Contractuel, INRA UR Agronomie Bordeaux)
- 1999** Post-Doctorat: *Modélisation de l'absorption du phosphore par le système racinaire du maïs* (en collaboration avec P. de Willigen, M. Heinen, Wageningen UR, Netherland)
- 2000** Recrutement comme Chargé de Recherche (CR2) à l'INRA et affecté à

	UMR 1220 TCEM à Bordeaux
2006	Promu au grade de CR1
2007	Animateur de l'équipe "Nutrition minérale et Gestion de la fertilité " de l'UMR TCEM
2011	Directeur adjoint de l'UMR TCEM (24 permanents)
2014	Directeur adjoint de l'UMR ISPA (58 permanents)

## B. ACTIVITES DE RECHERCHES

Mes activités de recherche sont à l'interface entre l'écophysiologie, la biogéochimie et l'agronomie. Elles portent sur la nutrition phosphatée des cultures et la gestion de la fertilité phosphatée des agrosystèmes. Mes deux thématiques principales de recherche sont :

- l'étude de la **réponse écophysologique des cultures** à une contrainte minérale, principalement à la disponibilité en phosphore (P)
- la **modélisation intégrée du transfert sol-plante du phosphore**.

Mon objectif est l'élaboration d'un modèle mécaniste mettant en relation la disponibilité des éléments minéraux dans le sol, le prélèvement par le système racinaire et la réponse de la culture en prenant en compte explicitement les variables du milieu et les pratiques agronomiques qui interfèrent avec le fonctionnement du système modélisé.

Les variables de sortie visées du modèle sont la quantité d'éléments minéraux prélevée, les biomasses aérienne et racinaire produites et la composition des organes récoltés à l'échelle du peuplement et sur la durée du cycle de la culture.

Ma démarche est de combiner des approches expérimentales et de modélisation mécaniste pour quantifier, analyser et hiérarchiser les processus qui régissent le transfert sol-plante du P dans différents contextes pédoclimatiques, cultureux, et agronomiques et d'explorer numériquement les possibilités d'action pour optimiser et piloter la fertilisation phosphatée des sols à l'échelle parcellaire.

### **Mots-clés :**

absorption racinaire, agronomie, disponibilité, biogéochimie, croissance, fertilisation, grandes cultures, modèle mécaniste, nutrition minérale, phénologie, phosphore, réponse à P, transfert sol-plante.

---

## 1. EXPERTISES

---

### a) Critique d'articles

#### **Referee pour des Journaux Internationaux :**

*Plant and Soil* 2015 (1), 2014 (1), 2013 (1), 2012 (2), 2010 (3) 2009 (1) 2007 (1) 2003 (1), 2002 (1); *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 2015(1); *Journal of Experimental Botany* 2011 (1), 2007 (1), 2005 (1) *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 2014

(1); *Agronomy for Sustainable Environment* 2008 (1), *Annals of Botany* 2007 (1), 2000 (2); *Planta* 2004 (1); *New Phytologist* 2010 (1); *Scientia Agricola* 2011 (1); *Pedosphere* 2012 (1); *Canadian Journal of Soil Science* 2012 (1)

## b) Jurys et comités de thèse

### Examineur de l'HDR de :

**Jourdan Christophe** [2014] Caractériser, comprendre et modéliser l'architecture, le développement et le fonctionnement des systèmes racinaires des arbres tropicaux plantés : rôle des racines profondes. 17 décembre 2014, Montpellier SupAgro

### Examineur de thèse de :

**Hong Hai Bui** [2015] Analyse de la diversité inter et intra-spécifique des paramètres de l'architecture des systèmes racinaires chez les Solanacées. Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse. (Examineur)

**Didier Anne** [2013] Modélisation de la croissance, des relations source-puits et du rendement en sucre de la betterave sucrière (*Beta vulgaris* L.) sous des régimes contrastés de nutrition azotée. ED ABIES, AgroParisTech. (Examineur - Rapporteur de soutenance)

**Bécel Carole** [2010] Analyse et modélisation de la variabilité spatiale et temporelle de la croissance en verger de pêchers. Influence de la distribution spatiale de l'eau dans le sol et de la disponibilité en photoassimilats. Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse (Examineur)

**Iyad Srayeddin** [2009] Transferts hydriques sol-plante : une approche de la spatiation des prélèvements hydriques par tomographie de résistivité électrique. Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse. (Examineur)

**Julia Matinefsky** [2008] Etude de la variabilité génétique de la réponse à une déficience en phosphore (P) chez la féтуque. Université de Mar del Plata, Argentine. (Examineur)

### Membre du comité de thèse de :

**2013-2015 Pradier Céline** Functional role of deep roots in eucalyptus plantations in nutrient-poor soil under water constraint. (Encadrement C Jourdan et P Hinsinger, ED SIBAGHE Montpellier)

**2011-2013 Lecourt Julien** Analyse et la modélisation des interactions GxE qui contrôlent les processus physiologiques coordonnant la croissance et le développement du système porte-greffe / greffon (Encadrement P Vivin, ISVV Bordeaux)

**2011-2012 Didier Anne** Modification des forces de source et de puits de la betterave sucrière pour analyser sa capacité de compensation et le stockage du saccharose (Encadrement F Maupas ITB et B Ney AgroParisTech)

- 2011** **Duputel Marek** Facilitation de l'acquisition du phosphore dans une association céréale-légumineuse. Etude et modélisation physico-chimique des interactions rhizosphériques sous-jacentes. (encadrement F Gérard & P. Hinsinger - B Jaillard, ECO&SOL Montpellier)
- 2009-2010** **Devau Nicolas.** Effet du flux de protons libéré par les racines sur la biodisponibilité du phosphore : approche de modélisation. (encadrement F Gérard & P. Hinsinger, ECO&SOL Montpellier)
- 2008-2009** **Dauthieu Maxime.** Etude et modélisation de l'accumulation et de la répartition du Cadmium dans un végétal en croissance en fonction de l'exposition (encadrement L. Denaix et M. Potin-Gautier)
- 2008** **Gerardaux Edward.** Caractérisation écophysiological de la carence en potassium du cotonnier (encadrement S. Pellerin & L Jordan-Meille)
- 2008** **Devau Nicolas.** Effet du flux de protons libéré par les racines sur la biodisponibilité du phosphore : approche de modélisation. (encadrement F Gérard & P. Hinsinger, BSR Montpellier)
- 2007** **Srayeddin Iyad.** Transfert hydrique sol-plante et extraction racinaire: approche fondée sur l'architecture racinaire et la spatialisation des prélèvements (encadrement C. Doussan CSE Avignon)

### c) Jurys de concours

- Jury de l'Ecole Doctorale SEVAB "Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomique & Bio-ingénierie", Toulouse (36 candidats pour allocations de bourses) [2012]**
- Jury de concours de recrutement de Chargé de Recherche (CR2) à l'INRA [2011].** Concours N°5 "Ecologie, agro-écologie et modélisation" (72 candidats, 6 profils)
- Jury du Master II Recherche 'Fonctionnement et modélisation des écosystèmes terrestres', Université Bordeaux I. [2003-2008; 2013]**
- Jury du Master II Recherche 'Biologie Santé, spécialité Œnologie-Ampélogie', Université Bordeaux II. [2004-2008 ; 2015]**

### d) Evaluation de la Recherche

#### Evaluateur de projets Internationaux et Nationaux

Chercheur d'Avenir Région Languedoc-Roussillon [2009]

Austrian Science Found [2008]

Evaluations des appels d'offre du département Environnement et Agronomie de l'INRA (2-4 paris scientifiques et 2-4 demandes de thèses par an depuis 2007)

Referee for Australian Awards 2013 Endeavour Research Fellowship

**Membre de la commission d'évaluation collective (AERES) :**

UMR 'Eco & Sol', Montpellier, [2014]  
Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois, Nancy [2012]  
Laboratoire d'Analyse des Sols de l'INRA (LAS), Arras [2008]  
Unité de Service et de Recherche en Analyse Végétale et Environnementale de l'INRA (USRAVE), Bordeaux [2008]  
UMR 'Rhizosphère et Symbiotes', Montpellier [2006]

**Membre de la commission d'évaluation des chercheurs :**

CSS AES Commission Scientifique Spécialisée 'Agonomie-Elevage-Sylviculture' [2007-2010] et [2011-2015]

**Membre de Conseil Scientifique (CS) :**

CS du département Environnement et Agronomie de l'INRA [2007-2011] et [2011-2016]

**e) Expertises collectives**

- 2013-2014** Participation à l'expertise collective sur les effets de l'épandage sur les sols agricoles et forestiers de matières fertilisantes d'origine résiduaire (MAFOR), commanditée au CNRS, à l'INRA et à IRSTEA par les ministères chargés de l'Agriculture et de l'Ecologie. Prise en charge du volet sur la valeur agronomique phosphatée des MAFOR.
- 2012** Réalisation d'une synthèse de l'état des connaissances et des recherches en cours sur la nutrition minérale des cultures et les bases du raisonnement de la fertilisation : communication dans le cadre du Réseau Mixte Technologique (RMT) Fertilisation et rédaction d'un chapitre d'ouvrage ACTA.
- 2008** Dossier sur la nutrition minérale des plantes commandité par l'INRA pour les éditions INRA mensuel
- 2008** Synthèse sur les pertes de phosphore par drainage dans un podzol cultivé sous monoculture de maïs (Projet CASDAR 6076)

---

## 2. APPELS D'OFFRE – PARTICIPATION A DES PROGRAMMES NATIONAUX ET INTERNATIONAUX

---

**Liste des projets acceptés :**

Entre parenthèses est indiqué ma contribution et le montant reçu et géré dans le cadre de ce projet.

- 2016-2019** Projet Inter-Unité département EA-INRA. Flexibilité stœchiométrique dans les agrosystèmes. Evaluation des conséquences pour le fonctionnement des écosystèmes cultivés bas intrants (Responsable de tâche, 95k€).

- 2016-2019** RHIZOVIT: Deciphering the mechanisms of adaptation of *Vitis* species to nutrient availability: coupling of experimentation and modelling approaches in the rhizosphere. (co-encadrement thèse, 186 k€)
- 2014-2015** Pari Scientifique INRA-EA. Mise au point *ex situ* et *in situ* d'un biomarqueur lipidique comme indicateur précoce d'une limitation en phosphore. (Porteur, 26k€)
- 2013-2016** Projet CNP-Leyre du LabEx COTE. Dynamique du carbone de l'azote et du phosphore à l'interface terrestre aquatique dans le bassin de la Leyre. (Partenaire, 22k€)
- 2013-2016** Programme de doctorat international de l'IdEx de l'Université de Bordeaux. Etude et modélisation du fonctionnement du cycle biogéochimique du phosphore dans des écosystèmes cultivés pour une meilleure gestion agronomique et environnementale. (Co-encadrement d'une thèse en cotutelle avec Agriculture et Agroalimentaire Canada (Université de Laval, Quebec ; bourse doctorant + 49.5 k€)
- 2013-2014** Projet FNS Soil and Plant phosphorus assessment and modeling in Swiss agro-ecosystem (responsable tâche modélisation)
- 2012-2015** Projet de thèse ADEME-INRA : Etude et modélisation de l'impact de l'épandage de produits résiduels organiques sur le transfert sol-plante et le cycle biogéochimique du P dans les écosystèmes cultivés. (Co-porteur du projet, bourse doctorant)
- 2012-2013** Pari Scientifique INRA-EA : Typologie par chromatographie ionique des composés organiques phosphatés de différentes matrices. (Collaboration sur la typologie des produits organiques, 30 k€).
- 2010-2012** Projet Swedish Research Council Formas. Triggered phosphorus recovery using reactive filter materials - tapping into the potential of wastewater as a key resource. Ma contribution est d'analyser et d'évaluer expérimentalement et par modélisation la biodisponibilité et le prélèvement de P issu du traitement d'eaux usées (responsable d'une tâche, 10 k€).
- 2010-2013** Projet RTRA d'Agropolis Foundation, N°0902-008. Modélisation du prélèvement d'eau et de nutriments par les systèmes racinaires: une approche mathématique et numérique avec prise en compte de l'architecture du système racinaire. Co-porteur du projet avec C Doussan (UMR EMMAH INRA Avignon, 5 k€).
- 2008-2010** Projet CASDAR 7152: Approche innovante pour le raisonnement de la fertilisation phosphatée des cultures, basé sur de nouveaux indicateurs d'évaluation de la phytodisponibilité du phosphore dans le sol (Contributeur, 165k€)
- 2006-2009** Projet ECOS-SUD Franco-Argentin sur l'étude de la variabilité intra-spé-

cifique de la réponse à P chez la fétuque. Un nouveau projet de collaboration est en cours de montage sur la caractérisation de la biodisponibilité en P des sols dans le contexte argentin (pool organique important, faible usage des intrants minéraux) et l'évaluation du modèle de transfert sol-plante. (Porteur du projet, 10 k€)

- 2006-2008** Projet collaboratif avec WUR (Wageningen University and Research Centre) sur l'élaboration du modèle de transfert sol-plante du P.
- 2004-2005** Projet Innovant de Département EA INRA. Modélisation du transfert sol plante des éléments minéraux en forte interaction avec la phase solide du sol. Application au prélèvement du phosphore par une culture de maïs. (Porteur du projet, 30 k€)
- 2004-2007** Projet TRANSPLAM (TRANSfert Sol-PLAnte des Métaux) dans le cadre du programme inter-organismes Toxicologie Nucléaire Environnementale. Transfert de métaux dans le système sol-eau-plante: quantification des flux et modélisation (Contributeur)
- 2002** Projet ACTA-ICTA. Effet précédents des cultures du genre Brassica (moutarde, colza) vis à vis des céréales (maïs, blé) et du pois. Maîtrise de l'allélopathie de leurs résidus de culture en vue d'améliorer la compétitivité des rotations avec crucifères et pois. (Co-porteur)
- 2002-2003** Projet PAI franco-néerlandais van Gogh. Modélisation du transfert sol-plante du phosphore. Application au raisonnement de la fertilisation phosphatée en agriculture. (Porteur, 10 k€)
- 1994-1996** AIP INRA ECOFON Fonctionnement des peuplements végétaux et Environnement. Projet sur la modélisation du prélèvement minéral par les plantes. (Contributeur)

### Liste des projets en cours d'instruction

- 2016-2019** Projet ANR Franco-Allemand : Exploiting natural variation to dissect control of plant nutrition. (Responsable de tâche, 693k€).
- 2016-2019** Projet H2020 SFS-1: POSEIDON Exploring the mechanisms regulating multi-level interaction among nutrients and low water availability in plants: interplay among Phosphorus, Sulfur and Iron nutrition under Drought (Responsable de tâche, soumis).
- 2015-2018** Pré-projet ANR Grand Défi Sociétal 1 - "Gestion sobre des ressources et adaptation au changement climatique". **RhizoNutri** Interactions plantes-microorganismes de la rhizosphère pour améliorer la nutrition azotée du pois et du colza cultivés à bas niveau de fertilisation N, P et S (responsable de tâche, 28k€). Non retenu classé 11<sup>ème</sup> pour 10 retenus.
- 2014-2015** PHC Germaine de Staël Franco-Suisse. Prévion de la dynamique à long

terme du phosphore du sol sous grandes cultures en fonction de pratiques agricoles (Contributeur). *Non retenu*

- 2014-2017** Projet ANR Blanc. PHOS-FACE Effet d'un enrichissement à long terme en CO<sub>2</sub> atmosphérique sur le cycle du phosphore dans des écosystèmes terrestres. (Coordinateur d'une tâche). *Non retenu*
- 2014-2019** Projet EU H2020 : SUSTENSIV Sustainable Intensive Agriculture. Contributeur sur la nutrition P dans les systèmes de culture intensif. **Projet pré-sélectionné**, en cours d'évaluation (Partenaire, 200 k€)
- 2014-2017** Projet ERA-CAPS: PROSEED Phosphate Resources of Seeds. Contribution sur l'efficacité d'utilisation du P des grains pendant les phases juvéniles. **Projet pré-sélectionné**, en cours d'évaluation (Responsable de tâche, 1 année post-doc). *Non retenu*
- 2014-2019** Projet EU H2020 : STEM-P Smart technologies for efficient and sustainable management of phosphorus in European cropping systems. (responsable d'une tâche modélisation). *Non retenu*

---

### 3. PARTICIPATION A L'ANIMATION DE LA RECHERCHE

---

- 2014-.....** **Directeur Adjoint** de l'UMR 1391 ISPA résultant de la fusion de l'UR INRA EPHYSE et l'UMR INRA-Bordeaux Sciences Agro TCEM
- 2011-2013** **Directeur Adjoint** de l'UMR 1220 TCEM
- 2007-2013** **Animateur de l'équipe** Nutrition minérale et Gestion de la Fertilité des Sols de l'UMR TCEM
- 2007-2016** **Membre du Conseil Scientifique** du département Environnement et Agronomie, INRA. 2 Mandats
- 2013-....** **Membre du réseau Sol** du département Environnement et Agronomie, INRA
- 2008-.....** **Membre du groupe de pilotage scientifique de la plateforme Sol Virtuel** du département Environnement et Agronomie, INRA
- 2012-.....** **Membre du réseau mixte technologique (RMT)** Fertilisation et Environnement
- 2012-....** **Membre du comité d'animation scientifique du LabEx COTE**
- 2011-....** **Coordinateur scientifique du réseau d'essais au champ de fertilisation P/K (4 sites)** du département Environnement et Agronomie de l'INRA (collaboration avec P Denoroy, C Morel, C Jouany, A Gavaland, C Montagnier)

## C. ACTIVITES PEDAGOGIQUES

---

### 1. ENSEIGNEMENTS

---

- 2015** Cours à l'ED A2E Agronomie-Elevage-Environnement Université Antananarivo. Modélisation du transfert sol-plante du phosphore (3 h).
- 2015** Animation Scientifique : journée des doctorants de l'ED A2E à Antsirabé-Madagascar (1 journée)
- 2011-...** Bordeaux Sciences Agro: 1<sup>ère</sup> année d'ingénieur. Module approfondissement Modélisation.  
La modélisation du transfert sol-plante des éléments minéraux (1.5h Cours Magistral)
- 2011-...** Master 2 de Recherche "Systèmes Ecologiques" Bordeaux I, UE1: Biodisponibilité des éléments minéraux du sol et cycles biogéochimiques:  
Fonctionnement de la rhizosphère et absorption par les racines. Etat des connaissances et modélisation (3h cours)
- 2009** Maestría en Producción Animal, Balcarce, Argentina:  
Funcionamiento de la rizósfera y absorción radical: estado del conocimiento y uso de modelos (3h Cours + 3h TD)
- 2004-2010** Master 2 de Recherche "Systèmes Ecologiques" Bordeaux I, UE1: Biodisponibilité des éléments minéraux du sol et cycles biogéochimiques:  
Fonctionnement de la rhizosphère et absorption par les racines. Etat des connaissances et modélisation (3h cours)  
Modélisation mécaniste du prélèvement: Concepts de base, simulation et analyse de sensibilité (3h TD)
- 1998**
- 2000-2002** 3<sup>ème</sup> année d'école d'Ingénieur: Spécialisation Agronomie, Forêt, Environnement, ENITA Bordeaux:  
Modélisation du transfert sol-plante des éléments minéraux. (3h cours)  
Recherche de seuils pour la fertilisation minérale à partir de données expérimentales d'un réseau d'essais de longue durée (3h TD)

---

### 2. ENCADREMENTS

---

En parenthèses, mon niveau d'implication dans l'encadrement, *suivi du devenir des étudiants*, *Nombre articles à comité de lecture et communications*

#### Encadrement de post-doc

- 2009-2011** Senthilkumar K. Quantification des flux entrées/sorties de P à l'échelle

d'un pays développé (cas de la France), analyse de leurs déterminants et modélisation. (co-encadrement avec S. Pellerin et T Nesme) ->*En poste à l'Africa Rice Center, 3 ACL + 10 comm.*

**2009-2010 Brunel-Muguet Sophie:** Identification de caractères génétiques impliqués dans l'adaptation à de faibles disponibilités en phosphore chez le maïs, à l'aide du modèle de transfert sol-plante du P. (co-encadrement avec S. Pellerin) -> *Recrutée CR2 INRA, 1 ACL + 1 comm.*

**2003 Assuero Silvia:** Analyse des effets d'une déficience en P sur la croissance foliaire du maïs. (co-encadrement avec S. Pellerin) ->*Chercheuse INTA, 2 ACL + 8 comm.*

### Encadrement de doctorants

**2015-2018 Gauthier Antoine.** Décryptage des mécanismes d'adaptation de la vigne à la disponibilité des nutriments : combinaison de l'expérimentation et des approches de modélisation à l'interface sol-plante (co-encadrement avec S Cookson)

**2013-2016 Li Haixiao.** Etude et modélisation du cycle du phosphore dans les agro-systèmes pour une meilleure gestion agricole et environnementale (Co-tutelle U Laval-Quebec - U Bordeaux IDEX, co-encadrement avec C Morel, N Ziadi, L-E Parent)

**2012-2016 Lauverjon R.** Etude et modélisation de l'impact de l'épandage de produits résiduaux organiques sur le transfert sol-plante et le cycle biogéochimique du phosphore dans les écosystèmes cultivés (INRA-ADEME, Label LabEx COTE, co-encadrement avec C Morel), *1 ACL soumis + 3 comm.*

**2009-2011 Nadeem M.** Relative contribution of P remobilisation from seed and external P uptake to maize nutrition during early stages (co-encadrement avec S. Pellerin) ->*Recruté Chercheur COMSATS Pakistan, 7 ACL + 5 comm.*

**2001-2006 Cheaib A.** Etude expérimentale et modélisation des effets de la déficience en Phosphore sur l'assimilation et l'allocation du carbone, la croissance et la morphogénèse du Pin Maritime. (Co-encadrement S. Pellerin et D. Loustau) -> *Postdoc Univ Orsay Paris XI, 1 ACL + 1 comm.*

### Encadrement de stagiaires niveau Master

**2014 Damar Hada.** Dynamique du phosphore organique dans les sols cultivés. Master 2, "Sciences et Technologies: Spécialité Ecologie", Université de Bordeaux1. -> *2014 En thèse à Agriculture et Alimentation Canada*

**2013 Damar Hada.** Dynamique du phosphore organique du sol suite à des apports de produits résiduaux organiques : Analyse de l'essai agronomique QUALIAGRO entre 1998 et 2011. Master 1 Ecologie & Biodiversité, U Montpellier

- 2012 **Lauverjon R.** Etude et modélisation du prélèvement couplé de phosphore et d'eau par le système racinaire du maïs, Master 2, "Sciences et Technologies: Spécialité Ecologie", Université de Bordeaux1. -> *2012-2015 Thèse UMR ISPA*
- 2011 **Ochner E.** Phenotypic plasticity of tall wheatgrass in response to low P availability. Master 2 Université de Mar del Plata, Argentina. ->*Recruté chargé de projet développement, Argentine*
- 2009 **Moizand A.** Caractérisation de la réponse à la biodisponibilité du phosphore dans le sol pour différents génotypes de maïs (*Zea mays* L.) cultivés au champ. Master 1, "Sciences et Technologies: Spécialité Ecologie", Université de Bordeaux1.
- 2009 **Saucereau AL.** Caractérisation de la réponse à la disponibilité du phosphore dans le sol pour différents génotypes de maïs en pot. Master 1 Biologie et biotechnologie des plantes, Université de Bordeaux I.
- 2008 **Martinevsky J.** Etude de la variabilité génétique de la réponse à une déficience en P chez la fétuque. Master production animale, Université de Mar del Plata, Argentine. ->*Recrutée chargée de projet développement, Argentine*
- 2006 **Faget M.** Contribution à l'élaboration d'un modèle de croissance et développement d'une culture de maïs jusqu'à la récolte en incluant les effets d'une contrainte minérale phosphatée. Mémoire de Master 2 "Systèmes écologiques" Bordeaux I. ->*Thèse à ETH Suisse*
- 2005 **Maire V.** Évaluation expérimentale d'un modèle de prélèvement du phosphore (P) par une culture de maïs irriguée sur un sol sableux landais. Mémoire de Master 2 « Systèmes écologiques » Bordeaux I. ->*Thèse INRA Clermont-Ferrand*
- 2005 **Labat L.** Etude expérimentale et modélisation des effets d'une déficience en P sur la phénologie et la croissance du maïs. Mémoire de Master 1 « Systèmes écologiques » Bordeaux I (co-encadrement avec P Denoroy)
- 2003 **Cechetto A.** Impact d'une contamination en éléments traces métalliques sur la morphologie racinaire du maïs et la composition en éléments traces des organes végétaux. Mémoire de DAA de l'ENSA de Rennes. 42p. (Co-encadrement avec L. Denaix)
- 2002 **Ganteil A.** Impact de l'enfouissement des résidus de Colza sur la nutrition phosphatée, le développement et la mycorhization du maïs en condition de sol pauvre en P. Mémoire de DAA de l'ENSA de Rennes. 50p
- 2001 **Victorin L.** Evaluation d'un modèle de transfert sol plante du phosphore appliqué au cas du maïs (*Zea mays* L.). Mémoire de DEA de l'ENSAIA Nancy. 28p

## Formations

**2016**      **Balenda Kondé J.D.** Formation à la mise en œuvre d'approches expérimentales de laboratoire conçues et développées pour évaluer la biodisponibilité du phosphore en fonction des différents types de sol et des pratiques agricoles. Agent du Commissariat à l'Energie Atomique de la République du Congo, financé par l'AIEA. 3 mois

## D. PUBLICATIONS

J'ai classé l'ensemble de mes publications (hors rapports) depuis le début de ma carrière en utilisant la catégories AERES, en différenciant les articles publiés dans des revues à comité de lecture avec facteur d'impact [A], des revues sans facteur d'impact [B], des chapitres d'ouvrage [C], les conférences invitées [D], les communications dans congrès [E] et les articles à vocation de transfert [Tr].

Au total, j'ai cosigné 129 publications dont 31 articles dans des revues internationales à comité de lecture avec facteur d'impact dont la moitié avec des étudiants que j'ai encadré (Tableau 1).

Tableau 1. Nombre de publications de Mollier A. co-signées ou non avec les étudiants encadrés.

Type de publication	Nb publications avec étudiant encadré	Nb de publications sans encadrement	Total
Revue avec FI	16	15	31
Revue sans FI	4	1	5
Chapitre ouvrage		10	10
Conférences invitées	5	6	11
Communications orales	14	18	32
Posters	16	17	33
Mémoires		2	2
Articles de transfert		5	5
<b>Total</b>	<b>55</b>	<b>74</b>	<b>129</b>

Je possède un H-index de 12, avec un nombre total de citations de 523 citations (457 sans les auto-citations) avec un taux de citation moyen par article de 15.38 (Figure 1).

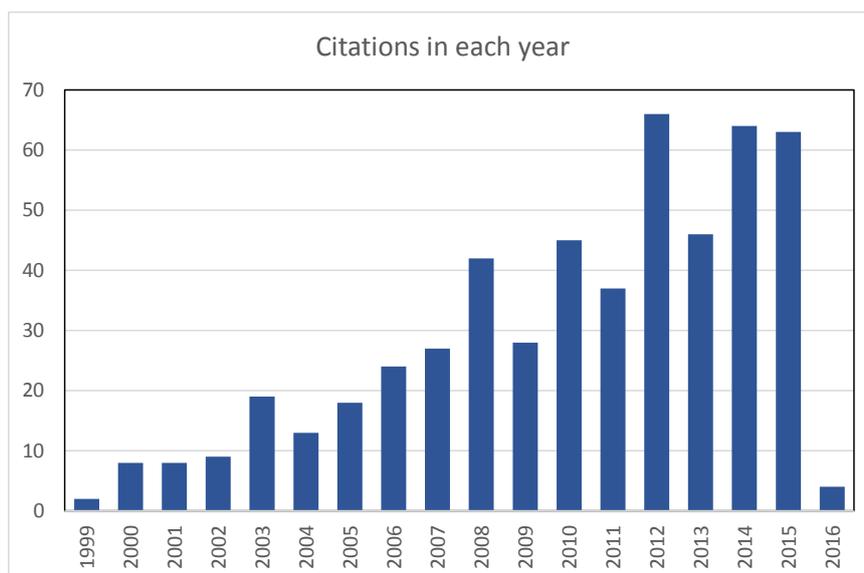


Figure 1 Nombre de citations par an (édité du WOS en décembre 2015)

La répartition des publications publiées dans des revues à comité de lecture est présentée dans le Tableau 2. Les 28 articles sont publiés dans 17 revues différentes avec des facteurs d'impacts compris entre 0.5 et 5.9. Un tiers de mes articles sont publiés dans Plant and Soil qui est une revue excellente sur les relations sol-plante. Elle correspond parfaitement à mes thématiques de recherche. Les domaines disciplinaires de mes articles sont l'agronomie et les sciences du sol et des végétaux. Les mots-clefs qui ressortent le plus de mes articles sont : Phosphorus, Growth, Maize, Nutrient, Model, Soil (Figure 2)

**Tableau 2 Synthèse des articles à comité de lecture. Notoriétés issues de Noria (voir explications ci-après)**

Titre de la revue à FI	FI à 2 ans (2013)	Notoriété	Discipline	Nb	Années
Plant Cell and Environment	5.906	Exceptionnelle	Plant Sc.	1	2004
Journal of Experimental Botany	5.794	Exceptionnelle	Plant Sc.	1	1999
Global Biogeochemical Cycles	4.528	Excellente	Geoscience	1	2012
Frontiers in Plant Science	3.948	Excellente	Plant Sc.	1	2015
Plant and Soil	3.235	Excellente	agronomy	9	2013, 2012, 2011, 2003, 2002, 2000, 2000, 1999, 1998
Environmental and Experimental Botany	3.003	Excellente	Plant Sc.	1	2010
European Journal of Agronomy	2.918	Excellente	Agronomy	1	2007 ; 2015
Resources Conservation and Recycling	2.692	Excellente	All Sc.	1	2014
Geoderma	2.509	Excellente	Soil Sc.	1	2015
Ecological Modelling	2.326	Correcte	Ecology	2	2010, 2008
Seed Science Research	1.845	Correcte	Plant Sc.	1	2014
Nutrient Cycling in Agroecosystems	1.733	Correcte	Soil Sc.	3	2012, 2011, 2011
Journal of Plant Nutrition and Soil Science	1.663	Correcte	Agronomy	1	2012
Australian Journal of Crop Science	1.632	Correcte	Agronomy	1	2014
Agronomy Journal	1.542	Correcte	Agronomy	1	2000
Annals of Forest Science	1.536	Correcte	Forestry	1	2005
Soil Science	1.042	Acceptable	Soil Sc.	1	2003
Canadian Journal of Soil Science	1	Acceptable	Soil Sc.	1	2014
Spanish Journal of Agricultural Research	0.514	Acceptable	Agric. Mult.	1	2014



- Journal of Crop Science*, 8 (3), 402-412. [IF=1.632; **Correcte**; Agronomy] - Postdoc encadré
- [A5.] Morel, C., Ziadi, N., Messiga, A., Belanger, G., Denoroy, P., Jeangros, B., Jouany, C., Fardeau, J.-C., Mollier, A., Parent, L.-E., Proix, N., Rabeharisoa, L., Sinaj, S. (2014). Modeling of phosphorus dynamics in contrasting agroecosystems using long-term field experiments. *Canadian Journal of Soil Science*, 94, 377-387. DOI : 10.4141/CJSS2013-024 [IF=1 ; **Acceptable** ; Soil Sci.] - Coll. Intern.
- [A6.] Nadeem, M., Mollier, A., Morel, C., Prud'homme, L., Vives, A., Pellerin, S. (2014). Remobilization of seed phosphorus reserves and their role in attaining phosphorus autotrophy in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Seed Science Research*, 24 (03), 187-194. DOI : 10.1017/S0960258514000105 [IF=1.845; **Correcte** ; Plant sci.] - Coll. Intern.
- [A7.] Nadeem, M., Mollier, A., Vives, A., Prud'homme, L., Niollet, S., Pellerin, S. (2014). Effect of phosphorus nutrition and grain position within maize cob on grain phosphorus accumulation. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 12 (2), 486-491. DOI : 10.5424/sjar/2014122-4650 [IF=0.514; **Acceptable** ; Agric.multidiscip.] - Coll. Intern.
- [A8.] Senthilkumar, K., Mollier, A., Delmas, M., Pellerin, S., Nesme, T. (2014). Phosphorus recovery and recycling from waste: an appraisal based on a French case study. *Resources, Conservation and Recycling*, 87, 97-108. DOI : 10.1016/j.resconrec.2014.03.005 [IF=2.692; **Excellente** ; Environ.sci] - Postdoc co-encadré
- [A9.] Nadeem, M., Mollier, A., Morel, C., Shahid, M., Aslam, M., Zia-ur-Rehman, M., Ashfaq Wahid, M. (2013). Maize seedling phosphorus nutrition: Allocation of remobilized seed phosphorus reserves and external phosphorus uptake to seedling roots and shoots during early growth stages. *Plant and Soil*, 371 (1-2), 327-338. DOI : 10.1007/s11104-013-1689-x [IF=3.235; **Excellente** ; Agronomy-Plant sci.-Soil sci.] - Thèse co-encadrée
- [A10.] Nadeem, M., Mollier, A., Morel, C., Vives, A., Prud'homme, L., Pellerin, S. (2012). Maize (*Zea mays* L.) endogenous seed phosphorus remobilization is not influenced by exogenous phosphorus availability during germination and early growth stages. *Plant and Soil*, 357 (1-2), 13-24. DOI : 10.1007/s11104-011-1111-5 [IF= 2.638; **Excellente** ; agronomy-plant sci.- soil sci.] - Thèse co-encadrée
- [A11.] Nadeem, M., Mollier, A., Morel, C., Vives, A., Prud'homme, L., Pellerin, S. (2012). Seed phosphorus remobilization is not a major limiting step for phosphorus nutrition during early growth of maize. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 175 (6), 805-809. DOI : 10.1002/jpln.201200369 [IF=1.38; **Correcte** ; agronomy-plant sci.] - Thèse co-encadrée
- [A12.] Nesme, T., Toublant, M., Mollier, A., Morel, C., Pellerin, S. (2012). Assessing phosphorus management among organic farming systems : a farm input, output and budget analysis in southwestern France. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 92 (2), 225-236. DOI : 10.1007/s10705-012-9486-0 [IF=1.416; **Acceptable** ; soil sci.] - Coll. Interne

- [A13.] Senthilkumar, K., Nesme, T., Mollier, A., Pellerin, S. (2012). Conceptual design and quantification of phosphorus flows and balances at the country scale: The case of France. *Global Biogeochemical Cycles*, 26, 14 p. DOI : 10.1029/2011GB004102 [IF= 4.682; **Excellente** ;environ.sci.-geosci.,multi-discip.-meteorol.atmos.sci.] - Postdoc co-encadré
- [A14.] Senthilkumar, K., Nesme, T., Mollier, A., Pellerin, S. (2012). Regional-scale phosphorus flows and budgets within France : the importance of agricultural production systems. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 92 (2), 145-159. DOI : 10.1007/s10705-011-9478-5 [IF= 1.416; **Acceptable** ; soil sci.] - Postdoc co-encadré
- [A15.] Nadeem, M., Mollier, A., Morel, C., Vives, A., Prud'homme, L., Pellerin, S. (2011). Relative contribution of seed phosphorus reserves and exogenous phosphorus uptake to maize (*Zea mays* L.) nutrition during early growth stages. *Plant and Soil*, 346 (1-2), 231-244. DOI : 10.1007/s11104-011-0814-y [IF= 2.733; **Excellente** ; agronomy-plant sci.-soil sci.] - Thèse co-encadrée
- [A16.] Nesme, T., Brunault, S., Mollier, A., Pellerin, S. (2011). An analysis of farmers' use of phosphorus fertiliser in industrial agriculture: a case study in the Bordeaux region (south-western France). *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 91 (1), 99-108. DOI : 10.1007/s10705-011-9449-x [IF= 1.792; **Correcte** ;soil sci.] - Coll. Interne
- [A17.] Jonard, M., Augusto, L., Hanert, E., Achat, D., Bakker, M. R., Morel, C., Mollier, A., Pellerin, S. (2010). Modeling forest floor contribution to phosphorus supply to maritime pine seedlings in two-layered forest soils. *Ecological Modelling*, 221 (6), 927-935. DOI : 10.1016/j.ecolmodel.2009.12.017 [IF= 1.769; **Acceptable** ; ecology] - Postdoc co-encadré
- [A18.] Martinefsky, M. J., Assuero, S. G., Mollier, A., Pellerin, S. (2010). Analysis of the response of two tall fescue cultivars of different origin to P deficiency. *Environmental and Experimental Botany*, 69 (3), 250-258. DOI : 10.1016/j.envexpbot.2010.04.009 [IF= 2.699; **Excellente** ; plant sci.-environ.sci.] - Co-encadrement thèse
- [A19.] 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 (4), 453-464. DOI : 10.1016/j.ecolmodel.2007.08.008 [IF= 2.176; **Correcte** ; ecology] - Coll. Intern.
- [A20.] Pellerin, S., Mollier, A., Morel, C., Planchette, C. (2007). Effect of incorporation of *Brassica napus* L. residues in soils on mycorrhizal fungus colonisation of roots and phosphorus uptake by maize (*Zea mays* L.). *European Journal of Agronomy*, 26 (2), 113-120. DOI : 10.1016/j.eja.2006.07.007 [IF= 1.503; **Excellente** ; agronomy] - Coll. Interne
- [A21.] Cheaïb, A., Mollier, A., Thunot, S., Lambrot, C., Pellerin, S., Loustau, D. (2005). Interactive effects of phosphorus and light availability on early growth of maritime pine seedlings. *Annals of Forest Science*, 62, 575-583. [IF= 1.236; **Correcte** ; forestry] - Co-encadrement thèse

- [A22.] Assuero, S.G., Mollier, A., Pellerin, S. (2004). The decrease in growth of phosphorus-deficient maize leaves is related to a lower cell production. *Plant Cell and Environment*, 27, 887-895. [IF= 3.634; **Excellente** ; plant sci.] - Postdoc encadré
- [A23.] Schneider, A., Mollier, A., Morel, C. (2003). Modeling the kinetics of the solution phosphate concentration during sorption and desorption experiments. *Soil Science* 168, 627-636. [IF=1.044; **Correcte** ; agric.-Soil sci.] - Coll Internes

#### Publications issues de mon post-doc à WUR

- [A24.] Heinen, M., Mollier, A., De Willigen, P. (2003). Growth of a root system described as diffusion. II. Numerical model and application. *Plant and Soil* 252, 251-265. [IF=1.594; **Excellente** ; agronomy-plant sci.-soil sci.] - Postdoc
- [A25.] de Willigen, P., Heinen, M., Mollier, A., Van Noordwijk, M. (2002). Two-dimensional growth of a root system modelled as a diffusion process. I. Analytical solutions. *Plant and Soil* 240, 225-234. [IF=1.29; **Excellente** ; agronomy-plant sci.-soil sci.] - Postdoc

#### Publications associées à mes travaux de thèse :

- [A26.] Mollier A., Pellerin S. 1999. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *Journal of Experimental Botany* 50, 487-497. [IF=2.482; **Excellente** ; plant sci.] - Thèse
- [A27.] Pellerin, S., Mollier, A., Plenet, D. (2000). Phosphorus deficiency affects the rate of emergence and number of maize adventitious nodal roots. *Agronomy Journal* 92, 690-697. [IF=0.637; **Correcte** ; agronomy] - Thèse
- [A28.] Plenet, D., Etchebest, S., Mollier, A., Pellerin, S. (2000). Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency - I. Leaf growth. *Plant and Soil* 223, 117-130. [IF=1.218; **Excellente** ; agronomy-plant sci.-soil sci.] - Thèse
- [A29.] Plenet, D., Mollier, A., Pellerin, S. (2000). Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. II. Radiation-use efficiency, biomass accumulation and yield components. *Plant and Soil* 224, 259-272. [IF=1.218; **Excellente** ; agronomy-plant sci.-soil sci.] - Thèse

#### Publications issues de mon DEA :

- [A30.] Lafolie, F., Bruckler, L., Ozier-Lafontaine, H., Tournebize, R., Mollier, A. (1999). Modeling soil-root water transport and competition for single and mixed crops. *Plant and Soil* 210, 127-143. [IF=1.281; **Excellente** ; agronomy-plant sci.-soil sci.] - DEA
- [A31.] Ozier-Lafontaine H, Lafolie F, Bruckler L, Tournebize R, Mollier A. 1998. Modelling competition for water in intercrops: theory and comparison with field experiments. *Plant and Soil* 204, 183-201. [IF=1.281; **Excellente** ; agronomy-plant sci.-soil sci.] - DEA

---

## 2. PUBLICATIONS DANS DES REVUES A COMITE DE LECTURE NON REPERTORIEES DANS LES BASES DE DONNEES INTERNATIONALES

---

- [B1.] Lafolie F, Cousin I, Marron P-A, Mollier A, Pot V, Moitrier N, Moitrier N, Nougier C (2014) The « VSOIL » modeling platform. *Revue Forestière Française* 56 (4):635-636.
- [B2.] Nadeem M, Mollier A, Morel C, Pellerin S. (2012). Relative contribution of seed phosphorus reserves and external phosphorus uptake to maize nutrition during early growth stages. *International Poster Journal of Science and Technology* 2, 74-76.
- [B3.] Ochner, E., Assuero, E.J., Monterubbianesi, M.G., Mollier, A., Pellerin, S. (2011). Phenotypic plasticity of Tall Wheatgrass related to P soil availability. *Revista Argentina de Produccion Animal*, 31, 529.
- [B4.] Ochner E, Assuero SG, Monterubbianesi MG, Mollier A, Pellerin S. (2011). Plasticidad fenotípica del agropiro alargado frente a la disponibilidad de P. *34<sup>th</sup> Congreso Argentino de Producción Animal, 1<sup>st</sup> Joint meeting ASAS-AAPA*, Vol. 31 (Supl. 1). Mar del Plata, Argentina: Revista Argentina de Producción Animal, 439-589.
- [B5.] Mollier A, Ganteil A, Pellerin S, Planchette C, Morel C, Thunot S, Reau R. (2004). Incorporation of *Brassica napus* L. residues in soils does not affect mycorrhizal colonisation of roots and P uptake by maize (*Zea mays* L.). *Agroindustria* 3, 363-366.

---

## 3. CHAPITRES D'OUVRAGES

---

- [C1.] Morel C, Denoroy P, Mollier A, Pellerin S, Sinaj S, Ziadi N (2015) Cycles biogéochimiques des principaux éléments déterminant la production végétale: le phosphore. In: Guide de la fertilisation raisonnée grandes cultures et prairies. Editions France agricole, Paris (sous presse)
- [C2.] Mollier A. 2014. La modélisation des relations sol-plante. In: Pellerin S, Butler F, Van Lathem C, Recous S, eds. *Fertilisation et Environnement: Enjeux et perspectives pour l'aide à la décision*. Paris: Quae, p. 202-2016
- [C3.] Schnepf A, Leitner D, Klepsch S, Pellerin S, Mollier A. 2011. Modelling phosphorus dynamics in the soil/plant system. In: Bünemann EK, Oberson A, Frossard E, eds. *Phosphorus in action*, Vol. 26. Heidelberg, Germany: Springer Berlin Heidelberg, 113-133.
- [C4.] Pellerin S, Denoroy P, Hinsinger P, Jordan-Meille L, Le Cadre E, Lineres M, Mollier A, Morel C, Nesme T, Schneider A. 2009. Sols et nutrition des plantes: nouvelles recherches sur la biodisponibilité des éléments minéraux. *INRA Mensuel les Dossiers*, 94-98.
- [C5.] Claassen N, De Willigen P, Diederik J, Doussan C, Dunbabin V, Heinen M, Hopmans JW, Kirk G, Kuzyakov Y, Mayer U, Mollier A, Nietfeld H, Nowack B, Oswald S, Roose T, Schnepf A, Schulin R, Seuntjens P, Silk WK, Steingrobe B, Van Beinum W and Van Bodegom P 2006 Rhizosphere Models. In: J. Luster,

- R. Finlay (Eds.) and H. Nietfeld (chapter ed.), Handbook of Methods Used in Rhizosphere Research, Part II. Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf, p. 487-517.
- [C6.] De Willigen P, Heinen M, Mollier A. 2006. Description of rooting patterns as generated by a diffusion process. In: Jörg L, Roger DF, eds. *Handbook of Methods Used in Rhizosphere Research*: Swiss Federal Research Institute, 489-490.
- [C7.] Mollier A, Morel C. 2006. Dynamic of the diffusive soil (ortho)phosphate. In: Jörg L, Roger DF, eds. *Handbook of methods used in Rhizosphere Research*: Swiss Federal Research Institute, 227-228.
- [C8.] Jaillard B, Schneider A, Mollier A, Pellerin S. 2000. Modélisation du prélèvement minéral par les plantes fondée sur le fonctionnement bio-physico-chimique de la rhizosphère. In: Maillard P, Bonhomme R, eds. *Fonctionnement des peuplements végétaux sous contraintes environnementales*: INRA Editions, vol. 93 ; 253-352.
- [C9.] Ozier-Lafontaine H, Bruckler L, Lafolie F, Tournebize R, Mollier A. 2000. Modélisation de la compétition pour l'eau dans une association culturale : influence de la distribution des racines, des propriétés physiques du sol et de la répartition de la demande climatique. In: Maillard P, Bonhomme R, eds. *Fonctionnement des peuplements végétaux sous contraintes environnementales*: INRA Editions, 459-480.
- [C10.] Plenet D, Colomb B, Mollier A. 2000. Aerial and root growth of corn crops subject to phosphorus deficiency. In: Maillard P, Bonhomme R, eds. *Behavior of Plants Subject to Environmental Stress*, 305-324.

---

#### 4. CONFERENCES INVITEES

---

Les auteurs en italiques sont les orateurs, les auteurs en gras sont les doctorants et post-doctorants que j'ai encadré et co-encadré

- [D1.] *Mollier A*, Nesme T, **Senthilkumar K**, Pellerin S (2014) Approche systémique des flux et bilans de phosphore (P) en France: les enjeux du recyclage. In: Séminaire Phosph'Or, Rennes, France, 23 janvier 2014. (Conférence invitée)
- [D2.] *Mollier A*, **Nadeem M**, Morel C, Vives A, Prud'homme L, Pellerin S (2013) How long seed P reserve can support maximal growth rate of maize seedling ? In: JIRCAS workshop: Improving phosphorus efficiency in Rice: novel traits and underlying genes, Tsukuba, Japan, 25-27th November 2013. (Conférence invitée)
- [D3.] *Nesme T*, **Senthilkumar K**, Mollier A, Pellerin S. 2012. Phosphorus budgeting at national and regional scale. A case study from France. In: The 20th International Fertiliser Society Annual Conference, Cambridge, UK, 6-8 December 2012. (Conférence invitée)
- [D4.] *Mollier A*, Denoroy P, Morel C, Pellerin S. 2011. Le phosphore et la fertilisation phosphate: enjeux et avancées scientifiques. In: Journée restitution

- projet CasDAR RIP, ENITAB Bordeaux, France, 16 juin 2011. (Conférence invitée)
- [D5.] *Mollier A*, Pellerin S. 2011. La modélisation des relations sol-plante. In: 5ième journée prospective du RMT Fertilisation et Environnement, Paris, France, 5-6 janvier 2011. (Conférence invitée)
- [D6.] *Martinefsky MJ*, Assuero SG, *Mollier A*, Pellerin S. 2010. Analysis of the response of tall fescue cultivars of different origin to P deficiency. In: Machado CF, Wade M, Carneiro da Silva S et al. (eds) International Workshop, Tandil, Argentina, 16-18 June 2010. Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, pp 112-114. (Conférence invitée)
- [D7.] *Ochner E*, Assuero SG, Agnusdei MG, *Mollier A*, Pellerin S. 2010. Adaptation of tall wheatgrass to low-P soil conditions is associated to phenotypic plasticity. In: Machado CF, Wade M, Carneiro da Silva S et al. (eds) International Workshop, Tandil, Argentina, 16-18 June 2010. Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, pp 61-63. (Conférence invitée)
- [D8.] *Mollier A*, Pellerin S. 2009. Maize leaf elongation under phosphorus deficiency. In: ECOS Program: International seminar on grassland hydromineral nutrition, INTA Balcarce, Argentina, 16th December 2009. (Conférence invitée)
- [D9.] *Mollier A*. 2009. Mineral nutrition and soil fertility management: New challenges. In: ECOS Program: International seminar on grassland hydromineral nutrition, INTA Balcarce Argentina, 16th December 2009. (Conférence invitée)
- [D10.] *Pellerin S*, *Mollier A*. 2009. Maize leaf elongation under phosphorus deficiency: relationship with P and C metabolism. In: International seminar on Soil and Nutrient cycling in grassland ecosystems: implications for sustainable management, Poitiers, France, 3-4 June 2009. (Conférence invitée)
- [D11.] *Pellerin S*, *Mollier A*. 2007. A two-dimensional simulation model of phosphorus uptake by a maize crop. 19 June 2007, Swiss Federal Institute of Technology ETH Institute of Plant Science, Zurich, Switzerland (Conférence invitée)

---

## 5. COMMUNICATIONS DANS DES CONGRES ET COLLOQUES

---

- [E1.] *Brunel-Muguet S*, *Mollier A*, Kauffmann F, Avice J-C, Sénécal E, Goudier D, Bataillé M-P, Etienne P (2015) SuMoToRI: a model to simulate growth and sulfur content in rapeseed until the onset of pod formation. Paper presented at the 14th International Rapeseed Congress, Saskatoon, Saskatchewan, Canada, July 5-9 (Poster+abstract)
- [E2.] *Damar H*, Ziadi N, *Mollier A*, Houot S, Bodineau G, Lauerjon R, Mercier V, Michaud A, Rampon J-N, Parent LE, Morel C (2015) Impact of long-term application of composted organic residue on soil organic and inorganic phos-

- phorus dynamics. Paper presented at the Soil Interfaces for Sustainable Development (ISMOM), McGill University, Montreal (Canada), 5-10 July 2015 (Poster+résumé) **[Master encadré]**
- [E3.] *Lafolie F, Cousin I, Mollier A, Pot V, Maron P-A, Moitrier N, Nougulier C, Moitrier N, Beudez N (2015) Which benefits in the use of a modeling platform : the VSoil example. Paper presented at the EGU 2015, European Geosciences Union General Assembly, Vienne, 12-17 april 2015 (Communication orale+résumé)*
- [E4.] *Lauverjon R, Mollier A, Houot S, Mercier V, Michaud A, Rampon J-N, Morel C (2015) Impact de l'épandage de composts urbains sur le cycle du P dans QualiAgro. Paper presented at the Assemblée générale du SOERE PRO, Colmar, France, 24 novembre 2015 (Communication orale+résumé) **[Thèse encadrée]***
- [E5.] *Li H, Mollier A, Morel C, Parent LE, Ziadi N, Shi Y (2015) Tillage and phosphorus fertilization effects on the distribution and architecture of corn root. Paper presented at the ISSR-9 Roots down under: belowground solutions to global changes, Canberra, Australia, 6-9 October (Poster+résumé) **[Thèse encadrée]***
- [E6.] *Li H, Ziadi N, Shi Y, Parent LE, Morel C, Mollier A (2015) Tillage practice and phosphorus fertilization effects on the distribution and morphology of corn roots. Paper presented at the Soil Interfaces for Sustainable Development, Mc Gill University, Montréal, Québec, Canada, 5-10 July, 2015 (Communication orale+résumé) **[Thèse encadrée]***
- [E7.] *Morel C, Ziadi N, Messiga AJ, Belanger G, Denoroy P, Jeangros B, Jouany C, Fardeau JC, Mollier A, Parent LE, Proix N, Rabeharisoa L, Sinaj S (2015) Peut-on prévoir l'évolution à long terme du phosphore dans des sols cultivés en fonction du régime de fertilisation? In: 12ièmes rencontres de la fertilisation raisonnée et de l'analyse, COMIFER-GEMAS, Lyon, France, 18-19 novembre 2015. (Poster+résumé)*
- [E8.] ***Nadeem M**, Mollier A, Morel C, Vives A, Prud'homme L, Cheema M, Pellerin S (2015) Phosphorus origins of seedling phosphorus and its distribution within growing organs during early growth stages. In: Newfoundland & Labrador's Green Economy Conference Newleef, St John's, Newfoundland, Canada, 8-9 October 2015. (Communication orale) **[Postdoc encadré]***
- [E9.] *Lafolie F, Cousin I, Maron PA, Mollier A, Pot V, Moitrier N, Balesdent J, Bruckler L, Moitrier N, Nougulier C, Richard G (2014) The "Sol Virtuel" modelling platform. In: EGU European Geosciences Union, Vienna, Austria, 27 April - 02 May 2014. (Communication orale+résumé)*
- [E10.] *Vereecken H, Vanderborght J, Schnepf A, Brüggemann N, Amelung W, Herbst M, Javaux M, Van der Zee SEATM, Or D, Simunek J, van Genuchten MT, Vrugt JA, Hopmans JW, Young MH, Baveye P, Pachepsky Y, Vanclooster M, Hallett PD, Tiktak A, Jacques D, Vogel T, Jarvis N, Finke P, Jiménez JJ, Li CS, Ogée J, Mollier A, Lafolie F, Cousin I, Pot V, Maron P-A, Roose T, Wall DH, Schwen A, Doussan C, Vogel H-J, Govers G, Durner W, Priesack E, Roth K, Horn R, Kollet S, Rinaldo A, Whitmore A, Goulding K, Parton WJ (2014) On the need*

- to establish an international soil modelling consortium. Paper presented at the Complex Soil Systems “A Path to Improved Understanding of Complex Soil Systems”, Berkeley, 2014-09-03 to 2014-09-05 (Poster + résumé)
- [E11.] Denoroy P, Mollier A, Niollet S, Barbot C, Plenet D, Morel C. 2013. Définir l'optimum agri-environnemental de fertilité phosphatée, grâce à un essai de longue durée. 11<sup>èmes</sup> rencontres de la fertilisation raisonnée et de l'analyse, COMIFER-GEMAS, Poitiers, France. (Poster+résumé)
- [E12.] Lauerjon R, Mollier A, Houot S, Bodineau G, Rampon J-N, Michaud A, Mercier V, Morel C. 2013. Changes of the plant-available soil phosphorus in the Qualiagro experiment for 9 years of cropping and repeated applications of different urban composts. In: 15th International Conference RAMIRAN. Recycling of organic residues for agriculture: from waste management to ecosystem services, Versailles, France, 3-5 June 2013. (Poster+résumé) [Thèse encadrée]
- [E13.] Lauerjon R, Mollier A, Morel C, 2013. Evolution du statut phosphaté de la couche labourée du sol à Qualiagro 1998-2011. In: Comité de Pilotage Qualiagro, Grignon, France, 25 novembre 2013. (Conférence orale) [Thèse encadrée]
- [E14.] Lafolie F, Cousin I, Pot V, Mollier A, Moitrier N, Moitrier N, Nougier C. 2013. The "Virtual Soil" modeling platform. In: Quatrième atelier REGEFOR : La gestion de la fertilité des sols forestiers est-elle à un tournant ?, Nancy, France, 10-12 June 2013. (Poster)
- [E15.] *Senthilkumar K*, Nesme T, Mollier A, Pellerin S. 2013. Phosphorus flows along the food chain in France: an indicator for food losses at the country scale. In: First International Conference on Global Food Security, Noordwijkerhout, The Netherlands, 29th September - 2nd October 2013. Conférence orale [Postdoc encadré]
- [E16.] Mollier A, Lafolie F, Cousin I, Pot V, Nougier C, Moitrier N, Moitrier N. 2013. Virtual Soil Platform Project. In: Comité Stratégique, Paris, France, 4 February 2013. Conférence orale
- [E17.] Morel C, Denoroy P, Plenet D, Mollier A. 2013. Dynamique à long terme du stock de phosphore organique dans un sol sableux cultivé sous monoculture de maïs: pas d'effet de la fertilisation minérale phosphatée. In: 11<sup>èmes</sup> rencontres de la fertilisation raisonnée et de l'analyse, COMIFER-GEMAS, Poitiers, France, 20-21 novembre 2013. (Poster+résumé)
- [E18.] *Senthilkumar K*, Nesme T, Mollier A, Pellerin S. 2013. Phosphorus flows along the food chain in France: an indicator for food losses at the country scale. In: First International Conference on Global Food Security, Noordwijkerhout, The Netherlands, 29th September - 2nd October 2013. (Conférence orale). [Postdoc encadré]
- [E19.] *Brunel-Muguet S*, Goudier D, Trouverie J, Avice J-C, Etienne P, Mollier A, Ourry A. 2012. Sink strength for S as a major parameter to model vegetative growth in oilseed rape (*Brassica napus* L.) under contrasting sulfur (S) supplies. In: XIIIth Congress of the European Society for Agronomy, Helsinki, Finland, 20-24 August 2012. pp 8-9 (Conférence orale) [Postdoc encadré]

- [E20.] Denoroy P, Mollier A, Morel C, Niollet S. 2012. Change for 16 years of P status along soil profile in a French podzol in relation with different P fertilization under irrigated maize production. In: XII<sup>th</sup> ESA Congress, Helsinki, Finland, 20-24 August 2012. pp 26-27. (Conférence orale)
- [E21.] **Nadeem M**, Mollier A, Morel C, Vives A, Prud'homme L, Pellerin S, 2012. Is seed phosphorus remobilization a major limiting factor for maize phosphorus nutrition during germination and early growth period? National Science Conference, 10-12 January 2012, Rawalpindi Pakistan. (Conférence orale) **[Thèse encadrée]**
- [E22.] **Nesme T**, **Senthilkumar K**, Mollier A, Pellerin S, 2012. Phosphorus flows, mineral fertiliser use and agricultural production systems: a regional perspective for France. In: XII<sup>th</sup> ESA Congress, Helsinki, Finland, 20-24 August 2012. pp 148-149 (Conférence orale) **[Postdoc encadré]**
- [E23.] **Nesme T**, **Senthilkumar K**, Mollier A, Pellerin S, 2012. Modélisation et quantification des flux et des stocks de phosphore à l'échelle de la France. In: Séance Académie d'Agriculture de France, Paris, France, 10 octobre 2012. (Conférence orale) **[Postdoc encadré]**
- [E24.] **Senthilkumar K**, Mollier A, Pellerin S, Nesme T. 2012. Accounting phosphorus flows and stocks at country scale: the case of France. *Third Sustainable phosphorus summit*, 29 February-2 March, Sydney, Australia. (Conférence orale) **[Postdoc encadré]**
- [E25.] Morel C, Mollier A, Denoroy P, Plénet P. 2011. Dynamics of organic P, C and N within the plough layer of a sandy soil continuously cropped and fertilized for 28 years. p. 245. In: *Book of abstracts of the 3<sup>rd</sup> international symposium on soil organic matter (ISSOM): "Organic matter dynamics - from soils to oceans"*. 11-14 July 2011, Leuven, Belgium. (Poster).
- [E26.] **Nadeem M**, Mollier A, Morel C, Vives A, Prud'homme L, Pellerin S. 2011. Endogenous seed phosphorus remobilization and exogenous phosphorus uptake to maize (*Zea mays* L.) nutrition during germination and early growth stages. *3<sup>ème</sup> colloque national du réseau Français de Biologie des Graines*. 27-28 Octobre 2011, Nantes, France. Session 2 P19 (Poster) **[Thèse encadrée]**
- [E27.] **Ochner E**, Assuero SG, Monterubbianesi MG, Mollier A, Pellerin S. 2011. Plasticidad fenotípica del agropiro alargado frente a la disponibilidad de P. 34<sup>th</sup> Congreso Argentino de Producción Animal (Argentinean Congress of Animal Production) - 1st Joint meeting ASAS-AAPA, held from 4 to 7 October 2011 in Mar del Plata, Argentina. *Revista Argentina de Producción Animal* 31 (Supl. 1): 439-589. (Poster) **[Thèse encadrée]**
- [E28.] **Senthilkumar K**, Nesme T, Mollier A, Pellerin S. 2011. Conceptual design and quantification of phosphorus flows and balances at the country scale: the case of France. *European Scientific Workshop on Designing phosphorus cycle at country scale*. 5-6<sup>th</sup> July 2011 Bordeaux, France. (Conférence orale) **[Postdoc encadré]**

- [E29.] Brunel-Muguet S, Pellerin S, Mollier A. 2010. How does early leaf reduction impact on development of adaptation strategies to low phosphorus availability in *Zea Mays* L.? XI<sup>th</sup> ESA Congress, Montpellier, France, 29 August - 03 September 2010. (Poster) [Postdoc encadré]
- [E30.] Nesme T, Senthilkumar K, Mollier A., Pellerin S. 2010. A modelling approach to estimate P flows and balance at country scale: a case study for France. 6th International phosphorus workshop (IPW6) Towards a sustainable control of diffuse P loss: risk, monitoring, modelling, and mitigation options, Seville, 27 September - 1 October, 2010. (Conférence orale) [Postdoc encadré]
- [E31.] Senthilkumar K, Nesme T, Mollier A., Pellerin S. 2010. Phosphorus flows and balances at country scale: a case study for France XI<sup>th</sup> ESA Congress, Montpellier, France, 29 August - 03 September 2010. (Poster) [Postdoc encadré]
- [E32.] Assuero SG, Martinefsky J, Mollier A., Pellerin S. 2008. Análisis de la variabilidad intraespecífica de la respuesta a una deficiencia de P en festuca alta In: *XXIII Reunión Argentina de Ecología in San Luis, Argentina*, 25<sup>nd</sup>-28<sup>th</sup> November 2008 (Poster) [Postdoc encadré]
- [E33.] Agnusdei MG, Martinefsky MJ, Mollier A., Pellerin S, Assuero SG. 2008. Root phenotypic plasticity in response to P deficiency in two tall fescue cultivars. XXI International Grassland Congreso, VII International Rangeland Congress, Multifunctional Grasslands in a Changing World, Hohhot China. Vol. 1 pp 301. CDrom. (Poster). [Postdoc encadré]
- [E34.] Castillon P, Denoroy P, Mollier A., Jordan-Meille L, 2007. La dose de P et K nécessaire à une culture est-elle proportionnelle à son niveau de production? 8<sup>èmes</sup> Journées de la fertilisation raisonnée et de l'analyse de terre GEMAS-COMIFER "Fertilisation raisonnée et analyse de terre : quoi de neuf en 2007" Blois 20-21 novembre 2007 (Poster)
- [E35.] Mollier A., de Willigen P, Heinen M, 2007. Coupling of a crop growth model with FUSSIM2 to simulate maize crop responses to P-uptake. 37<sup>th</sup> Biological Systems Simulation Conference: Moving Models Forward: Knowledge Gaps and New approaches. April 17-19, 2007, Beltsville, Maryland, United States. (Poster)
- [E36.] *de Willigen P*, Heinen M, Mollier A. 2007. Fundamentals of routines of uptake of water and nutrients, and growth of root systems. 37<sup>th</sup> Biological Systems Simulation Conference: Moving Models Forward: Knowledge Gaps and New approaches. April 17-19, 2007, Beltsville, Maryland, United States. (Conférence orale)
- [E37.] Assuero SG, Mollier A., Pellerin S, Oviedo M del P, Giachetti F. 2006. Root morphological responses to two tall fescue cultivars to different soil P-availability. In: *XXVI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal in Chascomús, Córdoba, Argentina*, 4<sup>th</sup>-6<sup>th</sup> October 2006 p. 150. (Poster) [Postdoc encadré]
- [E38.] Assuero SG, Mollier A., Pellerin S, Giachetti F, Oviedo M del P. 2006. Carbon partitioning in two tall fescue cultivars under different soil P-availabilities. In: *XXII Reunión Argentina de Ecología in Córdoba, Argentina*, 22<sup>nd</sup>-25<sup>th</sup> August 2006 p. 105. (Poster) [Postdoc encadré]

- [E39.] Cheaĩb A, Mollier A, Loustau D, Pellerin S. 2006. Interactive effects of phosphorus and light availability on growth and architecture of maritime pine seedlings (*Pinus pinaster* Ait.). In: *3<sup>rd</sup> International Symposium on Phosphorus Dynamics in the Soil-Plant Continuum*. Uberlândia-Minas Gerais, Brazil, 14-19<sup>th</sup> May 2006. p. 92-93. (Poster) [Thèse encadrée]
- [E40.] Mollier A, Pellerin S. 2006. Are leaf and root expansion rates under P deficiency controlled by P or C content in meristematic zone ? In: *3<sup>rd</sup> International Symposium on Phosphorus Dynamics in the Soil-Plant Continuum*. Uberlândia-Minas Gerais, Brazil, 14-19<sup>th</sup> May 2006. p. 83-85. (Conférence orale)
- [E41.] Morel C, Mollier A. 2006. Prediction of phosphorus bioavailability changes after different P applications and two periods of cultivation (*Zea mays* L., pot experiment) in two French soils. In: *3<sup>rd</sup> International Symposium on Phosphorus Dynamics in the Soil-Plant Continuum*. Uberlândia-Minas Gerais, Brazil, 14-19<sup>th</sup> May 2006. p. 48-49. (Poster)
- [E42.] Assuero SG, Mollier A, Pellerin S. 2005. The reduced leaf expansion of phosphorus deficient maize leaves is associated to a lower cell production. In: XV International Plant Nutrition Colloquium, Beijing, China, 14-19 September 2005. p. 240-241. (Poster) [Postdoc encadré]
- [E43.] Denaix L, Cechetto A, Mollier A. 2005. Contribution of contaminated depth soil layers on the Cd, Cu, Pb and Zn uptake by maize. In: 8<sup>th</sup> International Conference on the Biogeochemistry of Trace Elements, Adelaide, Australia, 3-7<sup>th</sup> April 2005. p. 354-355. (Poster)
- [E44.] Centofanti T, Penfield R, Mollier A, Flühler H, Frossard E. 2004. Uptake and translocation of <sup>134</sup>Cs by maize root as affected by K supply. In: International Congress "Rhizosphere, perspective and Challenges", 12-17 September 2004, Munich, Germany, p. 228 (Poster)
- [E45.] Pellerin S, Mollier A, Schneider A, Morel C, Jordan-Meille L, Denoroy P. 2004. Nutrient supply and uptake models: What possible applications in agronomy? European Society for Agronomy Congress Copenhagen, Denmark 11-15 July 2004 (Poster)
- [E46.] Pellerin S, Mollier A, Plenchette C, Morel C, Thunot S, Reau R. 2004. Does incorporation of *Brassica napus* L. residues in soils affect mycorrhizal colonisation of roots and P uptake by maize (*Zea mays* L.)? First International Symposium "Biofumigation : a possible alternative to methyl bromide?" A way for optimising potential for integrated management of soil-borne pests and diseases. Florence (Italy), 31<sup>st</sup> March - 1<sup>st</sup> April 2004 (Poster).
- [E47.] Mollier A, de Willigen P, Heinen M, Pellerin S. 2003. Prediction of phosphorus uptake by a two dimensional mechanistic model including crop growth and P response. In: *2<sup>nd</sup> International Symposium on Phosphorus Dynamics in the Soil-Plant Continuum*. Perth, Western Australia, 21-26<sup>th</sup> September 2003. p. 120-121. (Poster)
- [E48.] Cheaĩb A, Mollier A, Pellerin S, Thunot S, Lambrot C, Loustau D. 2003. Effets d'une co-limitation en phosphore et en carbone sur la croissance et la mor-

- phogénèse du Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait). Secondes rencontres d'écophysio-  
logie de l'arbre, 8-12 Décembre 2003, La Rochelle, France (Confé-  
rence orale). [Thèse encadrée]
- [E49.] *Cheaiïb A*, Loustau D, *Mollier A*, Pellerin S, Lambrot C, Thunot S. 2003. Étude  
expérimentale et modélisation des effets de la déficience en phosphore sur  
l'assimilation et l'allocation du carbone, la croissance et la morphogénèse  
du Pin Maritime (*Pinus pinaster*. Ait). Ecole-Chercheurs : Intégration de pro-  
cessus à l'échelle de la plante entière : interactions entre les gestions de  
l'azote, du carbone et de l'eau. Saint-Flour du 12 au 16 mai 2003. (Poster)  
[Thèse encadrée]
- [E50.] *Mollier A*, Morel C, Schneider A. 2002. Modelling net and gross fluxes of  
phosphate ions between liquid and solid phases of soil suspension: Applica-  
tion to soil samples taken up from 27 years of a long term P fertilisation  
trial. PAI Van Gogh Workshop 16-17 décembre 2002, Wageningen, Pays-Bas  
(Conférence orale)
- [E51.] *Morel C*, Koopmans G, Sanda A, *Mollier A*, Schneider A. 2002. Modelling net  
and gross fluxes of phosphate ions between liquid and solid phases of soil  
suspension. Application to a non-calcareous sandy soil in varying stages of  
P depletion. PAI Van Gogh Workshop, 16-17 décembre 2002, Wageningen,  
Pays-Bas (Conférence orale)
- [E52.] *Schneider A*, *Mollier A*, Morel C. 2002. Prediction of the phosphate concen-  
tration in the soil-solution system. PAI Van Gogh Workshop 16-17 December  
2002, Wageningen, Pays-Bas (Conférence orale)
- [E53.] *Mollier A*, de Willigen P, Pellerin S, Heinen M. 2001. A two dimensional  
model of phosphorus uptake including crop growth and P response. In: *XIV  
International Plant Nutrition Colloquium, 27 July-3 August 2001, Hannover,  
Germany*. p. 604-605. (Poster)
- [E54.] *Pellerin S*, *Mollier A*. 2001. How to include mineral nutrition in crop growth  
models? the example of phosphorus on maize. In: *XIV International Plant  
Nutrition Colloquium, 27 July-3 August 2001, Hannover, Germany*. p. 110-  
111 (Conférence orale)
- [E55.] *Schneider A*, *Mollier A*. 2001. Transfert sol-plante et Cycle des Eléments  
Minéraux dans les écosystèmes cultivés. Contribution possible à l'étude et  
à la modélisation du transfert sol-plante des éléments en traces. Séminaire  
'Devenir des Eléments Traces dans le système sol-plante', 14-15 juin 2001,  
Balaruc-les-Bains, France. (Conférence orale)
- [E56.] *Mollier A*. 2000. Modelling P uptake: some considerations about soil P pa-  
rameters determination. Workshop franco-hollandais "Soil-plant transfer of  
phosphorus and P cycle in agrosystems", 20-22 December 2000, Bordeaux,  
France. (Conférence orale)
- [E57.] *Mollier A*, Pellerin S. 2000. Maize root growth under P deficiency : Processes  
affected and prospects for modelling. IACR-Rothamsted millennium confer-  
ence : Interactions in the root environment - an integrated approach, 10-12  
April 2000, Rothamsted, UK. (Poster)

- [E58.] *Pellerin S, Mollier A, Etchebest S, Plenet D. 2000. Does Phosphorus reduce plant growth through an effect on sinks or sources ? International Symposium on Phosphorus Cycling in the Soil-Plant Continuum, 17-23 September 2000, Beijing, China. (Conférence orale)*
- [E59.] *Mollier A, Willigen de P. 1999 A two dimensional simulation model of P uptake including plant response. Workshop franco-hollandais "Modelling P uptake : a link between soil chemistry and plant growth", 18-19 November 1999, Wageningen, The Netherlands. (Conférence orale)*
- [E60.] *Pellerin S, Plénet D, Mollier A, Etchebest S. 1999. Maize shoot and root growth under phosphorus deficiency. What prospects for modelling ? Workshop franco-hollandais "Modelling P uptake : a link between soil chemistry and plant growth", 18-19 November 1999, Wageningen, The Netherlands. (Conférence orale)*
- [E61.] *Mollier A, Pellerin S. 1998. Maize root system morphogenesis as affected by phosphorus deprivation. Fifth Congress of the European Society for Agronomy. Proceedings, vol. 1, pp. 193-194, 28 June - 2 July 1998, Nitra, The Slovak Republic. (Conférence orale)*
- [E62.] *Mollier A, Pellerin S. 1998. Effet d'une déficience en phosphore sur la croissance racinaire du maïs. Perspectives de modélisation. Colloque Fonctionnement des peuplements végétaux sous contrainte environnementale, 20-21 janvier 1998, Paris, France (Conférence orale)*
- [E63.] *Plénet D, Mollier A, Etchebest S, Pellerin S. 1998. Leaf area index, PAR absorption and radiation use efficiency of a maize crop under phosphorus deficiency. Fifth Congress of the European Society for Agronomy. Proceedings, vol. 2, pp. 296-297, 28 June - 2 July 1998, Nitra, The Slovak Republic. (Conférence orale)*
- [E64.] *Ozier-Lafontaine H, Lafolie F, Bruckler L, Tournebize R, Mollier A. 1998. Modelling competition for water in intercrops. 16ème congrès mondial de Science du sol, Montpellier, France. (Poster)*
- [E65.] *Bruckler L, Ozier-Lafontaine H, Lafolie F, Mollier A. 1996. Modélisation de l'absorption hydrique par les systèmes racinaires: cas des cultures simples et associées. 5èmes Journées Nationales de l'Etude des Sols, 23-25 Avril 1996, Rennes, France. (Poster)*

---

## 6. MEMOIRES

---

- [M 1.] *Mollier A (1995) Modélisation de l'absorption hydrique racinaire pour des cultures associées. Université Paris Sud (Paris 11), p 45 p.*
- [M 2.] *Mollier A (1999) Croissance racinaire du maïs (*Zea mays* L.) sous déficience en phosphore. Etude expérimentale et modélisation. Université Paris Sud (Paris 11), p 194 p.*

---

## 7. RAPPORTS

---

- [R.1] Mollier A., Morel C., 2014. Contribution à l'expertise MAFOR « Valorisation des matières fertilisantes d'origine résiduaire sur les sols à usage agricole et forestier » commanditée au CNRS, à l'INRA et l'IRSTEA par les Ministères chargés de l'Agriculture et de l'Ecologie). En charge du volet sur la valeur fertilisante phosphatée des MAFOR.
- [R.2] Mollier A., Denoroy P, Morel C, Jouany C, Gavaland A, Montagnier C 2011. Réflexion collective sur les essais de longue durée P à l'INRA : proposition d'un réseau d'essais longue durée P du département EA. 20 pp.
- [R.3] Mollier A., Pellerin S, Assuero S, 2010 Analyse de la variabilité intra spécifique de la réponse à une déficience en P chez la fétuque. Rapport final projet ECOS Sud N° A06B01, 13p
- [R.4] Cousin I., Gérard F., Lafolie F., Moitrier N., Mollier A., Pot V., Ruy S., Samouëlian A. 2008. Plateforme SOL VIRTUEL: Spécifications fonctionnelles. Département EA, INRA, 17 p.
- [R.5] Morel C., Niollet S., Vives A., Barbot C., Ellendt A., Mollier A., 2008. Pertes de phosphore par drainage dans un podzol cultivé sous monoculture de maïs irrigué. Rapport technique. Projet ACTA N° 6076, 24p
- [R.6] Doussan C., Gérard F., Mollier A., 2007. Thème 2. Représentation architecturée, dynamique, des flux d'éléments, pH, pe dans l'ensemble système racinaire-sol. Rapport pour la définition du cahier des charges scientifique de la plate-forme Sol Virtuel du département Environnement et Agronomie. 7p.
- [R.7] Pellerin S., Mollier A., Ganteil A., Morel C., Plenchette C., 2004. Effet de l'incorporation de résidus de colza (*Brassica napus* L.) sur la mycorhization et le prélèvement de phosphore de plants de maïs (*Zea mays* L.): analyse en conditions contrôlées. Rapport de fin de contrat ACTA-ICTA, Programme "Effets précédents de la moutarde et du colza dans les rotations ", 24 p.
- [R.8] Schneider A., Plenet D., Tauzin J., Augusto L., Chassin P., Denoroy P., Gomez A., Lineres M., Mollier A., Morel C., Pellerin S., 2003. Effets et arrières effets de l'épandage de boues de station d'épuration sur la qualité des eaux de drainage et des récoltes dans les cultures de maïs des sols d'Aquitaine : Comparaison de l'effet de trois types de boues appliquées durant trois campagnes agricoles successives et de leur arrière effet durant deux campagnes, sur un sol sableux des Landes de Gascogne et un sol limono-argileux reconstitué dans des cases lysimétriques à Pierroton (33). Rapport final du contrat INRA-CRAA, Programme « boues » n° BO1572, 92 p.
- [R.9] Denaix L., Sappin Didier V., Mench M., Mollier A., Bussièrre S., Fontaine C., Rousselin M., Thunot S., Cechetto A., Dupaix A., Rousselin A., Uyttenwald V., 2003, Evaluation des risques dus à la présence d'éléments traces dans un secteur agricole pollué par épandage d'eaux usées, Rapport final Ademe, 72 p.
- [R.10] Mollier A., Willigen de P., Ehlert P.A.I., Chardon W.J., Koopmans G., 2000. Proposal to choose range of concentrations when determining P-adsorption isotherm. AB-DLO Report, Wageningen, The Netherlands.
- [R.11] Plenet D., Mollier A., Pellerin S, 1997. Effet d'une déficience en P sur la mise en place des capteurs aériens et racinaires du maïs. Rapport de fin AIP ECOFON. INRA Bordeaux, 27 p.

---

## 8. DOCUMENTS D'EVALUATION DE LA RECHERCHE

---

- [Eval. 1] Walter C., Barot, S., Damesin, C., Keller, C., Lenoble, V., Mollier, A., Munch, JC, Recous S., 2014. Rapport AERES pour l'UMR 1222 Ecologie fonctionnelle et Biogéochimie des sols et des Agro-écosystèmes - Eco&Sol. Février 2014. 26 pp.
- [Eval. 2] Thibaut B, Gourlet-Fleury S, Alard D, Bailly A, Makowski D, Mollier A 2012. Rapport de l'AERES sur le laboratoire d'étude des ressources Forêt-Bois (LERFoB) de Nancy. Janvier 2012. 14 pp.
- [Eval. 3] Ulrich E., Balabane M., Mollier A., Piquet A., Rutledge D., 2008. Rapport de la commission d'évaluation du Laboratoire d'Analyse des Sols (LAS) d'Arras, Département EA, INRA, 8p.
- [Eval. 4] Ulrich E., Balabane M., Mollier A., Piquet A., Rutledge D., 2008. Rapport de la commission d'évaluation de l'Unité de Service et de Recherche en Analyse Végétale et Environnementale (USRAVE) de Bordeaux, Département EA, INRA, 7p.
- [Eval. 5] Grosclaude J, Morot Gaudry J.F., Bottero J.Y., Gianinazzi-Pearson V., Simonet P., Mollier A., 2006. Rapport de la commission d'évaluation de l'UMR Rhizosphère et Symbiose de Montpellier, Département EA, INRA, 5p.

---

## 9. DOCUMENTS ET MANIFESTATIONS A VOCATION DE TRANSFERT

---

- [Tr. 1] Lafolie F, Cousin I, Marron PA, Mollier A, Pot V, Moitrier N, Moitrier N, Nougier C (2014) La plate-forme de modélisation "VSoil". Revue Forestière Française.
- [Tr. 2] Mollier A. et al., 2009. Participation au stand INRA du Salon International de l'agriculture sur le thème : Le sol pour une agriculture durable » Conception d'animations et de supports, accueil et échanges avec le public.
- [Tr. 3] Castillon P, Denoroy P, Mollier A, Jordan-Meille L (2008) Engrais PK. La dose nécessaire pour une culture est-elle proportionnelle à son niveau de production? Perspectives Agricoles (341):42-44.
- [Tr. 4] Castillon P, Du Cheyron P, Gueirrero L, Nicoletti J-P, Robin N, Taupin P, Denoroy P, Mollier A, Jordan-Meille L (2008) Fertilisation P et K. La disponibilité en phosphore et potassium est essentielle pour assurer une croissance suffisante des jeunes plantes. Compléter l'offre du sol. Arvalis Infos (Septembre 2008):14-15.
- [Tr. 5] Le Souder C, Castillon P, Denoroy P, Mollier A, Jordan-Meille L 2008 Fertilisation: Adapter la fertilisation au contexte économique. Perspectives Agricoles, 341: 36-45.

## 2<sup>EME</sup> PARTIE : ACTIVITES DE RECHERCHE

### INTRODUCTION

#### ***Etude et modélisation de la production végétale sous contrainte en Phosphore, le fil conducteur de ma carrière***

---

#### 1. RAPPEL DES CONNAISSANCES SUR LE PHOSPHORE DANS LES AGROSYSTEMES ET CONTEXTE SOCIO-ECONOMIQUE

---

##### a) **Le phosphore : un élément essentiel pour les plantes et non substituable**

Le phosphore est un élément nutritif indispensable aux végétaux et quasiment non substituable (Raghothama 1999). Il intervient dans le matériel génétique, métabolique, structural et de régulation. Les teneurs en P des tissus des végétaux bien fertilisés varient entre 4 mg P g<sup>-1</sup> à 15 mg P g<sup>-1</sup> (Broadley et al. 2004). Il entre dans la composition des acides nucléiques et les nucléotides, les intermédiaires phosphorylés du métabolisme énergétique, les phospholipides membranaires et des tissus sous forme d'inositol phosphate dans les graines. Une partie du P des tissus existe sous forme de protéines phosphorylées et de phosphate inorganique (Pi) et de pyrophosphate (PPi). Les petits métabolites, des acides nucléiques et des phospholipides contribuent équitablement à la teneur en P des feuilles des plantes bien pourvues en P (Dormann and Benning 2002; Marschner and Marschner 2012).

##### **Acides nucléiques**

Le P est un composé essentiel de l'ADN et l'ARN où il établit un pont phosphodiester liant les desoxyribonucléotides ou ribonucléotides. Par exemple dans les feuilles non sénescentes, 50% du Pi se trouve dans les acides nucléiques dont 80% dans les ARNr (Veneklaas et al. 2012). Les besoins en ADN et ARN sont importants dans les tissus à division cellulaire rapide et/ou en expansion (zone méristématiques par exemple). En cas de limitation en P, les teneurs en ADN et ARN peuvent être réduites et affecter la vitesse de croissance (Raven et al. 2005). De plus, le P est nécessaire pour la photosynthèse et la respiration sous forme d'ADP, pour les transferts d'énergie sous forme d'ATP et GTP, pour les réactions de biosynthèse sous forme de NADPH

et comme molécule de signal (GTP et cAMP). La dépendance à l'ATP peut être réduite en réorientant certaines voies métaboliques et en utilisant des pyrophosphates comme substrat énergétique (Hammond et al. 2004).

### **Les métabolites phosphorylés**

De nombreux composés phosphorylés interviennent dans le cycle de Calvin, la photorespiration, la glycolyse, la voie des pentoses phosphates, l'assimilation de l'azote et du soufre, le métabolisme des acides aminés et des nucléotides et les voies métaboliques associées à la synthèse des polyphénols et de la lignine. Il existe une flexibilité aussi pour ces voies métaboliques en situation de manque de P (Vance et al. 2003).

### **Les phospholipides**

Dans les membranes cellulaires, le P intervient dans la composition des phospholipides (phosphatidyl serine, phosphatidyl ethanolamine, phosphatidyl choline, phosphatidyl inositol et diphosphatidylglycerol) et des composés intermédiaires lors de leur biosynthèse (Somerville et al. 2000; Ohlrogge and Browse 1995). En plus de leur rôle structural, les phospholipides servent de substrat pour la production de signaux biochimiques comme l'inositol triphosphate (IP<sub>3</sub>), diacylglycerol, lysophosphatidyl choline et d'autres composés de la famille des inositol, choline, ethanolamine, sérine). Les lipides membranaires sont nécessaires pour les tissus photosynthétiques et les tissus en croissance (division et expansion cellulaire). Les membranes thylakoïdes des chloroplastes sont composées majoritairement de sulphoquinosyldiacylglycerol (SQDG), digalatosyldiacylglycerol (DGDG) et monogalatosyldiacylglycerol (MGDG). L'utilisation de ces lipides pour la composition de leurs membranes des chloroplastes, permet aux plantes de réduire leurs besoins en phospholipides. En cas de déficience en P, les proportions de SQDG, DGDG et MGDG dans la composition des membranes augmente contribuant ainsi à économiser du P (Dormann and Benning 2002; Andersson et al. 2003; Jouhet et al. 2004; Kobayashi et al. 2006). Cette propriété est étudiée dans le cadre d'un Pari Scientifique (2014-2015).

### **Le phosphore inorganique et les formes de stockage du P**

Pour des plantes bien pourvues en P, plus de 85% du Pi est localisé dans la vacuole (Marschner and Marschner 2012). En cas de déficience modérée en P, la concentration en Pi de la vacuole diminue rapidement pour maintenir en Pi du cytoplasme entre 3-20 mM (Mimura 1999; Lee et al. 1990). En cas de déficience en P plus sévère,

le P associé aux acides nucléiques, les lipides et les petits métabolites diminue. Contrairement aux autres tissus, les concentrations en  $P_i$  dans les graines sont faibles et la fraction dominante du P est le phytate ( $IP_6$ ). Pour des plantes bien pourvues en P, 50-90% du P total des graines est sous forme de phytate (Lott et al. 1995; Nadeem et al. 2011; Park et al. 2006), mais cette fraction diminue en cas de déficience en P (Nadeem et al. 2013). D'après Lott et al. (2000), les quantités de P dans les graines correspondent à 65% des quantités de P appliquées sous forme d'engrais à l'échelle globale.

Enfin, une petite partie du P, joue un rôle important dans la régulation d'activités enzymatiques par phosphorylation-dephosphorylation de protéines.

#### **Rapport stœchiométrique N:P**

Dans les tissus des végétaux, il existe une corrélation positive entre les concentrations en P et en N organique dans les parties aériennes. En milieu naturel, le ratio N:P exprimé en masse varie entre 5:1 et 40:1 (Broadley et al. 2004). La teneur en N des feuilles est proportionnelle à la teneur en P des feuilles à la puissance  $3/4$  ( $N_L \propto P_L^{3/4}$ ) (Niklas et al. 2005). Le ratio 10:1 est proche du ratio critique N organique:P pour les cultures. Généralement un ratio inférieur à 13.5 indique une limitation par N de la croissance, tandis que des ratios supérieurs à 16 indiquent une limitation de la croissance par P (Tessier and Raynal 2003). Les relations stœchiométriques entre N et P sont liées au besoin de N pour les protéines et de P pour les acides nucléiques, les membranes et le métabolisme. Le taux de croissance (RGR relative growth rate) est corrélé positivement avec la concentration en ARNr et négativement avec la concentration en protéines (Elser et al. 2000; Ågren 1988). Les herbacées à croissance rapide en milieu riche tendent à avoir des concentrations supérieures en N et P mais des ratios N:P bas par rapport aux espèces à croissance plus lente de milieu appauvri (Güsewell 2004; Grime 2006). Le ratio N:P augmente avec l'âge de la plante, avec la diminution du RGR ou varie suivant les tissus. Ainsi les tissus de structure ont des ratios N:P plus élevés que les tissus métaboliquement actifs (Kerkhoff et al. 2006; White and Veneklaas 2012; Grant et al. 2001; Nadeem et al. 2011). Ceci explique les besoins élevés de P durant les phases juvéniles (voir la partie Résultats).

## b) Les formes de phosphore dans les sols

Le phosphore est peu abondant dans la nature. Il est le 11<sup>ème</sup> élément le plus abondant. L'écorce terrestre contient environ 1 200 mg P kg<sup>-1</sup> en moyenne. Le phosphore est naturellement présent dans les sols, les sédiments et les eaux de surface suite à l'altération des roches minérales phosphatées (essentiellement l'apatite) lors de la pédogénèse (Stevenson and Cole 1999). Les teneurs totales en P des sols varient entre 100 et 3000 mg P kg<sup>-1</sup> (Condrón and Tiessen 2005) en fonction des milieux et de leur âge. Les teneurs totales baissent avec l'âge du sol. Dans les sols jeunes ou les roches primaires, le P est essentiellement lié au calcium ou au magnésium avec une solubilité dans l'eau de 0.5 mg P L<sup>-1</sup>. L'altération des minéraux change la solubilité du P. Le lessivage du calcium et l'augmentation de l'abondance relative du Fe et d'Al font que la solubilité du P devient contrôlée par les phosphates de Fe ou d'Al qui ont une solubilité très inférieure à celle des phosphates de calcium. Ainsi, 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 (Marschner 2012; Vitousek et al. 2010).

Le phosphore est à 99% sous forme de phosphate, soit sous forme de phosphates inorganiques, soit sous forme d'orthophosphates esters organiques. Avec ses 4 atomes d'oxygène par atome de P, le phosphate a une forte densité de charges négatives et peut donc être lié plus ou moins fortement à des cations ou des surfaces chargées positivement. Cette propriété explique la faible mobilité du P dans l'environnement. Toutefois, lorsque les phosphates sont liés à des composés organiques leur réactivité vis-à-vis de la phase solide est réduite et leur mobilité est plus élevée que celle des phosphates inorganiques (Tiessen 2008). Il y a eu ces dernières décennies des avancées méthodologiques analytiques pour caractériser les différentes formes de P dans le sol et les processus qui déterminent sa mobilité. Ces méthodes sont présentées par Kruse et al. (2015), mais non détaillées ici.

**Le phosphore minéral** du sol est assimilable par les plantes sous forme d'ions orthophosphates dissouts dans la solution du sol (Ullrich-Eberius et al. 1981). Compte tenu du pH de la solution de sol, généralement compris entre 5.0 et 8.2 dans les

sols cultivés, les deux espèces ioniques présentes en solution sont l'ion dihydrogénophosphate ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ) et l'ion hydrogénophosphate ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ) dans des proportions qui varient avec le pH compte tenu des constantes d'équilibre des différents couples acido-basiques de l'acide orthophosphorique. Dans les sols agricoles, la concentration des ions P dissous varie d'un facteur 1000, depuis des valeurs de  $0.001 \text{ mg P L}^{-1}$  dans des sols tropicaux acides, très réactifs vis-à-vis des ions phosphate jusqu'à des valeurs supérieures à  $1 \text{ mg P L}^{-1}$ , dans des sols de régions tempérées, fertilisées avec excès. Du fait de leur charge négative, ces ions vont réagir avec les éléments du sol pour former des minéraux phosphatés non assimilables par les plantes. Sur la phase solide il peut se former des minéraux phosphatés plus ou moins cristallisés et des groupements phosphates associés aux constituants du sol par des liaisons plus ou moins énergétiques. Les principaux minéraux phosphatés des sols sont présentés dans le Tableau 3. Les phosphates de calcium sont les formes dominantes dans les sols neutres à alcalins, les phosphates d'Aluminium et de Fer dans les sols très acides et les Apatites dans les sols très alcalins. Les ions P peuvent réagir avec les oxydes et hydroxydes de fer (goethite et ferrihydrite) et d'aluminium (gibbsite), les minéraux argileux (en général des silicates d'aluminium plus ou moins hydratés présentant une structure feuilletée comme par exemple la montmorillonite ou la kaolinite), les carbonates de calcium et la matière organique.

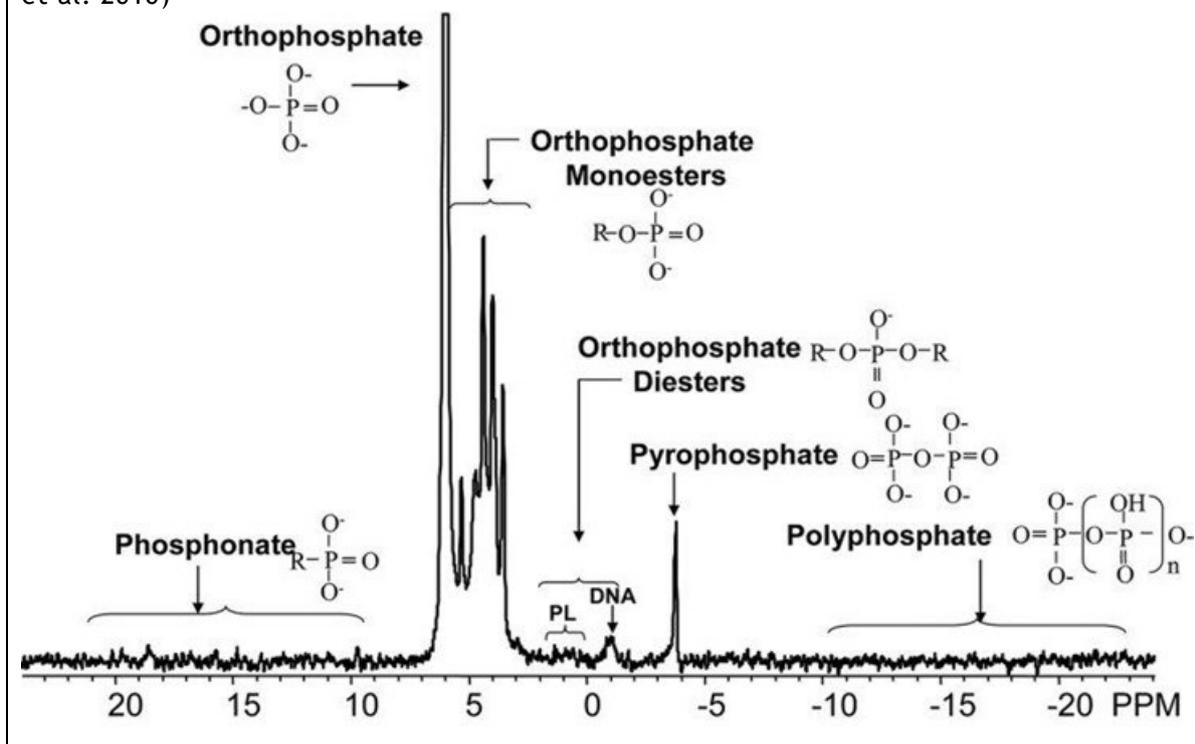
**Tableau 3 Principaux minéraux phosphatés des sols (Barber 1984)**

Phosphates de calcium	Phosphates d'aluminium	Phosphates de fer
Fluoroapatite $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$	Variscite $\text{AlPO}_4, 2 \text{ H}_2\text{O}$	Strengite $\text{FePO}_4, 2 \text{ H}_2\text{O}$
Hydroxyapatite $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$	Taranakite de K $\text{H}_6\text{K}_3\text{Al}_5(\text{PO}_4)_8, 18 \text{ H}_2\text{O}$	
Phosphate tricalcique $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$	Berlinite $\text{AlPO}_4$	
Phosphate octocalcique $\text{Ca}_8\text{H}_2(\text{PO}_4)_6, 5 \text{ H}_2\text{O}$		
Phosphate dicalcique $\text{CaHPO}_4$		
Phosphate dicalcique dihydraté $\text{CaHPO}_4, 2 \text{ H}_2\text{O}$		

Dans les sols, le **P organique** représente 30-65% du P total (Condrón and Tiessen 2005), mais peut représenter parfois jusqu'à 90% du P total (Harrison 1987). Les différentes formes de P organique du sol se définissent par rapport aux liaisons existant entre les atomes de phosphore et d'oxygène ou de carbone (Frossard et al. 1995) : on distingue les orthophosphates esters, les phosphonates, et les orthophosphates anhydrides (Condrón and Tiessen 2005; Turner et al. 2002b) comme illustré Figure 3. Les orthophosphates esters sont des esters d'acide phosphoriques. Les **orthophosphates monoesters** représentent la majorité du P organique dans de nombreux sols. Cette classe se compose des sucres phosphatés et de *myo*-inositol hexakisphosphate (phytate ou acide phytique). Les phytates sont la forme majoritaire du P organique total (>30%) et leur concentration peut atteindre 1000 mg kg<sup>-1</sup> (Turner et al. 2002a; Cade-Menun et al. 2010). Dans les sols forestiers les phytates peuvent représenter entre 68 et 96% du P total (Turner and Engelbrecht 2011). Les phytates sont difficilement dégradables par les microorganismes du sol du fait de leur forte interaction avec la phase solide. Les **orthophosphates diesters** incluent les acides nucléiques (ADN, ARN), les phospholipides, l'acide théoïque et les composés aromatiques. Ils sont en plus faible concentration dans la solution du sol, typiquement <10% du P organique total dans les sols agricoles (Cade-Menun et al. 2000). Leur faible densité de charge limite leurs interactions avec la phase solide et les rend plus accessibles aux microorganismes et enzymes (Tate 1984). Les **phosphonates** sont caractérisés par une liaison directe C-P, ce qui les différencie des autres formes de P organique du sol (Condrón and Tiessen 2005). En général, on ne les retrouve qu'en faibles concentrations dans le sol, dans les situations où le froid et l'humidité sont extrêmes (Newman and Tate 1980). Turner and Engelbrecht (2011) rapportent une faible proportion de phosphonates (3% du P<sub>o</sub> total) dans les sols des forêts tropicales humides. Les **orthophosphates anhydrides inorganiques** sont représentés par les polyphosphates et les pyrophosphates dans le sol (Turner et al. 2005). Ce sont des formes de stockage de P chez les bactéries, les champignons, les actinomycètes, les algues, les protozoaires et les insectes, mais rarement chez les végétaux ou animaux supérieurs (Kulaev et al. 2005; Bünemann et al. 2011). Les orthophosphates anhydrides organiques les plus répandus sont l'ADP et l'ATP

(Condron and Tiessen 2005). Ils contiennent des phosphates monoesters et des liaisons anhydrides mais sont rarement détectés dans les sols.

**Figure 3** Spectre de résonance magnétique du  $^{31}\text{P}$  mesuré sur un échantillon de sol cultivé et non labouré après extraction au NaOH-EDTA. Ce spectre illustre les différentes formes de phosphore organique obtenues. Le pic des orthophosphates a été écrêté. (Cade-Menun et al. 2010)



### c) Transferts sol-plante du P : les concepts de biodisponibilité et disponibilité du P

La compréhension et la prévision du prélèvement du P par les végétaux fait appel aux concepts de disponibilité et biodisponibilité. Il existe dans la littérature de nombreuses définitions qui ne font pas toujours consensus (Kim et al. 2015). Certaines reposent sur une définition basée sur une description fine de processus, tandis que d'autres à visée plus opérationnelle s'attèlent à les mesurer quantitativement (Harmsen 2007). Pour ces raisons, au cours des deux dernières décennies, plusieurs groupes de scientifiques ont travaillé à l'élaboration d'une définition plus conceptuelle combinée avec un aspect opérationnel, ce qui peut permettre la compréhension des mécanismes de la biodisponibilité et la standardisation d'un outil de

mesure de la biodisponibilité. Le groupe de travail de l'ISO (Organisation Internationale de Standardisation) « ISO/TC 190 » a ainsi clarifié les concepts de disponibilité et biodisponibilité « environnementales » (ISO-17402 2008).

#### **La biodisponibilité (environmental bioavailability)**

La biodisponibilité est définie comme la quantité de P qui est prélevée par un organisme cible. Dans le cas des végétaux, le P prélevé provient du sol et le terme de phytodisponibilité est préféré au terme de biodisponibilité qui est plus large. La phytodisponibilité en P est définie comme le flux de P du sol vers la racine (Harmsen et al. 2005). Elle est contrôlée par des processus physiologiques d'absorption et dépend des processus de réapprovisionnement de la solution du sol. En conséquence, la phytodisponibilité du P dépend du type de sol, du temps qui gouverne les flux vers la racine, de l'espèce végétale voire du génotype (Harmsen 2007). Cette définition fait appel à une composante biologique et à une composante physico-chimique. La composante biologique est déterminée par l'aptitude des plantes à acquérir le P présent dans le sol. Elle réfère aux propriétés intrinsèques d'absorption des racines régulées par le fonctionnement la plante entière et aux capacités des racines à modifier la composition de la solution du sol dans la rhizosphère *via* le prélèvement de P et des autres éléments, des modifications du pH, l'excrétion d'acides organiques, de phosphatases ou de substrats carbonés (Hinsinger 2001). La composante physico-chimique correspond à la concentration en P du sol susceptible d'être absorbés par les racines.

#### **La disponibilité en P (environmental availability)**

La concentration en P présente dans le sol susceptible d'être prélevée par un organisme (une plante) est la disponibilité en P. Elle correspond généralement à une fraction seulement du P total du sol (Harmsen et al. 2005; ISO-17402 2008). La compréhension de la disponibilité en P du sol repose sur la description précise des processus biogéochimiques qui contrôlent cette quantité de P susceptible d'être prélevée par la plante. La disponibilité du P du sol est contrôlée par des réactions physique et chimique telles que la sorption/désorption et la précipitation/dissolution, et des processus biologiques comme l'immobilisation (prélèvement par les plantes et les microorganismes) et la minéralisation (dégradation des résidus) (Raghothama 1999). Ces processus seront décrits plus précisément dans la partie Résultats.

#### d) Les enjeux associés à la gestion du phosphore dans les agrosystèmes

La gestion de la nutrition phosphatée des cultures est une problématique importante en agriculture. En effet, avec l'augmentation de la population mondiale, les préoccupations environnementales et la raréfaction de certaines ressources, l'agriculture doit relever le défi de maintenir voire d'accroître la productivité primaire des écosystèmes cultivés pour satisfaire la demande croissante en biomasse alimentaire et non-alimentaire liée à l'augmentation de la population mondiale, tout en limitant les impacts environnementaux et en gérant durablement les ressources indispensables à la production agricole.

A l'échelle globale, 30-40% des terres arables sont considérées limitées par la disponibilité en P (Runge-Metzger 1995). Dans les agroécosystèmes cultivés les exportations répétées de P par les récoltes conduisent à une baisse de sa biodisponibilité dans les sols. Ce phénomène a été mis en évidence en Europe avant la découverte des engrais phosphatés au XIXe siècle (Boulaine 2006). Dans les années 1840, J.B. Lawes a mis en évidence sur sa propriété de Rothamsted en Angleterre que l'application de phosphates de calcium solubilisés par un traitement acide pouvait améliorer le rendement des cultures. Depuis cette découverte, l'apport de fertilisants phosphatés inorganiques a été considéré par les agronomes comme la principale stratégie pour pallier la faible disponibilité du P dans les sols.

D'un point de vue environnemental, **le phosphore est un facteur déclencheur de l'eutrophisation** des eaux continentales conduisant à l'apparition de « dead zones » (Diaz and Rosenberg 2008). Les modifications du cycle du P par les activités anthropiques ont conduit à une augmentation des transferts de P vers ces écosystèmes (Tiessen 2008). En levant la limitation en P du développement des végétaux dans les écosystèmes aquatiques, ces transferts de P sont augmentent le risque d'eutrophisation. **Les niveaux élevés de P dans le sol impactent également la biodiversité des écosystèmes terrestres.** La richesse spécifique des prairies en Europe diminue fortement avec l'augmentation de la teneur en P du sol (Ceulemans et al. 2014).

D'un point de vue économique, **le phosphore est une ressource limitée et sujet à**

**des tensions socio-économiques** (Obersteiner et al. 2013). Les engrais minéraux phosphatés sont fabriqués à partir de dépôts sédimentaires phosphatées. L'extraction de P dans les mines a été multipliée par 4 entre 1950 et 2000. Environ 80-90% des phosphates exploités sont destinés à l'usage en engrais minéraux pour assurer la nutrition des plantes (Bielecki and Ferguson 1983) et 7% comme compléments alimentaires. Cette tendance devrait se poursuivre voir s'accroître avec la croissance de la population mondiale. En 2050, la population mondiale sera de 9 - 10 milliards d'humains. Cette croissance démographique induit forcément une augmentation des besoins alimentaires et donc de la production végétale. Plusieurs études prospectives prédisent un pic de production vers les années 2030 et un épuisement des ressources d'ici une centaine d'années à plusieurs siècles (Cordell et al. 2009; Cordell and White 2011; Elser and Bennett 2011; Vance et al. 2003; Cohen 2007). Il faut noter qu'il existe une très grande incertitude sur les ressources fossiles en P exploitables (Tableau 4). La prospection encore limitée, l'accessibilité, les évolutions technologiques liées à la prospection et l'exploitation et les prix du marché sont des facteurs explicatifs de cette incertitude (Van Vuuren et al. 2010; McGill 2012; Drury 2012; Edixhoven et al. 2014; Scholz and Wellmer 2013).

**Tableau 4 Estimation des ressources en P fossile en (Gt) P et en année à partir de l'extraction minière actuelle (Reijnders 2014)**

Ressources fossiles en P estimées en Gt P ( $10^{15}$ g P)	Ressources fossiles en P estimées en années à partir de la consommation actuelle ( $\sim 30 \times 10^{12}$ g P an <sup>-1</sup> )	Références
16.4 - 26.6	-550 - 890	(Steen 1998)
22.7	-760	(Smil 2000)
2.4	~ 80	(Cordell et al. 2009)
7.1 - 38.8	-240 - 1300	(Van Vuuren et al. 2010)
7.3	-240	(Cordell et al. 2011)
5.2 - 6.1	-170 - 200	(Sverdrup and Ragnarsdottir 2011)
24+	-800+	(Scholz and Wellmer 2013)

De plus, les ressources minières sont de qualité variable et localisées dans quelques

pays seulement. Environ 85% des réserves minières mondiales de P se trouvent au Maroc, 6% en Chine et 3% en Amérique du nord (MacDonald et al. 2011). Même si il subsiste des incertitudes sur l'estimation des ressources minières de P (Van Vuuren et al. 2010), la conjonction de l'augmentation de la demande alimentaire et du caractère limité de la ressource en P devraient conduire à une augmentation du prix des engrais (Scholz and Wellmer 2013; Gilbert 2009). La question de la limitation de la ressource en P est récurrente depuis les premières estimations des réserves en P au début du XXème siècle. L'analyse rétrospective de la littérature sur le sujet montre que les réserves ont très souvent étaient sous-estimées, ce qui a conduit à une certaine anxiété (Ulrich and Frossard 2014) mais surtout à une prise de conscience du caractère fini de cette ressource. Même si cette question fait toujours débat (Baveye 2015), elle a motrice de questionnements scientifiques pour une meilleure gestion de cette ressource pour assurer la production agricole et limiter les impacts environnementaux.

Depuis les années 1960, l'effort de recherche s'est concentré sur des indicateurs de la biodisponibilité en P du sol et des méthodes de raisonnement de la fertilisation phosphatée. Jusque dans les années 1990, le raisonnement était basé sur l'analyse de terre par extraction chimique et les notions de fumure d'entretien et de correction. Le référentiel était établi à partir de courbes de réponses mettant en relation l'indice de rendement de la culture et l'indicateur de biodisponibilité en P du sol (Smethurst 2000). Ces courbes sont obtenues à partir d'essais agronomiques au champ (Beegle et al. 2005). L'objectif était d'amener puis de maintenir le sol au niveau de fertilité P nécessaire pour obtenir le rendement maximum permis par le milieu pour toutes les cultures pratiquées (Boniface and Trocme 1988). L'apport correspond généralement aux pertes de P de la parcelle, *i.e.* les exportations de P avec les récoltes plus les pertes vers l'environnement (Delfra 2010). Dans les années 1990, ce mode de raisonnement a évolué pour prendre en compte la notion d'exigence des espèces, légitimer l'impasse et l'abandon de la notion de fumure de correction (COMIFER 1995; Denoroy et al. 2004; Pellerin et al. 2000a). L'objectif de la fertilisation s'oriente plus vers l'adaptation de la fumure à la culture immédiatement à venir, plutôt que de maintenir le sol à un niveau de fertilité donné. La mise en œuvre de ces outils de raisonnements de la fertilisation P, associée à l'évolution du contexte socioéconomique a conduit à une réduction  $+14 \text{ kg P ha}^{-1}$  en 1990 à  $+4$

kg P ha<sup>-1</sup> en 2006 de l'excédent de bilan P dans les sols agricoles français (Senthilkumar et al. 2012a).

Malgré ces évolutions, les marges de progrès du raisonnement de la fertilisation P à l'échelle parcellaire restent larges (Pellerin et al. 2014).

Les nombreux travaux sur l'étude la biodisponibilité du P dans les sols et plus particulièrement dans la rhizosphère montrent que l'analyse de terre par extraction chimique ne fournit qu'une indication grossière de la biodisponibilité en P (Hinsinger 1998). Elle ne peut pas rendre compte des processus physico-chimiques et biotique qui vont déterminer le prélèvement de P et la réponse de la culture. Plusieurs études ont montré que les extractions chimiques n'étaient pas capables d'estimer correctement la disponibilité pour des sols avec des propriétés physico-chimiques contrastées (Tang et al. 2009; Koopmans et al. 2004; Wuenscher et al. 2015), différentes cultures (Tang et al. 2009; Colomb et al. 2007), différentes pratiques ou contextes pédoclimatiques. En conséquent, les relations statistiques entre cet indicateur et l'indice de rendement sont très lâches et permettent difficilement d'en déduire des seuils (Morel et al. 1992). Actuellement à l'échelle Européenne, il n'y pas de consensus sur les méthodes d'évaluation de la disponibilité et sur les recommandations en terme de fertilisation P (Jordan-Meille et al. 2012).

Dans le contexte de l'agriculture des décennies passées, où le coût des fertilisants minéraux phosphatés était faible par rapport aux produits agricoles et les préoccupations environnementales plus faibles, cette difficulté a été contournée en fixant des seuils hauts, sécuritaires par excès minimisant les risques de perte de rendement (Pellerin et al. 2014). Ces pratiques ont conduit à la sur-fertilisation en P des sols par rapport aux besoins des cultures dans les pays développés (Rubaek et al. 2013). Ainsi, aujourd'hui pour plusieurs cultures sur des sols arables, on n'observe plus de réponse à l'apport de P (Kirkby and Johnston 2008) et des situations avec des cas d'eutrophisation des cours d'eau plus fréquentes (Sharpley 1995; Withers et al. 2001; Kleinman et al. 2015). Aujourd'hui, avec le contexte économique, la prise de conscience du caractère limité de la ressource minérale en P, de la nécessité de son recyclage et des préoccupations environnementales ces pratiques sont de moins en moins acceptables.

---

## 2. PROBLEMATIQUE RETENUE ET POSITIONNEMENT

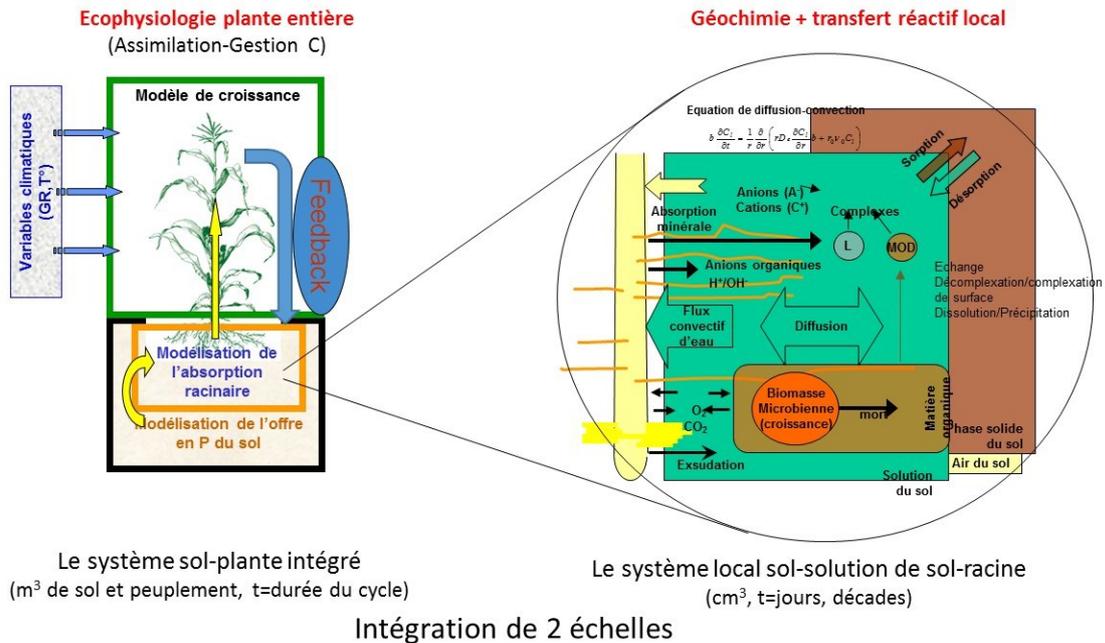
---

Les principales voies de progrès des outils de raisonnement de la fertilisation P portent sur i) une meilleure prise en compte des processus physico-chimiques et biologiques qui gouvernent la disponibilité en P des sols pour construire des indicateurs et ii) l'élaboration de méthodes pour construire des référentiels adaptés à la diversité des cultures, des contextes pédoclimatiques et des pratiques en utilisant davantage des modèles mécanistes et leur version simplifiée ou leurs sorties.

Mes travaux de recherche s'inscrivent dans cette problématique d'amélioration du raisonnement de gestion durable la fertilisation phosphatée des agrosystèmes. Mon objectif est **d'élaborer un modèle mécaniste de transfert sol-plante du P** dans les écosystèmes cultivés. Ce modèle doit mettre en relation **la disponibilité du P dans le sol, le prélèvement par les racines et la réponse de la plante** (Figure 4). Les variables de sortie visées sont la quantité de P prélevée et la biomasse produite.

Mon ambition est :

- a. de **produire des connaissances génériques** sur les déterminants du transfert sol-plante du P en fonction des contextes pédoclimatiques et des pratiques ;
- b. de **produire un modèle conceptuel et numérique** pour l'analyse et la prédiction du prélèvement et de la croissance des cultures en fonction de la disponibilité en P du sol, des variables environnementales et des pratiques ;
- c. **d'élaborer et de tester par simulation des scénarios de pratiques** visant à améliorer le prélèvement et/ou l'utilisation du P par les plantes ;
- d. **d'utiliser ce modèle pour simuler des courbes de réponse** dans des gammes larges de contextes agronomiques et environnementaux **qui serviront de base au raisonnement de la fertilisation P** conciliant une production durable et une limitation des impacts environnementaux.



**Figure 4** Représentation schématique du modèle visé de transfert sol-plante du P dans les agrosystèmes. Ce modèle est l'intégration de processus à l'échelle du système sol-plante entière et de processus locaux à l'échelle de la rhizosphère.

### 3. DEMARCHE GENERALE

Pour atteindre cet objectif de modélisation intégrative, il est nécessaire d'identifier, quantifier et hiérarchiser les processus qui déterminent le transfert sol-plante des éléments minéraux et leurs interactions. Il s'agit d'être capable de mettre en relation la disponibilité en P du sol, le prélèvement du P par le système racinaire et la réponse de la plante en tenant compte des facteurs physiques-chimiques-biologiques du sol et de la plante, du climat et des pratiques.

Compte-tenu des objectifs, **l'échelle du système sol-plante en peuplement homogène sur la durée du cycle** (1 an pour les cultures annuelles) est l'échelle privilégiée dans un premier temps. Ce choix n'exclut pas des études spécifiques à des échelles infra lorsque cela est nécessaire (échelle de l'organe, de la rhizosphère par exemple) ou des interactions avec collaborateurs à des échelles supra parcelaires par exemple pour la quantification à la parcelle des flux de P (et leur typologie) entrant-sortant. Les **contextes agronomiques ciblés** correspondent à des situations où le P commence à devenir limitant. Il s'agit de préciser les seuils de réponse des cultures en fonction de la disponibilité en P du sol et des contextes agronomiques.

En conséquent les situations de très fortes limitations en P qui ne correspondent pas au contexte agricole d'Europe Occidentale et qui se traduisent par des adaptations et la mise en œuvre de processus spécifiques ne sont pas des situations privilégiées. Le modèle visé nécessite le couplage d'un **module d'offre en P** du sol simulant la biogéochimie du P et d'un **module écophysologique** simulant la croissance aérienne et racinaire de la plante et sa réponse au prélèvement en termes de croissance et d'évolution de la disponibilité (Figure 4). Dans un premier temps, j'ai fait de choix de travailler sur **une plante modèle** « le maïs », pour laquelle il existe des modèles écophysologiques éprouvés et des jeux de données expérimentaux au champ (Plenet et al. 2000a; Plenet et al. 2000b). Il s'agit notamment d'être capable i) de simuler la demande en P de la plante en fonction des variables environnementales qui conditionnent sa croissance ; ii) de simuler le prélèvement en P à partir de la confrontation de l'offre et de la demande en P ; iii) de rendre compte des effets en retour du P prélevé sur la gestion des assimilats carbonés et leur répartition entre les organes aériens et racinaires. Les connaissances à mobiliser portent sur la régulation de l'absorption du P par les racines et les effets d'une limitation en P sur le développement et la croissance. De nombreux travaux ont été conduits à des échelles fines (biomoléculaires à l'organe) ou bien à des échelles macroscopiques (essais agronomiques) et ne sont pas directement transposables dans un modèle écophysologique. Les besoins de recherche portent donc sur l'agrégation de ces connaissances à l'échelle de la plante entière sur des temps longs (cycle de culture) pour tester et établir des règles de fonctionnement pour formaliser un modèle générique de réponse à P. A partir des données de biologie végétale, des hypothèses sur les effets du limitation en P sur le métabolisme C à l'échelle de la plante entière sont testées soit en conditions contrôlées soit à partir de données obtenues au champ.

Concernant le module d'offre en P, il doit être capable de prédire la disponibilité en P à la surface des racines et de rendre compte des facteurs physiques, chimiques et biologiques à l'interface sol-racine qui contrôlent le réapprovisionnement en P de la racine (Hinsinger 2001). Dans les contextes agronomiques retenus, la disponibilité du P est fortement contrôlée par des interactions physico-chimiques à l'interface phase solide-phase liquide du sol. Il existe dans la littérature une gamme large

de modèles plus ou moins complexes susceptibles de simuler ce processus en fonction de la physico-chimie du milieu. La démarche consiste dans un premier temps à utiliser un modèle mécaniste simulant le transfert de P à l'interface sol-solution en fonction de la concentration en P et du temps, développé par l'unité (Morel et al. 2000). Par la suite les autres processus liés au fonctionnement des racines (excrétion de protons, prélèvement d'autres anions-cations...) ou à l'activité microbienne (minéralisation/immobilisation) seront pris en considération en fonction des contextes et des avancées de connaissances et des modèles.

Enfin, l'intégration de l'offre du sol, du prélèvement et de la réponse de la plante au sein d'un modèle générique de transfert sol-plante nécessite une réflexion de fond sur l'adéquation des échelles de temps et d'espace des processus modélisés. Le développement d'un modèle mécaniste à l'échelle de la plante entière impose de formuler les hypothèses simplificatrices sur chacun des processus. C'est sur la base des confrontations des sorties du modèle avec des données observées au champ que ces hypothèses seront confortées ou remises en causes.

Le challenge est de trouver le bon compromis entre les niveaux de complexité de la formalisation des processus physiques, chimiques et biologiques. Pour y parvenir, j'ai suivi deux approches complémentaires. La première est une démarche descendante, consistant à analyser et décomposer le transfert sol-plante et la réponse en « méta-processus » faisant intervenir les variables clefs qui les déterminent ou qui les régulent. La deuxième est une démarche ascendante où j'ai formalisé des connaissances fragmentaires ou des modèles obtenus à des niveaux fins d'organisation pour les assembler avec des propriétés parfois plus empiriques pour simuler le fonctionnement du système sol-plante. Des solutions analytiques de systèmes d'équations mathématiques complexes (par ex : équation différentielle de transport par diffusion-convection du P dans le sol) et ou des méta-modélisations permettent cette agrégation. Dans tous les cas, la hiérarchisation et la quantification des processus sont nécessaires. Ces démarches s'appuient sur la conduite conjointe de l'expérimentation et de la modélisation.

---

## 4. LES GRANDES LIGNES DE MA CARRIERE

---

J'ai suivi une formation orientée principalement vers l'écophysiologie végétale au cours de mon cursus universitaire. Mon stage de DEA m'a initié à la démarche de modélisation conceptuelle et appliquée à des problématiques agronomiques. Il s'agissait de modéliser la compétition racinaire pour le prélèvement hydrique dans le cas de cultures associées et d'en déduire des propriétés émergentes (Ozier-Lafontaine et al. 1998; Lafolie et al. 1999). Cette première expérience de modélisation appliquée couplant des processus physiques et biologiques a été déterminante pour élaborer et mettre en œuvre mon projet de recherche sur la nutrition P des cultures.

Mes travaux initiaux ont porté sur la production de connaissances sur la réponse à l'échelle de la plante entière à une limitation en P. J'ai conduit des expériences au champ et en conditions contrôlées pour analyser cette réponse et tester des hypothèses en vue de les formaliser dans un modèle écophysique. Je présenterai ces résultats non pas suivant l'ordre chronologique de leur obtention, mais en les repositionnant suivant le cycle de développement de la culture.

J'ai ensuite conduit une analyse sur les modèles de prélèvement des éléments minéraux par les racines. Mon objectif était i) de m'approprier les connaissances sur les processus biogéochimiques et physique du sol qui déterminent la disponibilité des éléments minéraux et ii) connaître les modèles disponibles. J'ai ainsi pu sélectionner un type de modèle décrivant la mobilisation, le transport et le prélèvement en adéquation avec le formalisme retenu du modèle écophysique fondé sur les notions de confrontation d'une offre et d'une demande. Dans la 2<sup>ème</sup> partie des résultats, je présenterai le modèle de transfert sol-plante que j'ai élaboré (Mollier et al. 2008). Dans la dernière partie des résultats, j'illustrerai les applications du modèle pour déduire des propriétés émergentes de l'agrégation de processus à l'échelle de la plante entière et des sorties pour le raisonnement de la fertilisation en P. Enfin je présenterai les résultats des projets sur l'étude et la modélisation du fonctionnement du cycle biogéochimique du P sur le long terme.

En parallèle, par mes activités d'animation de la recherche, d'enseignement-formation et d'expertise j'ai renforcé le positionnement de mon projet de recherche

dans des problématiques plus larges en lien avec les cycles biogéochimiques des éléments minéraux. J'ai ainsi contribué à la formalisation du cycle du P et la quantification des flux de P à l'échelle nationale (Senthilkumar et al. 2012a) ou de la petite région pour comprendre leurs déterminants (Nesme et al. 2011; Nesme et al. 2012; Senthilkumar et al. 2014; Senthilkumar et al. 2012b). Par l'animation de l'équipe Nutrition Minérale et Gestion de la Fertilité, j'ai contribué à renforcer les collaborations entre les biogéochimistes, écophysiolgistes et agronomes sur le transfert sol-plante et son intégration dans le cycle du P dans les agrosystèmes et préparer la fusion en 2014 avec l'équipe qui étudie les flux d'éléments dans les écosystèmes forestiers. Aujourd'hui cette nouvelle équipe BIONUT (biogéochimie des nutriments) est animée par Laurent Augusto et est composée d'une douzaine de chercheurs et 8 techniciens. Par ma fonction de DU adjoint de l'UMR TCEM et maintenant de l'UMR ISPA, je me suis impliqué dans la construction du projet d'unité visant à regrouper les compétences pour l'étude et la modélisation des cycles des éléments (C, N, P, eau) à des échelles emboîtées pour répondre à des problématiques agronomiques et environnementales. Localement, il m'est apparu important de profiter des opportunités offertes par le labEx COTE (Evolution, adaptation et gouvernance des écosystèmes continentaux et côtiers) pour renforcer la prise en compte des avancées en écologie fonctionnelle dans nos approches et appliquer nos recherches à des problématiques régionales. Je participe ainsi au groupe des animateurs scientifiques du labEx COTE. Au niveau du département Environnement et Agronomie de l'INRA, je me suis investi dans le conseil scientifique et surtout le projet de plateforme Sol Virtuel. Cela a été pour moi l'opportunité de nouer de nouvelles collaborations et contribuer à l'élaboration de nouvelles approches pour l'intégration de processus dans des modèles complexes. Je présenterai dans la partie projet scientifique comment ces ouvertures ont contribué à structurer et faire évoluer mon projet de recherche.

# PRINCIPAUX RESULTATS DE RECHERCHE

---

## 1. ETUDE ET MODELISATION DE LA REPONSE ECOPHYSIOLOGIQUE A UNE LIMITATION EN PHOSPHORE

---

Post-doc encadrés : Brunel S., Assuero S.

Thèses encadrées : Nadeem M., Cheaib A.

Masters encadrés : Ochner E., Martinevsky J.

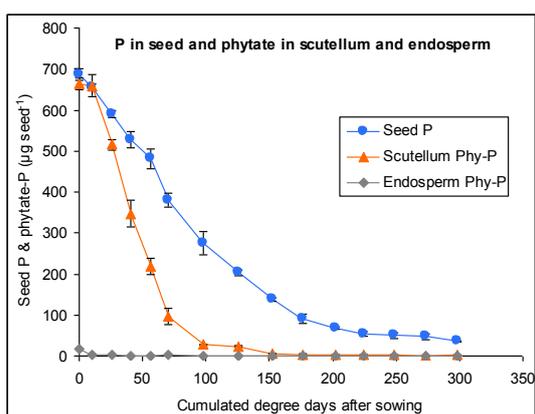
### a) Analyse du passage de l'hétérotrophie à l'autotrophie en P pendant la germination et les phases précoces

Les effets d'une limitation en P sont très précoces (visibles dès le stade 5-6 feuilles) (Plenet et al. 2000a). Cependant, il existe très peu de références sur la nutrition P pendant la germination et les phases précoces et ses conséquences sur le développement et la croissance de la plante. Pendant ces phases précoces, la nutrition P de la plantule est assurée par la remobilisation des réserves en P de la graine (principalement sous forme de phytate), puis par le prélèvement du P dans le sol par les racines. Dans le cas du carbone l'utilisation d'isotope stable du carbone a permis de définir précisément ces processus (Deleens et al. 1984). Dans le cas du P, les interactions entre ces deux processus et leurs déterminants sont mal connues. Mon objectif était de déterminer la cinétique de remobilisation des réserves en P des graines pendant la germination afin d'évaluer sa contribution à la nutrition en P de la plantule. Dans le cadre de la thèse de Nadeem, nous avons testé si cette cinétique est influencée par le niveau de réserve en P de la graine et le prélèvement de P exogène par les racines. Notre démarche a été : i) établir la cinétique de remobilisation des réserve en P pendant la germination ; ii) déterminer quand le prélèvement de P exogène par les racines débutait et si il était initié dès l'émission de la radicule et/ou l'épuisement des réserves en P de la graine ; iii) établir la contribution relative de la remobilisation et du prélèvement du P au développement de l'embryon et de la jeune plantule ; iv) comprendre comment ces deux processus interagissent en manipulant le niveau des réserves en P des graines et la disponibilité en P dans le milieu.

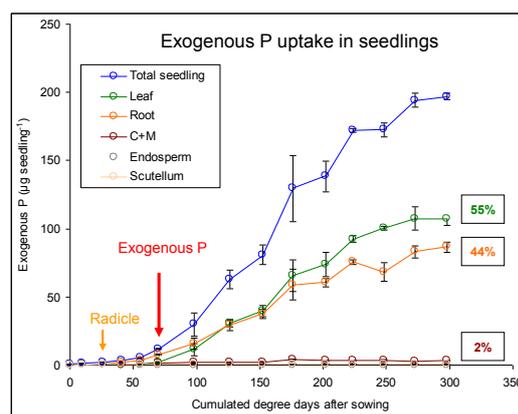
La forme largement majoritaire de réserve en P dans les graines est le phytate (Lott et al. 1995). C'est un sel acide de *myo*-inositol hexakisphosphorique qui comporte donc 6 groupements phosphate et peut former des complexes avec des cations ( $K^+$ ,

Mg<sup>++</sup>, Ca<sup>++</sup>, Fe<sup>++</sup>, ZN<sup>++</sup>, Ba<sup>++</sup> et Mn<sup>++</sup>) (Park et al. 2006). Chez le maïs 88% du P phytate est situé dans l'embryon, plus précisément dans le scutellum (Nadeem et al. 2011), le reste se trouve dans la couche à aleurone (qui enveloppe l'endosperme) (O'Dell et al. 1972). Au contraire chez les céréales à petites graines, comme le riz, l'orge ou le blé, 90% du P phytate se trouve dans la couche à aleurone (Lott et al. 2010). Les cellules de l'endosperme riche en amidon ne contiennent pas de phytates (Lott et al. 1995). Pendant la germination, le phytate est hydrolysé par l'activité des phytases et les phosphates ainsi libérés sont disponibles pour les organes en croissance (Pilu et al. 2003). Chez le maïs, l'activité phytasique augmente entre le 1<sup>er</sup> et 5<sup>ème</sup> jour de germination et atteint un plateau entre le 5<sup>ème</sup> et 7<sup>ème</sup> jour (Laboure et al. 1993).

Pour établir les cinétiques d'hydrolyse des phytates et du prélèvement du P exogène par les racines, nous avons utilisé le traçage isotopique du P exogène avec du <sup>32</sup>P. Des semences de maïs ont été mises à germer dans de la perlite (qui ne sorbe pas le P) avec une solution nutritive complète marquée au <sup>32</sup>P en milieu contrôlé. Comme il a été montré qu'il n'y avait pas de discrimination isotopique au moment du prélèvement du P, l'activité spécifique du P prélevé dans la plantule est égale à celle de la solution nutritive (Fardeau et al. 1991). En suivant conjointement la composition isotopique des organes en croissance de l'embryon et le stock de phytates dans le scutellum, il est alors possible de déterminer l'origine du P qui compose ces organes au cours du temps (flux de remobilisation et/ou prélèvement).



**Figure 5** Evolution du stock de P total de la graine et de phytate-P dans le scutellum et l'endosperme (Nadeem et al. 2011)



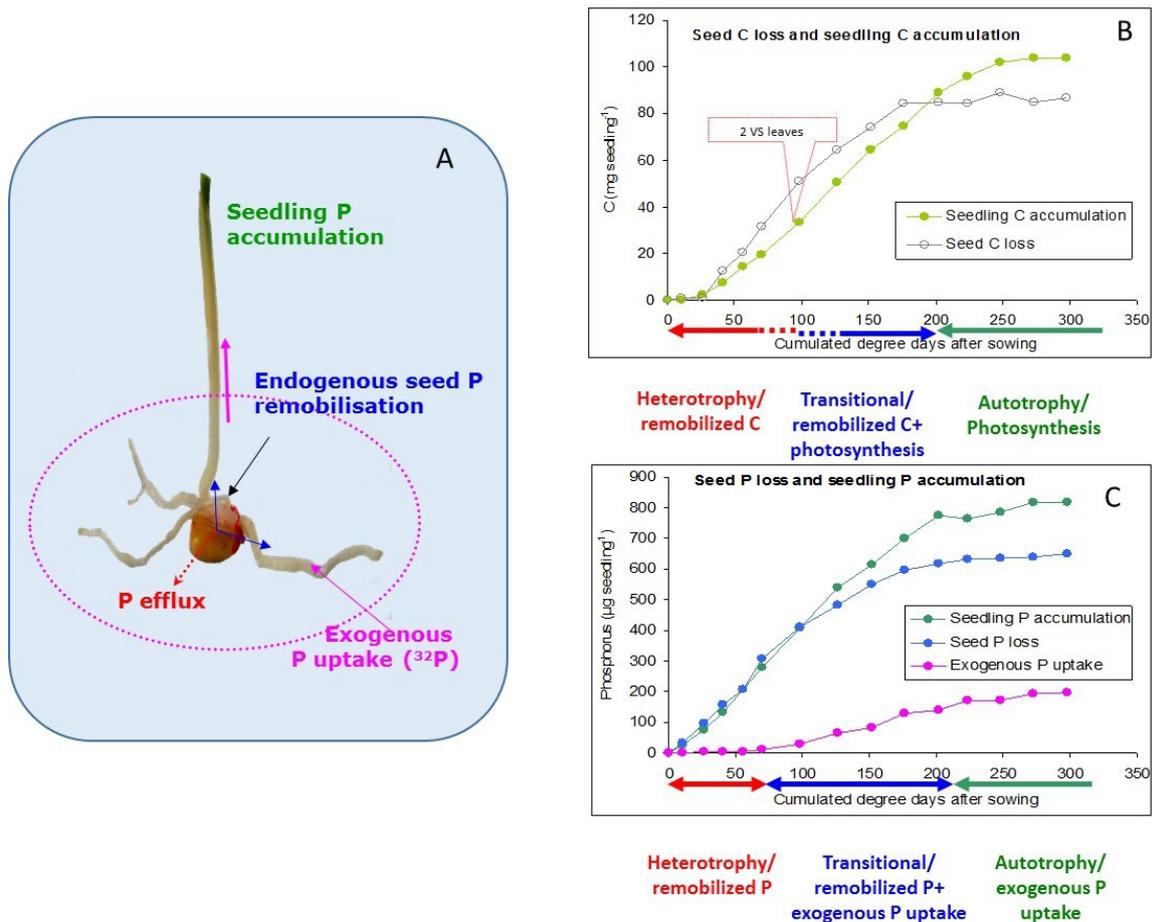
**Figure 6** Cinétique de prélèvement du P exogène et son allocation entre les différents compartiments (Nadeem et al. 2011)

Initialement 86% du P est sous forme de phytate dans le scutellum. Il est hydrolysé très rapidement dès les premiers jours de germination jusqu'au 9<sup>ème</sup> jour (Figure 5). Quinze jours après le semis, 92% du stock de phytate de la graine sont hydrolysés. L'hydrolyse des phytates libère des phosphates qui sont temporairement stockés dans d'être transférés vers l'embryon. Nous avons également montré que la disponibilité en P dans le milieu n'affectait pas cette cinétique d'hydrolyse des phytates pendant la germination. Le niveau de réserve en P initial de la graine a un effet très ténu (Nadeem et al. 2012b; Nadeem et al. 2013).

Le prélèvement de P externe débute dès l'émergence de la racine (Nadeem et al. 2012a). Cinq jours après le semis (70°CJ), nous avons détecté une quantité de <sup>32</sup>P significative à la fois dans la racine et les premières feuilles de la plantule qui sont les puits dominants pour le P prélevé (Figure 6). Le P prélevé est alloué à part égale aux racines et feuilles pendant les premiers jours, puis préférentiellement aux feuilles. Les cinétiques de prélèvements dépendent de la disponibilité en P dans le milieu (concentration en P), mais ne sont pas influencées par les réserves en P de la graine (Nadeem et al. 2012b).

Grâce au traçage isotopique qui permet de détecter précisément des flux très faibles, nous avons montré qu'il existe un efflux de P vers le milieu extérieur. Cet efflux débute dès les premières phases de la germination (imbibition) et cesse après 3-4 jours. Cet efflux dépend de la quantité initiale de P des graines mais n'est pas influencé par la disponibilité dans le milieu externe. Il peut représenter jusqu'à 30% de perte des réserves en P de la graine (Nadeem et al. 2012b).

Par analogie aux études sur la remobilisation et l'assimilation du C pendant les phases précoces (Deleens et al. 1984), nous avons déterminé précisément la phase hétérotrophe pour le P durant laquelle les réserves en P de la graine sont hydrolysées et allouées à l'embryon (0-70°CJ), la phase de transition durant laquelle le prélèvement débute alors que l'hydrolyse des phytates se poursuit (70-200°CJ) et enfin la phase autotrophe où le P exogène prélevé est la seule source de P pour la plantule (Nadeem et al. 2014). Ces phases établies pour P sont relativement synchrones avec celles établies pour C (Figure 7).



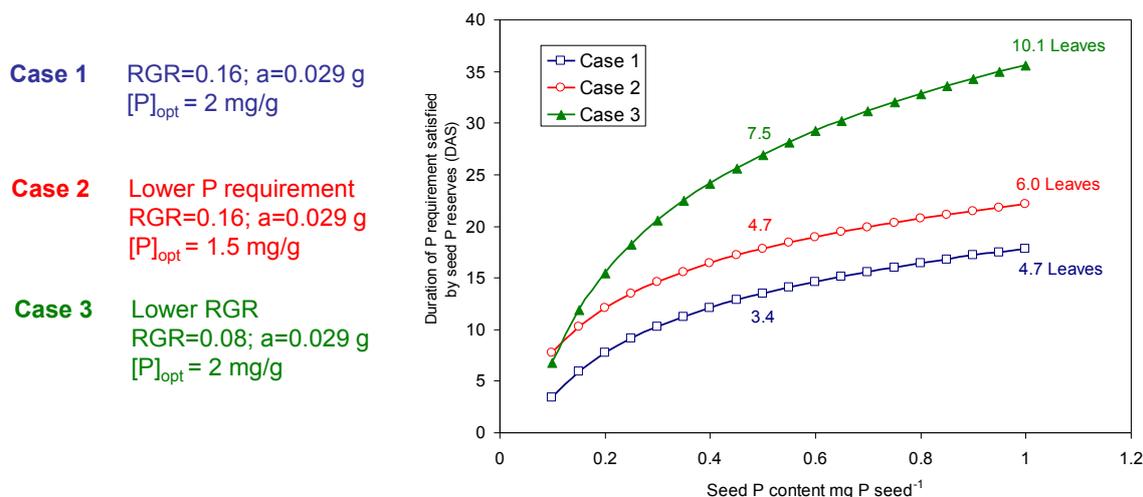
**Figure 7** A) Expérience de traçage isotopique du P exogène, permettant de quantifier les flux de remobilisation des réserves de la graine vers la plantule et le flux de prélèvement racinaire du P exogène ; B) comparaison des cinétiques de remobilisation du C des graines et d'accumulation de C dans la plantule permettant d'identifier les phase hétérotrophes, de transition et d'autotrophie pour C ; C) Cinétiques de remobilisation du P de la graine, de prélèvement racinaire et d'accumulation de P dans la plantule, permettant de définir les phases hétérotrophe, de transition et de prélèvement de P (Nadeem et al. 2014)

Dans les traitements témoins où la concentration en P dans le milieu était nulle, nous n'avons pas observé de réduction de la croissance des plantules pendant au moins 3 semaines. Des simulations corroborent ce résultat. Par simulation, il est en effet possible de calculer la durée ( $t_c$ ) pendant laquelle les réserves en P de la graine peuvent couvrir les besoins en P de la plantule :

$$t_c = \frac{1}{RGR} \ln \left( \frac{SeedP}{a[P]_{opt}} \right)$$

Où RGR est le taux de croissance relatif (mg/mg/j),  $SeedP$  la quantité de réserve en P de la graine (mg P g<sup>-1</sup>),  $[P]_{opt}$  la teneur optimale en P de la plantule (mg P),  $a$  la

masse initiale de la plantule (mg) (Figure 8). Dans un cas de référence (cas 1), les réserves en P de la graine peuvent satisfaire la demande en P de la plantule pendant au moins une 10<sup>e</sup> de jours. Pour des variétés avec une demande en P plus faible (cas 2), c'est-à-dire plus efficaces vis-à-vis de l'utilisation du P, cette durée critique peut être augmentée de 4-5 jours. Enfin, si les RGR sont faibles (cas 3) alors la durée critique est fortement augmentée et les réserves peuvent couvrir les besoins jusqu'à un stade de 10 feuilles visibles.



**Figure 8** Modélisation de la durée pendant laquelle les réserves en P de la graine peuvent satisfaire la demande en P de la plantule pendant les phases précoces en fonction de la quantité en P en réserve dans la graine. Adapté à partir de White and Veneklaas (2012).

#### En résumé

- Le P est stocké dans le scutellum chez le maïs sous forme de phytate
- Les remobilisations du C, N et P suivent les mêmes cinétiques pendant la germination
- L'hydrolyse des phytates n'est pas un facteur limitant pour la nutrition P de la plantule
- L'efflux de P peut atteindre 30% des réserves initiales en P de la graine
- Le prélèvement de P par les racines commence en 5 et 7 jours après le semis et n'est pas influencé par le stock de P initial de la graine, mais dépend de la disponibilité en P dans le milieu.
- L'hydrolyse des phytates de la graine peut couvrir les besoins en P de la plantule pendant au moins 3 semaines.

Sélectionner des semences à forte teneur en P ou des variétés plus efficaces vis-à-vis de l'utilisation du P pourrait contribuer à faciliter le développement de la plantule dans des milieux faiblement pourvus en P.

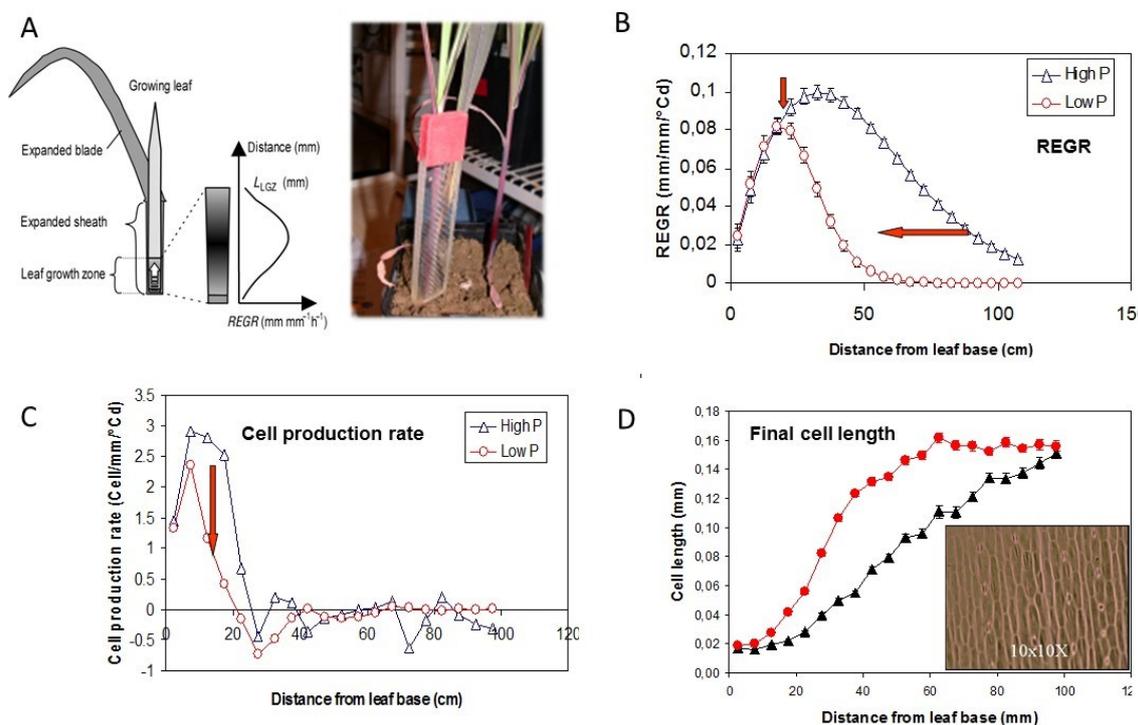
### **b) Analyse des effets d'une déficience en P sur la croissance aérienne et racinaire**

Compte tenu de mon objectif de modélisation, l'analyse des effets d'une limitation en P sur le développement et la croissance de la plante a été conduite en utilisant le cadre conceptuel fourni par les modèles écophysio-physiologiques qui simulent la phénologie, l'assimilation et la répartition de carbone entre les organes en croissance. L'hypothèse testée est qu'une limitation en P affecte la croissance via des effets directs ou indirects sur la croissance potentielle des puits en C (rythme d'apparition et croissance potentielle) ou bien sur les sources d'assimilats carbonés. Une limitation en P peut limiter la croissance en biomasse par plusieurs processus (Halsted and Lynch 1996). Au niveau de la gestion du C, les deux principales causes peuvent être i) la réduction de l'interception du rayonnement incident due à une surface de feuille photosynthétique réduite, et ii) à une réduction de l'efficacité de conversion du rayonnement en biomasse.

A partir du suivi écophysio-physiologique de la croissance du maïs au champ sur des essais de fertilisation P de longue durée, nous avons observé qu'une limitation de l'offre en P du sol affecte précocement la croissance foliaire. Cette réduction de la surface foliaire est la conséquence d'une réduction de la vitesse d'émission (allongement du phyllochrone) et des dimensions finales des feuilles (Plenet et al. 2000a). Cette réponse à une limitation en P est largement rapportée sur différentes espèces végétales en C3 ou C4 (Rodriguez et al. 1998c; Rodriguez et al. 1998a; Chiera et al. 2002). Plusieurs études ont montré qu'une limitation en P réduit le taux d'assimilation C maximal à CO<sub>2</sub> et lumière saturants, ainsi que l'efficacité de carboxylation (Fredeen et al. 1990; Terry and Rao 1991) avec une réduction de biomasse produite qui peut atteindre 80-90% par rapport au témoin. Ces résultats sont observés dans le cas de carences sévères en P (sevrage complet en P par exemple). Au champ avec une limitation modérée en P nous n'avons pas observé de réduction de l'efficacité de conversion du rayonnement photosynthétiquement actif absorbé en biomasse sur

le maïs (Plenet et al. 2000b). Des résultats similaires ont été rapportés pour d'autres espèces cultivées au champ (Colomb et al. 1995).

En étudiant plus spécifiquement le fonctionnement de la zone méristématique foliaire, nous avons montré que la réduction de la vitesse d'allongement foliaire (LER) sous déficience en P est liée à la réduction de la longueur de la zone de division cellulaire et du taux de division de cellules sans affecter la longueur finale des cellules comme le montre la Figure 9 (Assuero et al. 2004).



**Figure 9** A) Mesure de la croissance dans la zone méristématique foliaire (maïs), B) vitesses accroissements relatifs dans la zone méristématique à forte et faible disponibilité en P. La limitation en P réduit fortement la longueur de la zone méristématique, C) Le taux de production cellulaire est fortement affecté par la limitation en P, D) la longueur finale des cellules foliaires n'est pas affectée par la limitation en P ((Assuero et al. 2004)

Des mesures de la composition biochimique de cette zone indiquent l'allongement foliaire est associé à une réduction de la teneur en P et non à un manque d'assimilats carbonés. Ces résultats suggèrent que la réduction de la croissance foliaire n'est pas due à un manque de carbone, mais à **un effet direct de P sur le fonctionnement du méristème foliaire** conduisant à une réduction de la croissance foliaire. L'utilisation d'un modèle d'analyse de la vitesse d'élongation foliaire en fonction de variables climatiques (Ben-Haj-Salah and Tardieu 1996) permet de montrer que la déficience en P réduit la vitesse d'allongement des feuilles permise par le climat et qu'il existe une relation stable entre la vitesse d'allongement relative des feuilles (LER mesurée / LER permise par le climat) et la teneur en P dans la zone méristématique des feuilles ou dans les parties aériennes.

Au niveau du système racinaire, une déficience en P affecte fortement la croissance racinaire. La part de la biomasse produite allouée au système racinaire est augmentée en situation de limitation en P. Cela se traduit par une augmentation du root/shoot ratio (Mollier and Pellerin 1999). Malgré une diminution de la teneur en P, la vitesse d'élongation des racines primaires est maintenue, voire légèrement augmentée après un sevrage en P, tandis que l'allongement des racines latérales est fortement réduit (Figure 10).

Le root/shoot P ratio est toujours significativement plus élevé pour les plantes sevrées en P, ce qui traduit une allocation préférentielle de P vers les racines. Les teneurs en P dans les apex des racines primaires sont toujours supérieures à celles mesurées dans les méristèmes foliaires après le sevrage en P. L'augmentation de la vitesse d'allongement des racines primaires est concomitante d'une augmentation des teneurs en sucres solubles dans les apex racinaires et d'une forte augmentation des teneurs en amidon. Dans la gamme de déficience en P explorée, la croissance racinaire ne semble pas directement contrôlée par la teneur en P des apex, mais par la quantité d'assimilats carbonés disponibles puisque malgré une réduction de la teneur en P des apex, la vitesse d'élongation racinaire répond positivement à une augmentation de la teneur en sucres solubles.

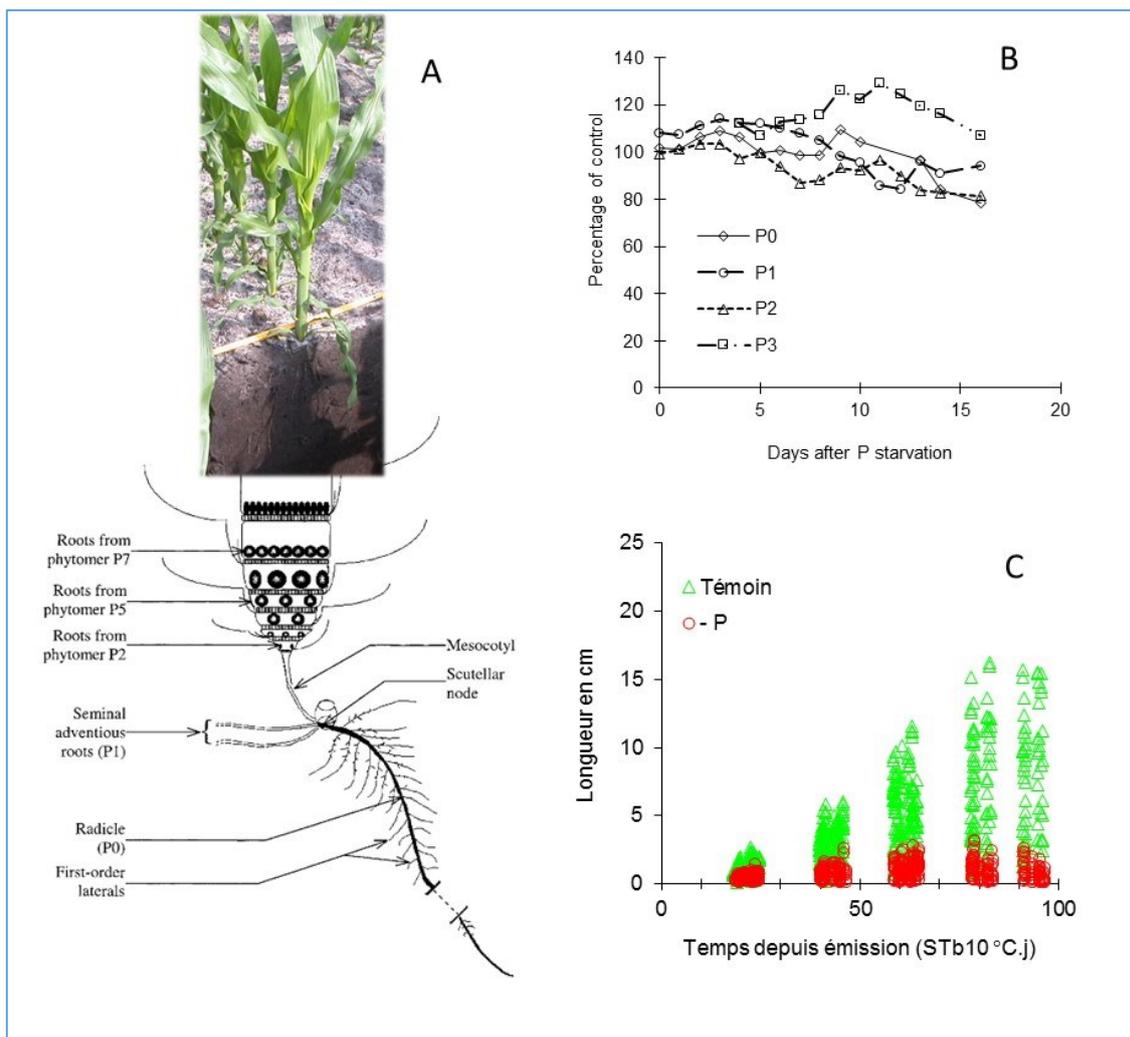
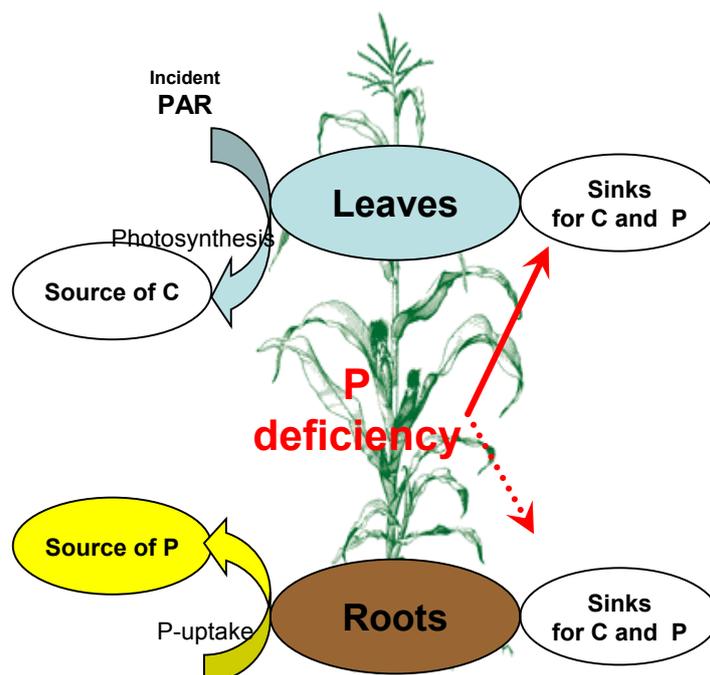


Figure 10 A) Nomenclature des différents ordres racinaires chez le maïs, B) longueur relative (témoin/sevré en P) des racinaires primaires des 4 premiers phytomères, C) Longueur des racines latérales en fonction de la durée depuis leur émission sur les primaires du phytomère 3 (Mollier and Pellerin 1999)

Au total nous avons montré que la déficience en P affectait directement et prioritairement la croissance des puits en carbone (Figure 11). Du fait de l'allocation préférentielle du P prélevé vers les racines, la croissance foliaire est affectée plus précocement que la croissance racinaire. La réduction de la croissance foliaire conduit à une réduction de sa demande en assimilats carbonés et à une allocation de ces assimilats carbonés vers les racines. Sur des temps plus longs, la croissance racinaire est réduite sous déficience en P, mais moins sévèrement que la croissance

foliaire. Cette réduction de la croissance racinaire serait liée à la réduction de l'assimilation en C due à la réduction de la surface foliaire et la moindre interception du rayonnement (Mollier and Pellerin 2006).

Ces résultats sur les modifications de la morphologie du système racinaire ont été reproduits avec succès par un modèle qui simule la croissance racinaire en fonction de l'assimilation carbonée (Thaler and Pages 1998). En rendant compte des effets de la limitation en P sur la gestion du C à l'échelle de la plante entière sans introduire d'effet direct du P, les dynamiques de croissance des différents ordres racinaires observées dans les différentes expériences ont été correctement reproduites.

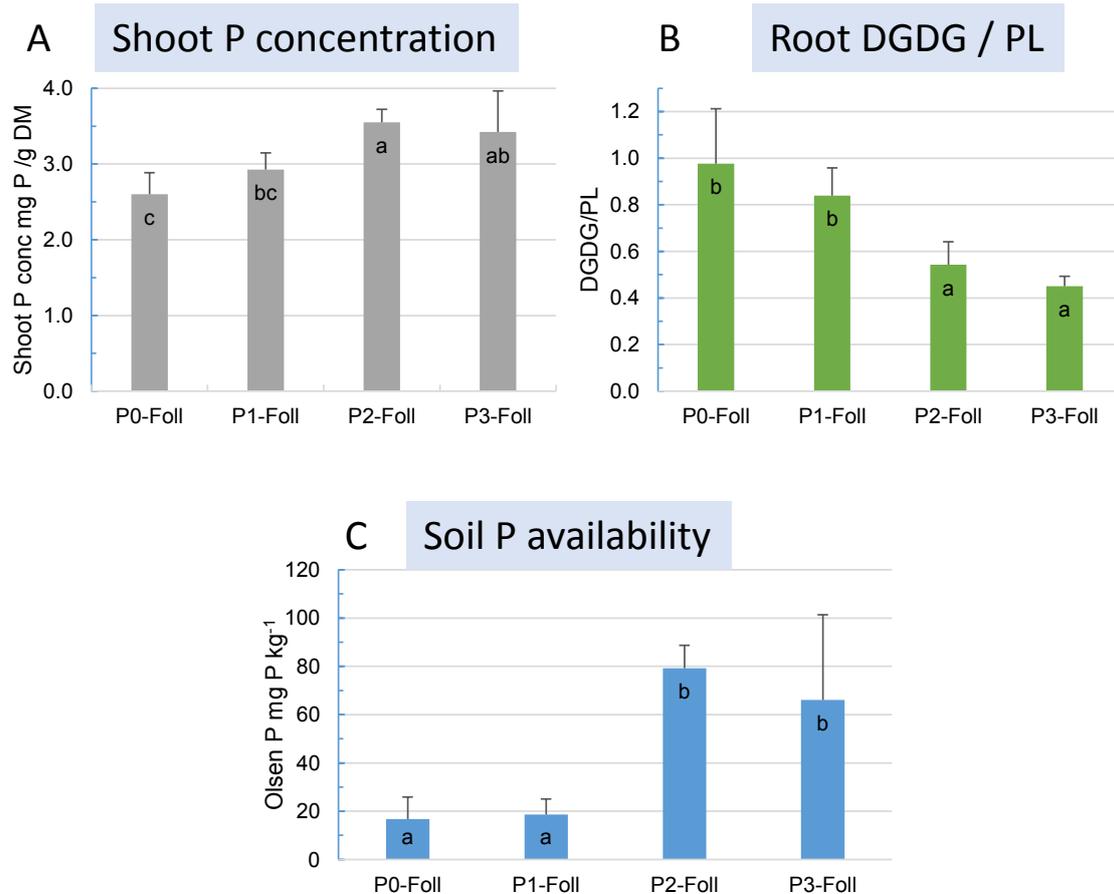


**Figure 11** Représentation schématique des effets directs d'une limitation en P la croissance du puits en C foliaire et des effets indirects sur le puits racinaire via la gestion des assimilats à l'échelle de la plante entière.

Récemment dans le cadre d'un Pari Scientifique (2015), nous montrés que La composition lipidique des membranes cellulaires pourrait constituer un outil performant de diagnostic des besoins réels des végétaux en P. Il a été montré sur plusieurs espèces végétales qu'un des premiers moyens des plantes pour préserver le P nécessaire à la synthèse de l'ATP, à la duplication du matériel génétique, aux molécules de signalisation phosphorylées... était de « prendre » le P destiné aux phospholipides des membranes cellulaires en remplaçant ceux-ci par un lipide ne contenant pas de P : le galactolipide DGDG (digalactosyldiacylglycerol) (Tjellstrom

et al. 2008; Tjellstrom and Sandelius 2008; Hartel et al. 2000; Russo et al. 2007). En conditions normales, le DGDG est un lipide majoritaire des membranes thylacoïdales, et les tissus chlorophylliens (comme les feuilles) en contiennent donc beaucoup (10 à 20% des lipides totaux chez Arabidopsis). En revanche les racines (tissus non chlorophylliens) sont quasiment dépourvues de thylacoïdes et présente donc une teneur en DGDG faible (1 à 2% chez Arabidopsis, Hartel et al, 2000). Une augmentation de quelques pourcents de DGDG induite par une carence en phosphore est donc relativement plus sensible dans les racines que dans les feuilles, chez Arabidopsis comme chez les plantes de culture: avoine, radis, maïs, riz, tournesol... Ce phénomène qui commence à être biochimiquement bien compris (Nakamura 2013) est en l'état actuel des connaissances spécifique du P. Le rapport DGDG/phospholipides des tissus pourrait donc permettre de mettre en évidence de manière « ciblée » et précocement une carence en P.

En collaboration avec JJ Bessoule et M Le Guedard, nous avons montré que ce rapport DGDG/phospholipide mesuré dans les racines de maïs cultivé au champ est un indicateur très précoce de d'une déficience en P (Figure 12). Alors que les croisances aériennes et racinaires en biomasse ne sont pas encore affectées par la faible disponibilité en P du sol au stade 3-4 feuilles visibles, le rapport DGDG/phospholipide mesuré dans les racines est significativement augmenté sur le traitement P0 de l'essai de Folleville. Même sur le traitement P1 où la teneur en P des feuilles n'est pas affectée, le rapport DGDG/phospholipides est significativement augmenté et indique que la plantule manque de P. Cet indicateur précoce d'une déficience en P précoce doit maintenant être relié à la réponse de la culture en terme de rendement. Ces résultats préliminaires obtenus pour la première fois au champ en condition de culture sont prometteurs. Ils pourraient servir à la mise au point d'un outil de diagnostic rapide et précoce de la disponibilité en P du sol en complément des analyses de sol.



**Figure 12** A) Teneur en P des parties aériennes, B) rapport DGDG/phospholipides dans les racines de plantules de maïs prélevées au stade 3-4 feuilles visibles cultivées en 2015 sur l'essai de longue durée de Folleville avec un gradient de disponibilité en P (traitements P0 sans fertilisation, P1, P2 et P3 recevant 1, 2 et 3 fois les quantités de P exportées annuellement). C) La disponibilité du P est mesurée par l'extraction P Olsen. (non publié)

### c) Modélisation de la réponse écophysologique à une limitation en P à l'échelle de la plante entière

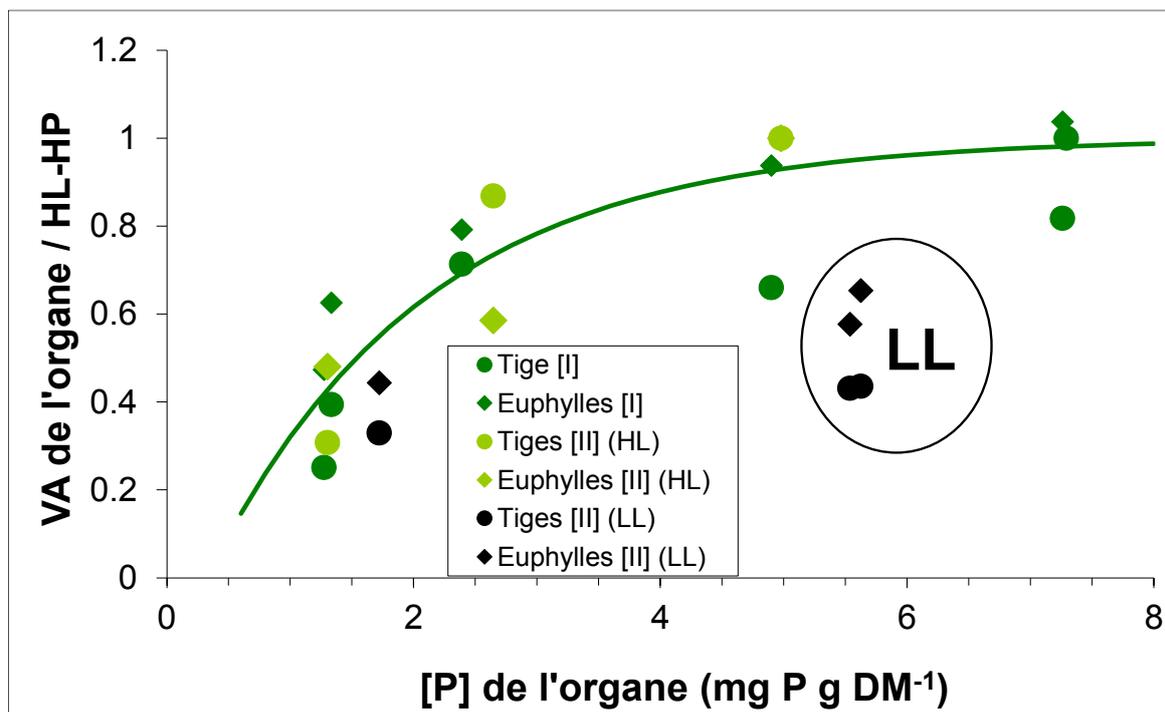
La modélisation de la croissance de la plante entière sous contrainte en P modérée peut donc être envisagée en intégrant un effet en retour direct du P sur la croissance potentielle des feuilles. Il n'apparaît pas nécessaire d'inclure d'effet direct du P sur les sources en carbones (taux d'assimilation de C par les feuilles). Dans des gammes de carence modérée en P les teneurs en P dans les apex racinaires restent probablement supérieures au seuil de réponse à P des racines et il n'y aurait donc pas d'effet direct du P sur la croissance racinaire. Les réponses en termes de croissance racinaire peuvent être simulées indirectement à partir des effets de P sur la

croissance des feuilles et ses conséquences sur la gestion et la répartition du carbone assimilé entre les parties aériennes et racinaires (Mollier et al. 2008). Compte tenu des effets directs du P sur la croissance foliaire, une fonction de demande en P de la plante pendant la phase végétative peut être directement fonction de la croissance foliaire potentielle permise par le climat et la disponibilité en assimilats carbonés. L'étroite relation entre la vitesse d'allongement foliaire et la teneur en P des plantes conforte cette hypothèse.

La généricité intra-spécifique et interspécifique de ce modèle conceptuel d'interprétation des effets d'une limitation en P sur la croissance foliaire et ses effets indirects sur la croissance racinaire via la gestion du carbone à l'échelle de la plante entière a été évaluée. Les réponses à une limitation en P de différents géotypes de maïs ayant des traits racinaires ou des stratégies d'allocation de C entre les parties aériennes et racinaires contrastées ont été évaluées au champ et en serre. Les différents géotypes répondent suivant ce même modèle de réponse à une limitation à P, mais l'intensité de cette réponse dépend principalement de la stratégie de gestion du C entre les parties aériennes et racinaires pendant les phases précoces. A l'échelle de la plante entière, les adaptations en terme de traits racinaires (poils racinaires, réduction de la masse spécifique racinaire) sont moins bien corrélées que les stratégies d'allocation de C aux performances des géotypes en situation de faible disponibilité en P (Brunel-Muguet et al. 2014).

Ce schéma modèle de réponse à P établi sur le maïs a été évalué respectivement sur une graminée, la fétuque (Martinefsky et al. 2010) et une espèce ligneuse, le pin maritime (Cheaib et al. 2005). Au cours de la thèse d'Alissar Cheaib, nous avons étudié spécifiquement les interactions entre la disponibilité en P et le niveau d'éclairement afin de moduler l'assimilation et la disponibilité en C. Les résultats du suivi de la croissance et de la composition biochimique montrent que la réduction de croissance des organes aériens sous faible disponibilité en P n'est pas due à un manque de C disponible. Les vitesses d'allongement des organes normalisées par rapport au témoin (fort P et éclairement) des organes d'ordre I (tiges et euphylls) sont étroitement corrélées à la teneur en P de ces organes sous fort et faible éclairement (Figure 13). Cette corrélation se retrouve pour les organes d'ordre II (tiges et euphylls), mais uniquement sous fort éclairement. A faible éclairement la disponibilité en C contrôle donc leur croissance. La disponibilité en P contrôle ainsi la

croissance des différents puits aériens sans effet de l'ordre de ramification. La disponibilité en C permettrait ou non la croissance potentielle avec des priorités pour l'allocation du C au sein de la plante (priorité aux organes d'ordre I). Dans les deux cas d'étude les hypothèses de base du modèle de réponse à P établi sur le maïs n'ont pas été remises en question moyennant la prise en compte des spécificités de ces espèces par rapport au maïs (le tallage pour la fétuque, la présence d'un pivot racinaire chez le pin).



**Figure 13** Relation entre la vitesse d'allongement (VA) normalisée des organes aériens du pin maritime (par rapport au témoin non limité en P sous fort éclairage) et la teneur en P dans les organes. Les symboles verts correspondent aux tiges et euphyllés d'ordre I sous fort et faible éclairage, et d'ordre II sous fort éclairage (HL). Les symboles noirs représentent les organes d'ordre II sous faible éclairage (LL). Adapté les résultats de la thèse A Cheaib 2006

---

## 2. DEVELOPPEMENT D'UN MODELE DE TRANSFERT SOL-PLANTE DU P

---

Post-doc encadré : Jonard M

Masters encadrés : Faget M, Maire V, Victorin L

Historiquement, les premiers modèles de prélèvement des éléments minéraux du sol 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. Les racines prélèvent le phosphore dissous sous forme ionique dans la solution du sol ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  ou  $\text{HPO}_4^{2-}$ , notés ici  $\text{P}_i$ ). Il s'agit d'un prélèvement actif contrôlé notamment par la concentration en  $\text{P}_i$  dans la solution du sol à la surface de la racine et les propriétés des transporteurs. Les concentrations en ions  $\text{P}_i$  dissous dans la solution du sol, de l'ordre de 0,1-10  $\mu\text{M}$  sont très faibles par rapport à celles mesurées dans les cellules (2 000 fois plus faibles). La concentration en  $\text{P}_i$  dans la solution du sol est contrôlée par des processus de sorption-désorption sur la phase solide du sol, de précipitation-dissolution et de minéralisation-organisation de la matière organique (Hinsinger 1998). La forte réactivité de la phase solide du sol vis-à-vis du  $\text{P}_i$  explique la faible mobilité des  $\text{P}_i$  dans le sol. Dans la majorité des cas, le flux d'absorption racinaire est supérieur aux flux de réapprovisionnement de la surface racinaire, ce qui conduit à une baisse de la concentration en  $\text{P}_i$  et à l'établissement d'un gradient de concentration à la surface racinaire induisant un flux de diffusion et une désorption depuis la phase solide du sol. Par conséquent, **les processus dominants qui vont contrôler le prélèvement sont le transport de  $\text{P}_i$  par diffusion vers la racine et la réactivité de la phase solide du sol vis-à-vis des  $\text{P}_i$**  (Hinsinger 2001; Jungk and Claassen 1997; Singh and Sadana 2002).

Ces processus ont été formalisés en équations mathématiques à l'échelle d'un segment de racine pour décrire le transport des  $\text{P}_i$  du sol vers la racine par diffusion et convection (Bouldin 1961; Nye and Marriott 1969; Nye 1966) :

$$J_r = D \frac{\partial Q}{\partial r} + Vc$$

avec  $J_r$  le flux vers la racine ( $\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $D$  le coefficient de diffusion effectif ( $\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$ ),  $r$  la distance radiale à la racine (cm),  $Q$  la teneur en  $\text{P}_i$  du sol susceptibles d'être transportés et absorbés ( $\text{g cm}^{-3}$  de sol),  $c$  la concentration en  $\text{P}_i$  de la solution

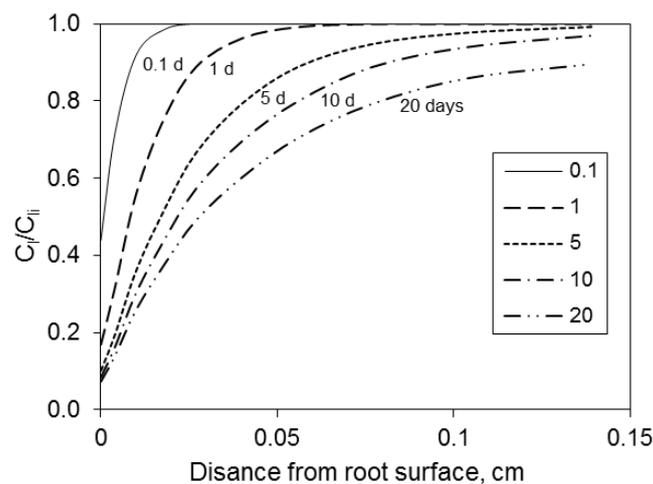
du sol ( $\text{g cm}^{-3}$  de solution de sol) et  $V$  le flux d'eau vers la racine ( $\text{cm}^3$  d'eau  $\text{cm}^{-2}$   $\text{s}^{-1}$ ).

L'absorption racinaire est une fonction de la concentration en  $P_i$  dans la solution du sol à la surface de la racine. Elle est généralement représentée par une fonction de type cinétique Michaelis-Menten (Claassen and Barber 1976):

$$J_r = \frac{I_{max}(c - C_{min})}{K_m + (c - C_{min})}$$

où  $I_{max}$  est le flux maximal d'absorption ( $\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $K_m$  (la constante Michaelienne,  $\text{g cm}^{-3}$  en solution) est la concentration pour laquelle le flux d'absorption est égale à  $\frac{1}{2} I_{max}$ , et  $C_{min}$  est la concentration ( $\text{g cm}^{-3}$  en solution) pour laquelle le flux d'absorption est nul.

Avec une condition de flux nul à la mi-distance entre les racines, ces équations résolues numériquement permettent de simuler l'établissement des gradients de concentration (Figure 14) à la surface de la racine et le flux d'absorption (Claassen and Steingrobe 1999).



**Figure 14** Exemple de profils de concentrations en P exprimées en relative par rapport à la concentration en P initiale dans la solution du sol en fonction de la distance à la racine à l'issue de différents temps (jours). Simulations réalisées avec NST3.0 et les paramètres issus de Itoh and Barber (1983)

L'intégration à l'échelle du système racinaire et la prise en considération de la croissance racinaire est généralement réalisée en sommant les prélèvements de chaque segment du système racinaire et en supposant un taux de croissance racinaire constant (Baldwin et al. 1973; Claassen and Barber 1976; De Willigen and Van

Noordwijk 1987b; Smethurst and Comerford 1993). Ce changement d'échelle permet de prédire correctement le prélèvement d'éléments mobiles comme l'azote et le potassium. En revanche, dans le cas du phosphore en situation de faible disponibilité, la qualité des prédictions dépend fortement de la méthode utilisée pour le changement d'échelle (Darrah et al. 2006). Outre les fortes simplifications au niveau du fonctionnement de la rhizosphère, ces modèles n'intègrent ni l'hétérogénéité de la distribution du P et des racines dans le sol, ni les processus d'adaptations à la limitation en P à l'échelle locale (Hinsinger 2001) et à l'échelle de la plante entière (Raghothama and Karthikeyan 2005).

Au cours de ces dernières décennies, le prélèvement racinaire a été couplé à des modèles de fonctionnement de la plante entière (Grant and Robertson 1997; Greenwood et al. 2001; Roose and Fowler 2004; Somma et al. 1998; Van Noordwijk and Lusiana 1998). Cette approche permet de mieux prendre en compte la morphologie et la distribution spatiale des racines (Darrah et al. 2006; Dunbabin et al. 2013; Dunbabin et al. 2006; Schnepf et al. 2011).

J'ai développé en collaboration avec mes collègues P de Willigen et M Heinen de l'Université de Wageningen le **modèle FUSSIM-P-Maize** 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 disponibilité en P dans le sol (coll. C Morel) et du prélèvement à l'échelle du segment racinaire (cf. ci-dessus) et d'autre part, sur les résultats expérimentaux acquis sur les effets d'une limitation en P sur la croissance de la plante (Lopez-Bucio et al. 2003; Richardson 2009; Raghothama and Karthikeyan 2005; Shen et al. 2011), la croissance foliaire en particulier (Assuero et al. 2004; Chiera et al. 2002; Colomb et al. 2000; Halsted and Lynch 1996; Plenet et al. 2000a; Plenet et al. 2000b; Rodriguez et al. 1998b), la répartition de la biomasse produite entre les parties aériennes et racinaires et la croissance racinaire (Mollier and Pellerin 1999; Pellerin et al. 2000b; Vance et al. 2003; Wissuwa et al. 2005).

Ce modèle simule le prélèvement de P dans le cas du maïs en peuplement pendant la phase végétative (jusqu'au stade 12-14 feuilles soit 50 jours après levée). Ce choix

est motivé par le fait que les effets d'une déficience en P s'expriment le plus fortement durant cette période. Les cas de déficience en P sévère sont très peu fréquents dans les contextes agricoles occidentaux. Pour cibler les gammes de disponibilité en P du sol qui correspondent au seuil de réponse des cultures j'ai fait le choix de considérer les processus qui interviennent lors d'une déficience modérée. Ce choix a des conséquences majeures sur la formulation des hypothèses de base du modèle et des simplifications associées.

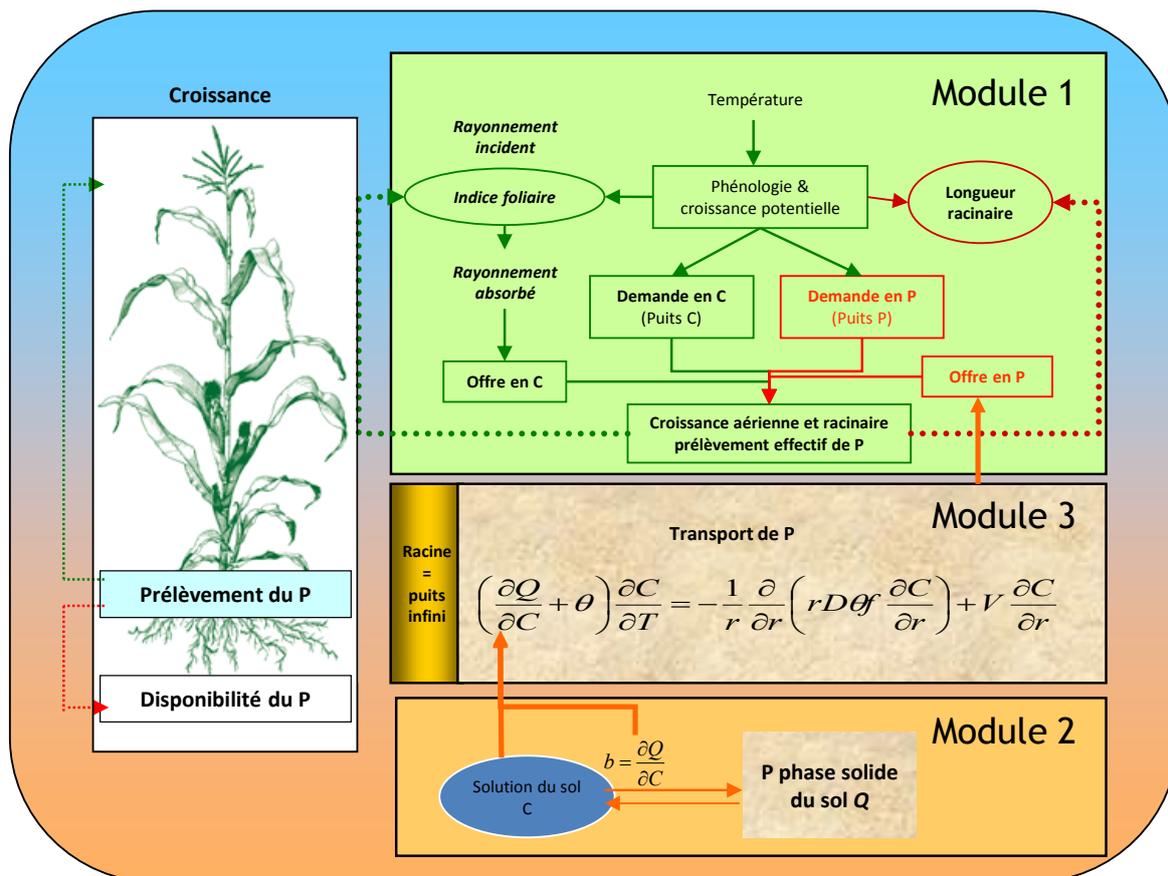


Figure 15 Schéma conceptuel du modèle FUSSIM-P-Maize (Mollier et al. 2008).

Le modèle FUSSIM-P-MAIZE est composé de 3 parties étroitement connectées (Figure 15). Le premier module est un module écophysiologique qui permet de simuler d'une part la phénologie et la production de biomasse à partir de l'environnement climatique (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 disponibilité en P du sol à partir de la concentration en P<sub>i</sub> 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 disponibilité et de la distribution des longueurs racinaires dans le profil de sol. Les 3 modules sont intégrés pour explicitement prendre en compte les effets en retour du prélèvement sur la croissance et le développement. Ce modèle fonctionne sur un pas de temps journalier à l'échelle du peuplement.

### **Module 1 - Modélisation de la croissance et de la demande en P**

Le module de croissance simule la mise en place de la surface foliaire et la production de biomasse. L'expansion foliaire est contrôlée par la température (Aguirrezabal and Tardieu 1996). La production de biomasse est simulée en fonction du rayonnement photosynthétiquement actif absorbé ( $PAR_a$ ) et de sa conversion en biomasse suivant le formalisme proposé par Monteith (1977). La biomasse produite est répartie entre les parties aériennes et racinaires, en supposant que la demande en assimilats carbonés des feuilles est prioritaire sur la demande des racines. Compte tenu des effets directs de la teneur en P sur la division cellulaire dans les zones méristématiques des feuilles (Assuero et al. 2004) et donc sur la croissance foliaire (Plenet et al. 2000a), la demande de la plante en P est supposée être une fonction de la croissance foliaire « maximale » permise par le climat et de la disponibilité en assimilats carbonés.

### **Module 2 - Modélisation de disponibilité en P du sol**

La quantité de phosphore du sol disponible ( $Q$  mg cm<sup>-3</sup>), et donc susceptible d'être prélevée par les racines, est la somme de la quantité de  $P_i$  dans la solution du sol et la quantité de  $P_i$  adsorbé sur la phase solide du sol ( $Q_A$  mg cm<sup>-3</sup>) en équilibre avec la concentration en  $P_i$  dans la solution du sol ( $c$  mg ml<sup>-1</sup>) :

$$Q = \theta c + Q_A$$

avec  $\theta$  la teneur en eau du sol (ml cm<sup>-3</sup>).

La relation entre  $Q_A$  et la concentration  $c$  est modélisée par l'équation de Freundlich (McGechan and Lewis 2002) :

$$Q_A = M c^N$$

$M$  (mg cm<sup>-3</sup> (mg ml<sup>-1</sup>)<sup>-N</sup>) et  $N$  sont les coefficients de Freundlich déterminés à partir d'expériences de sorption-désorption. La mesure des transferts entre la phase solide et la solution est réalisée à l'équilibre par traçage isotopique et/ou bilan de masse

des éléments dans une suspension de sol (Morel 2002; Schneider et al. 2003). Plusieurs travaux ont montré que le transfert du Pi entre la phase solide et la solution dépend à la fois de la concentration et du temps (Fardeau et al. 1985; Barrow 1987; Chardon and Blaauw 1998). Le transfert du Pi entre la phase solide et la solution peut ainsi être modélisé par une cinétique de Freundlich (Fardeau 1996; Morel et al. 2000):

$$Q_A = vc^wt^p$$

Avec  $Q_A$  la quantité d'ions Pi transférée durant le temps  $t$ , et  $v$ ,  $w$ ,  $p$  des paramètres déterminés expérimentalement comme précédemment. Dans le modèle FUSSIM-P-Maize le pas de temps de calcul est 24h. En remplaçant  $t$  par 24h dans la cinétique de Freundlich, le pouvoir tampon du sol ( $b$  ml cm<sup>-3</sup>) est alors calculé comme le rapport entre la variation de  $Q_A$  et la variation de  $c$  :

$$b = \frac{\partial Q_A}{\partial c}$$

### Module 3 - Modélisation du prélèvement par le système racinaire

Ce module concerne le transport de P dans le sol vers les racines et l'absorption. D'après la littérature, le processus d'absorption *sensu stricto* (i.e. passage de la solution du sol aux vaisseaux xylémiens) n'est pas le processus limitant du prélèvement dans le cas des éléments peu mobiles comme le phosphore ou le potassium (Rengel 1993). Ceci traduit que les capacités d'absorption racinaires du P et/ou les capacités d'induire la synthèse de transporteurs du P sont généralement supérieures aux capacités du sol à fournir du P. Sur cette base j'ai choisi de formaliser le processus de prélèvement du P par les racines à partir de la demande en P dérivée de la croissance foliaire maximale et de la disponibilité du P dans le sol en faisant l'hypothèse que les racines avaient la capacité de fonctionner comme un puits infini (zero sink). Le modèle d'absorption racinaire est bidimensionnel afin de rendre compte de la distribution horizontale et verticale des racines et du P dans le sol. Cette représentation est adaptée pour les cultures en rang comme le maïs.

Le sol est discrétisé en volumes élémentaires de sol (5 cm × 5 cm), caractérisés chacun par les propriétés physico-chimiques du sol et la densité racinaire. Les bases de calcul du prélèvement par une racine proposées par De Willigen and Van Noordwijk (1987a) sont appliquées à chaque volume de sol élémentaire. L'équation de transport de masse par diffusion-convection du P<sub>i</sub> dérivée des lois de Fick est

appliquée dans le sol rhizosphérique. Elle permet de simuler le prélèvement et le transport du  $P_i$  du sol vers la racine par diffusion et convection :

$$(\theta + b) \frac{\partial c}{\partial t} = \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( D_0 \theta f r \frac{\partial c}{\partial r} \right) - V \frac{\partial c}{\partial r}$$

Avec  $c$  la concentration en  $P_i$  dans la solution du sol ( $\text{mg ml}^{-1}$ ),  $t$  le temps (j),  $r$  la distance radiale à l'axe de la racine (cm),  $\theta$  la teneur en eau volumique du sol ( $\text{ml cm}^{-3}$ ),  $b$  le pouvoir tampon ( $\text{ml cm}^{-3}$ ),  $f$  le facteur de tortuosité qui est le rapport entre la longueur du trajet de diffusion réel et la longueur du trajet apparent des  $P_i$ ,  $D_0$  le coefficient de diffusion dans l'eau  $\text{cm}^2 \text{j}^{-1}$ ,  $V$  la densité de flux d'eau à la surface racinaire ( $\text{cm j}^{-1}$ ),  $c_0$  la concentration initiale en  $P_i$  dans la solution du sol ( $\text{mg cm}^{-3}$ ),  $r_0$  le rayon racinaire.

A l'état initial

$$t = 0 \qquad c = c_0$$

Les conditions aux limites du système :

- A la surface de la racine, le flux est égal au flux d'absorption déterminé par la demande en P exprimée par unité de surface de racine ( $S_{sr} \text{ mg cm}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ ). La demande en P est dérivée du module écophysiologique :

$$r = r_0 \qquad -D_0 \theta f \frac{\partial c}{\partial r} + Vc = -\frac{S_{sr}}{2\pi r_0 \Delta z L_{rv}}$$

Où  $L_{rv}$  est la densité de longueur racinaire ( $\text{cm cm}^{-3}$ ) et  $\Delta z$  la hauteur du volume élémentaire de sol (cm)

- A la limite externe, définie comme la mi-distance moyenne  $r_l$  (cm) entre les racines le flux est supposé être nul :

$$r = r_l \qquad -D_0 \theta f \frac{\partial c}{\partial r} + Vc = 0$$

avec

$$r_l = \frac{1}{\sqrt{\pi L_{rv}}}$$

Le prélèvement effectif par les racines est égal à la valeur la plus faible des 2 valeurs que sont le flux demandé (calculé par le module plante) et le flux maximal de P dans le sol ( $S_{sm} \text{ mg cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ) par diffusion et convection. Ce flux maximal est atteint lorsque le gradient de concentration entre la surface de la racine et le sol est maximal, c'est-à-dire lorsque la concentration à  $r_0$  est égale à zéro (hypothèse « zero sink ») ou à  $c_{min}$  (concentration à la surface de la racine en-deçà de laquelle le

prélèvement racinaire cesse).  $S_{sm}$  est calculé par la solution analytique à l'état stationnaire de l'équation de diffusion/convection établie par De Willigen and Van Noordwijk (1994b, a) :

$$S_{sm} = \pi \Delta z L_{rv} D \frac{(\rho^2 - 1)}{G(\rho, v)} \left( \bar{c} - \frac{\rho^{2v+2} - 1}{(v+1)(\rho^2 - 1)} c_{min} \right)$$

$\bar{c}$  est la concentration moyenne en  $P_i$  dans la solution du sol au voisinage de la racine ( $\text{mg cm}^{-3}$ ),  $\rho$  le rapport entre la mi-distance moyenne et le rayon racinaire (sans dimensions) :

$$\rho = \frac{r_l}{r_0}$$

$v$  le flux d'absorption d'eau sans dimensions:

$$v = - \frac{V}{4 \Delta z \pi L_{rv} D}$$

$G(\rho, v)$  est une fonction qui dépend de la géométrie du système et du flux d'eau à la surface racinaire :

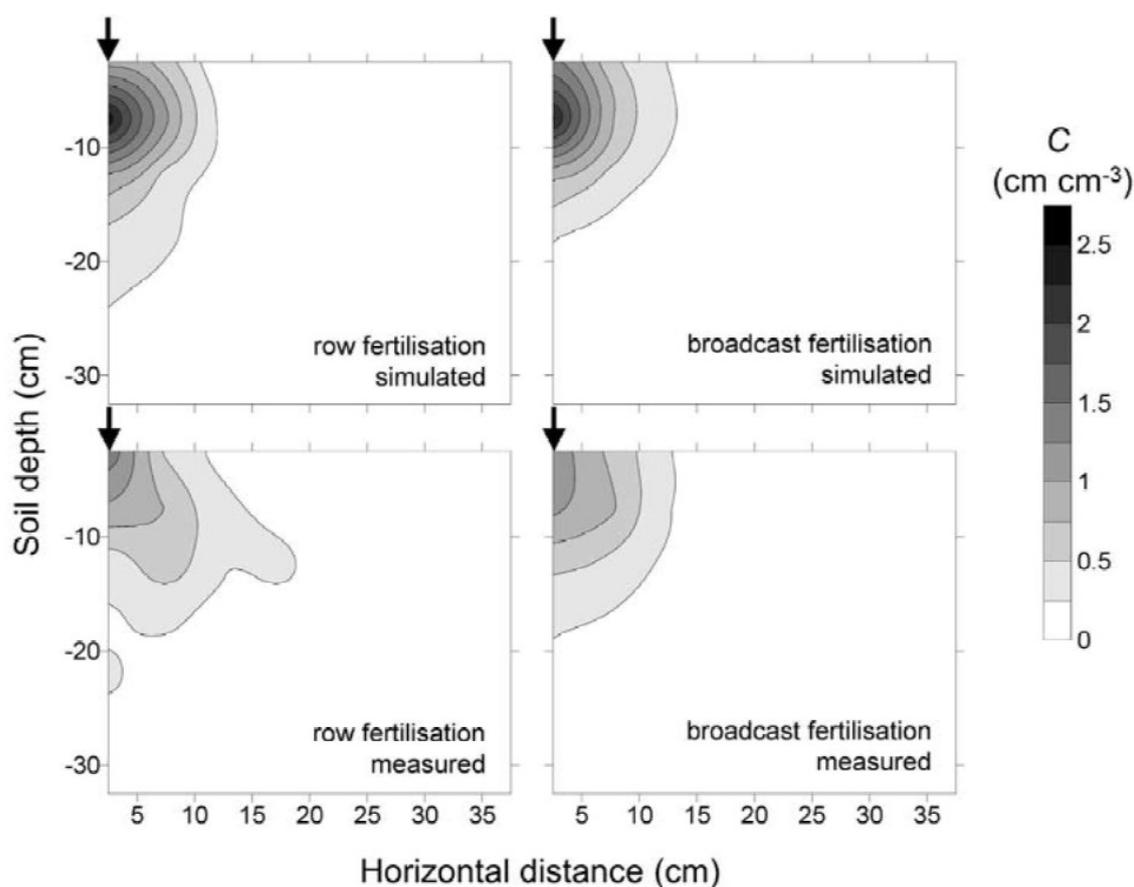
$$G(\rho, v) = \frac{1}{2(v+1)} \left( \frac{1-\rho^2}{2} + \frac{\rho^2(\rho^2-1)}{2v} + \frac{\rho^2(\rho^{2v}-1)(v+1)}{2v(\rho^{2v+2}-1)} + \frac{(1-\rho^{2v+4})(v+1)}{(2v+4)(\rho^{2v+2}-1)} \right)$$

La demande en P de la plante ( $S_{sr}$ ) peut être satisfaite ou non satisfaite par le prélèvement racinaire. Le prélèvement est supposé être égal à la demande en P tant que le flux demandé est inférieur à  $S_{sm}$ , sinon il est égal à  $S_{sm}$  et la demande n'est pas satisfaite. Le prélèvement à l'échelle du système racinaire entier est la somme des prélèvements calculés pour chaque volume élémentaire de sol. La nouvelle concentration moyenne en  $P_i$  dans sol est alors recalculée en tenant compte du pouvoir tampon du sol et du prélèvement de P par les racines.

### **Intégration et modélisation de la croissance en réponse au prélèvement de P**

Les croissances aérienne et racinaire sont simulées à partir de l'assimilation carbonée et du prélèvement de P. Si la demande en P est satisfaite, la croissance est alors contrôlée uniquement par la température et la disponibilité en assimilats carbonés (interception/conversion du rayonnement). Si le prélèvement effectif de P

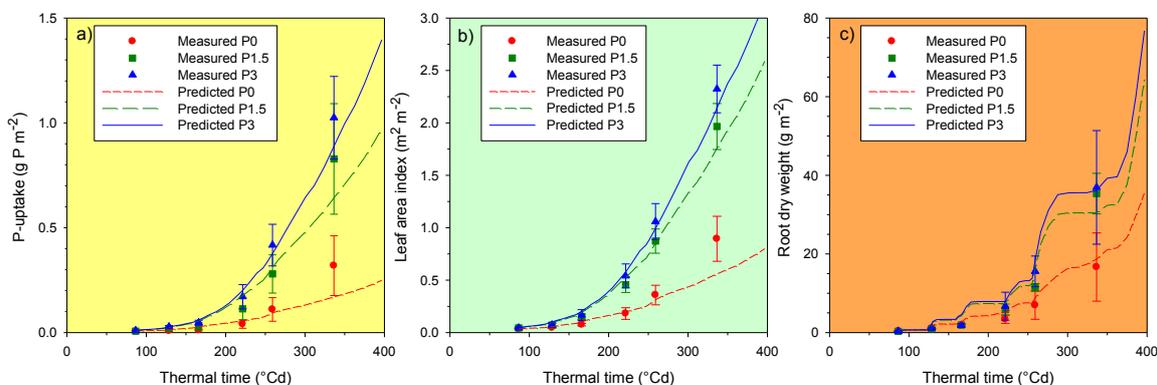
est inférieur à la demande en P, la croissance foliaire est réduite et ajustée à la quantité de P prélevée. Par conséquent, la part de la biomasse allouée aux racines est augmentée. Dans les 2 cas, la biomasse allouée aux racines est convertie en longueur racinaire. Afin de simuler la distribution spatiale de la croissance racinaire, nous avons développé un modèle de type diffusion. Ce modèle par analogie à la diffusion permet de prédire les gradients de densité racinaire en fonction de la distance à la base de la plante tels qui sont observés *in situ* (Figure 16). Les paramètres nécessaires sont les coefficients de diffusion racinaire horizontal et vertical. Les variables d'entrées sont les taux de croissance racinaires journalier prédits par le modèle de transfert sol-plante du P (Heinen et al. 2003; de Willigen et al. 2002).



**Figure 16.** Distributions des densités de longueur de racine  $C$  ( $\text{cm cm}^{-3}$ ) ajustées avec le modèle de diffusion racinaire (haut) et mesurées (bas) pour du maïs avec une fertilisation localisée sur le rang (colonne de gauche) ou en plein (colonne de droite). La flèche indique la position de la plante (Heinen et al. 2003)

Le modèle FUSSIM-P-Maize a été évalué au champ dans différents contextes pédo-climatiques en mobilisant le réseau des essais de longue durée de fertilisation P de l'INRA : sol sableux au sud des Landes (Mollier et al. 2008) et en Gironde (Maire 2005; Faget 2006) et un sol argilo-calcaire à Auzeville (Victorin 2006). Le modèle prédit correctement le prélèvement de P durant la phase végétative en conditions de sols bien pourvus en P (Figure 17). Les efficacités calculées du modèle pour différentes variables associées au fonctionnement intégré de la plante sont supérieures à 0.9. Lorsque la disponibilité en P du sol est plus faible, le modèle simule bien une réduction du prélèvement de P et l'apparition des réponses de la culture en termes de croissance à la fois aérienne et racinaire.

Cependant, en situation de très faible disponibilité en P du sol (Traitement P0), le modèle sous-estime légèrement le prélèvement de P ( $0.6 < EF < .9$ ). Jusqu'à 250-300°Cd le modèle prédit correctement le prélèvement de P et la réduction de la croissance de la plante. Sur des temps plus long le prélèvement effectif est légèrement sous-estimé, ce qui se traduit par une réduction de surface foliaire surestimée tandis que l'accroissement relatif de l'allocation de la biomasse au système racinaire est correctement prédit. Ce résultat permet de cerner le domaine de validité du modèle dans sa version actuelle.



**Figure 17.** Comparaison entre les simulations du prélèvement de P, de l'indice foliaire et de la biomasse racinaire au cours du temps et les observations au champ pour 3 niveaux de disponibilité en P du sol. Adapté de Mollier et al. (2008).

**Table 1.** Efficacités du modèle EF (Tedeschi 2006) calculées à partir des comparaisons entre les valeurs simulées et observées (n=4) au champ avec trois niveaux de fertilisation en P. Les variables sont : le prélèvement de P ( $\text{g P m}^{-2}$ ), la biomasse aérienne ( $\text{g m}^{-2}$ ), la biomasse racinaire ( $\text{g m}^{-2}$ ) et de l'indice foliaire ( $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ ).

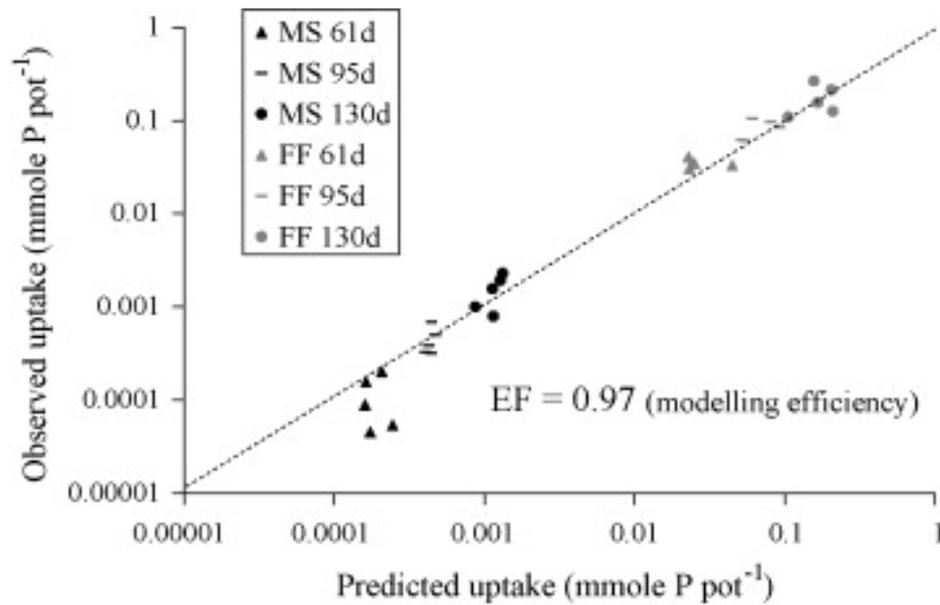
P treatments	Model efficiency (EF)			
	P-uptake	Shoot biomass	Root biomass	Leaf area index
P0	0.661	0.787	0.928	0.761
P1.5	0.912	0.975	0.929	0.979
P3	0.970	0.979	0.978	0.988

Les sous-estimations du prélèvement en situation de très faible disponibilité en P du sol sont certainement dues à la non prise en compte de certains processus rhizosphériques biotiques et abiotiques qui peuvent avoir un poids important dans ces situations (Hinsinger et al. 2011).

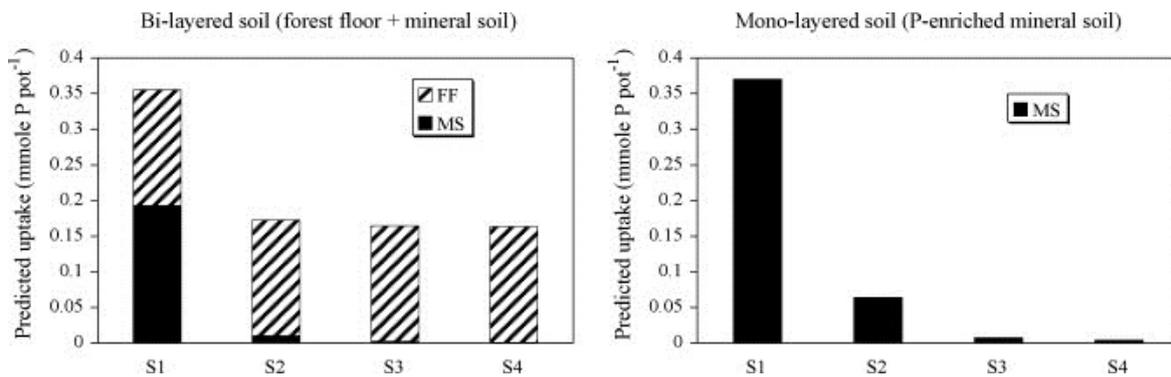
Globalement sur la base de ces résultats pendant la période végétative du cycle du maïs, il n'y a pas lieu de remettre en cause le fonctionnement global du modèle pour les gammes de disponibilité en P du sol visées pour déterminer des seuils de réponses et tester des scénarios de pratiques correspondants au contexte agronomique en France. En effet, l'objectif de ce type de modèle est de prédire correctement le prélèvement et la réponse de la culture dans une gamme de disponibilité en P encadrant la zone où la croissance commence à être affectée, c'est-à-dire allant des situations à forte disponibilité en P à des situations légèrement déficientes en P. Pour simuler le prélèvement dans des situations de très faible disponibilité, d'autres processus liés à la réponse de la plante concernant sa croissance (p.ex. : modification de l'architecture et la morphologie racinaire), de son fonctionnement (p.ex. : excrétion d'acides organique ou de protons) ou la prise en compte d'interaction biotique (symbioses mycorhizienne, interactions avec les microorganismes du sol) devront être intégrés une fois qu'ils auront été quantifiés et hiérarchisés. En effet si l'ensemble de ces processus commence à être bien connu, la quantification *in situ* de chacun d'eux fait cruellement défaut dans la littérature. Seuls des travaux basés sur la modélisation permettent d'appréhender ces questions

par exemple en évaluant l'impact du changement de la morphologie racinaire (Heppell et al. 2015; Leitner et al. 2010) , de la symbiose mycorhizienne (Schnepf and Roose 2006) ou d'interactions avec les microorganismes (Marschner et al. 2011). Néanmoins les résultats de ces modèles sont toujours contingents de paramètres acquis plus ou moins empiriquement faute de données (p.ex. vitesse d'infection mycorhizienne et vitesse d'allongement des hyphes mycéliens) et intègrent peu le fonctionnement de la plante entière dans son environnement.

Les concepts et formalismes du modèle Fussim-P-Maize sont suffisamment génériques pour être appliqués dans des gammes de contexte pédoclimatique et de cultures larges. Le modèle FUSSIM-P-MAIZE a été appliqué avec succès dans le cadre de l'étude et la modélisation de la contribution de la litière du sous-bois à la nutrition P de jeunes pins en tenant compte des spécificités du système (notamment prise en considération de la minéralisation du P organique) (Jonard et al. 2010). Dans cette étude nous avons montré que 93% du P prélevé provenaient de la litière. Ce résultat a été bien reproduit par simulation (Figure 18). Nous avons également montré qu'il existe une interaction forte entre la réactivité de la phase minérale du sol vis-à-vis du P sur une gamme de sol forestier (Landes de Gascogne) et la contribution de la litière au prélèvement simulé de P (Figure 19). Sur le sol le moins réactif (S1), le prélèvement de P est le double de celui des sols plus réactifs. De plus la part du P prélevé issu de la litière augmente avec la réactivité du sol. Sur le même sol sans litière, mais enrichi de la quantité de P contenue dans la litière, le prélèvement de P diminue fortement par rapport au sol avec la litière (Figure 19). La présence de litière constitue un milieu peu réactif vis-à-vis du P, où le P est immédiatement disponible et peut être prélevé dès que les racines la colonisent. Cet effet est d'autant plus prononcé que le sol minéral est réactif.



**Figure 18** Comparaison entre le prélèvement P simulé et mesuré sur des plants de pin maritime après 61, 95 et 130 jours cultivé sur du sol minéral (MS) ou en présence de litière de sous-bois (FF). La droite représente la bissectrice (Jonard et al. 2010)



**Figure 19** Simulation du prélèvement de P de jeunes plants de pin maritime sur un sol minéral de réactivité croissance (S1-S4) en présence de litière (gauche) ou sur du sol minéral seul enrichi par la quantité de P présente dans la litière (droite) après 130 jours.

---

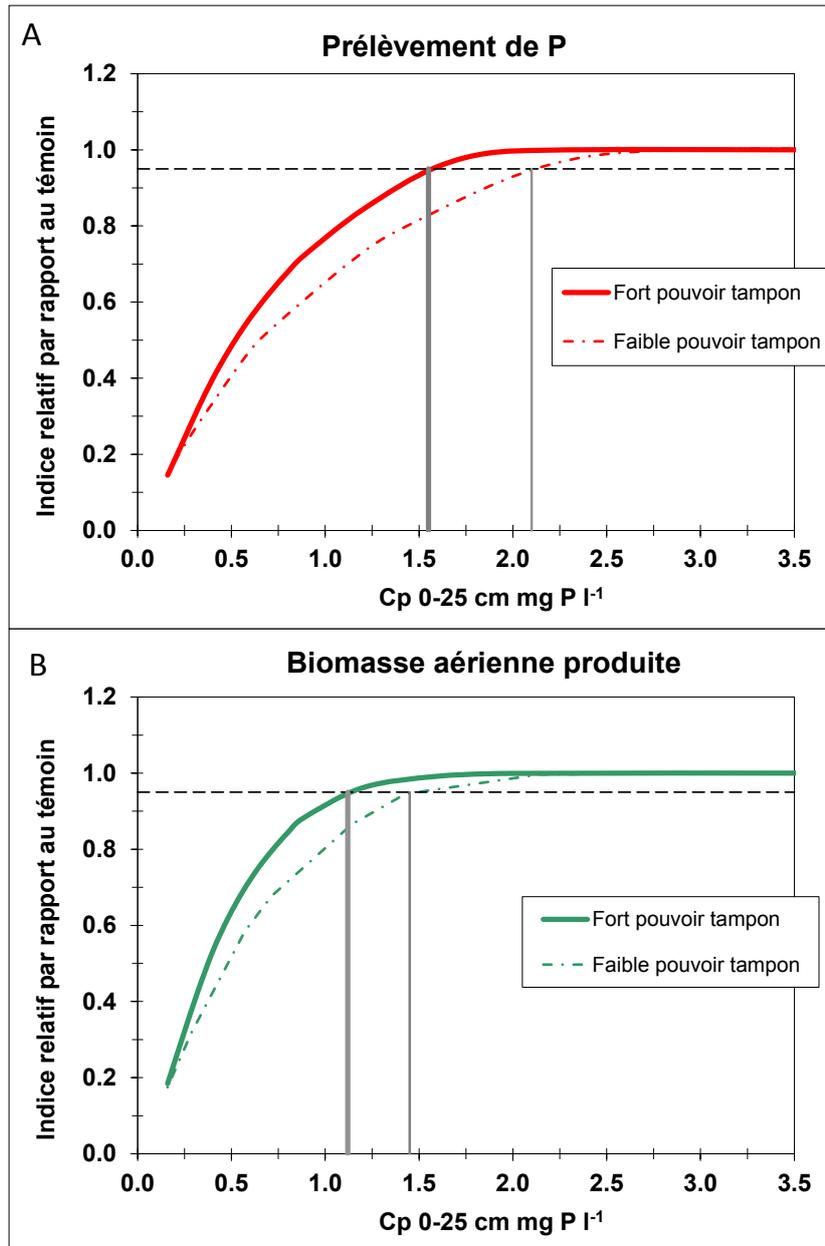
### 3. APPLICATIONS DU MODELE

---

#### a) Simulation de courbes de réponse à la disponibilité en P du sol dans les agrosystèmes

La généralité du modèle FUSSIM-Maize-P permet de simuler le prélèvement et la réponse des plantes pour établir des références agronomiques dans des contextes agronomiques et pédoclimatiques larges. Même si le modèle dans sa version actuelle ne rend pas compte des processus adaptatifs mis en œuvre dans les situations de déficience sévère en P, il peut être utilisé pour prédire la gamme de disponibilité en P du sol à partir de laquelle la croissance et le prélèvement sont réduits. Par simulation numérique, il est possible de faire varier la disponibilité du P dans le sol et/ou sa distribution spatiale dans le sol, dans différents contextes pédoclimatiques pour prédire la réponse de la culture (Schnepf et al. 2011). Dès le début des années 1990, les modèles mécanistes de transfert sol-plante ont été utilisés pour bâtir des courbes de réponse (Jones et al. 1991) et proposer de nouveaux indicateurs de la disponibilité en P du sol, basés sur les processus qui contrôlent le prélèvement tels que la concentration dans la solution du sol et le pouvoir tampon (Morel et al. 2000; Mendham et al. 1997).

La Figure 20 illustre un exemple de simulation avec Fussim-P-Maize de courbes de réponse en termes de croissance et de prélèvement de P pendant la période végétative d'une culture de maïs. Les valeurs sont représentées en indice par rapport au traitement témoin. Dans les deux cas simulés (sol fort ou faible pouvoir tampon), le prélèvement de P commence à diminuer pour des concentrations en P dans la solution du sol inférieures à  $2 \text{ mg P L}^{-1}$ , tandis que la croissance aérienne commence à être réduite pour des concentrations plus basses. Les concentrations en P seuil dépendent du pouvoir tampon du sol. La concentration en P seuil est plus faible sur un sol fortement tamponné. Ces résultats sont convergent avec ceux observés expérimentalement. Ces résultats dépendent aussi des conditions environnementales, des autres propriétés du sol (densité, teneur en eau par exemple) et des génotypes. La construction de ces courbes de réponse par simulation permet d'identifier numériquement des seuils de réponse pour le diagnostic et le calcul de préconisations de fertilisation ex-ante pour ramener la disponibilité en P du sol permettant de satisfaire les besoins de la culture (Mollier 2014; Van Noordwijk et al. 1990).

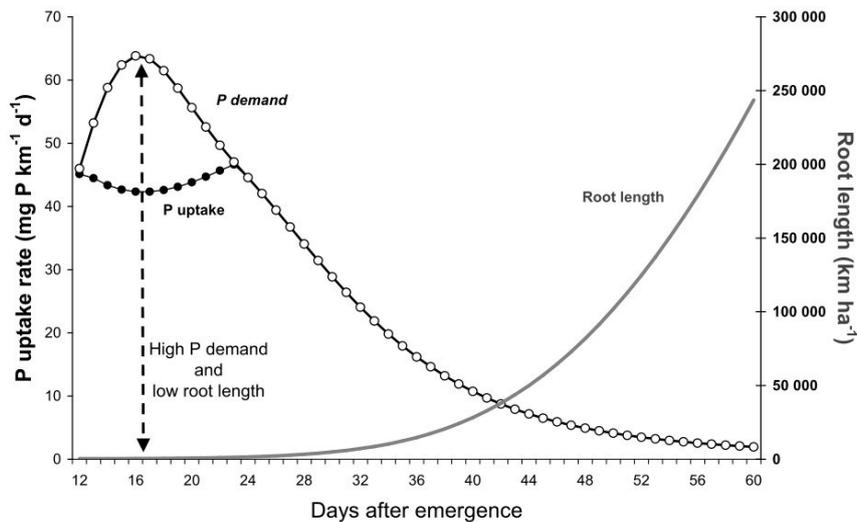


**Figure 20** Exemple de simulation de courbes de réponse A) en termes de quantité de P prélevé et B) de biomasse aérienne produite de maïs pour un sol à fort pouvoir tampon (Traits pleins, Essai Auzeville) et un sol à faible pouvoir tampon (Traits discontinus, Essai de Carcarès Ste Croix). Les valeurs seuil de CP correspondant à 95% du prélèvement de P ou de production de biomasse par rapport au témoin non limitant sont indiquées en gris (traits épais pour le fort pouvoir tampon, traits fins pour le faible pouvoir tampon).

## **b) Mise en évidence de propriétés émergentes par la modélisation intégrée des processus du transfert sol-plante**

L'analyse des propriétés émergentes du modèle, issues de l'intégration de processus de natures différentes en interaction, permet de progresser dans la compréhension du transfert sol-plante et est également source de questionnements scientifiques nouveaux. Outre les prédictions du prélèvement et de la réponse à l'issue d'une période donnée, le modèle fournit des variables intermédiaires (variables d'état, flux) qui permettent d'interpréter et d'analyser le comportement du système et les prédictions.

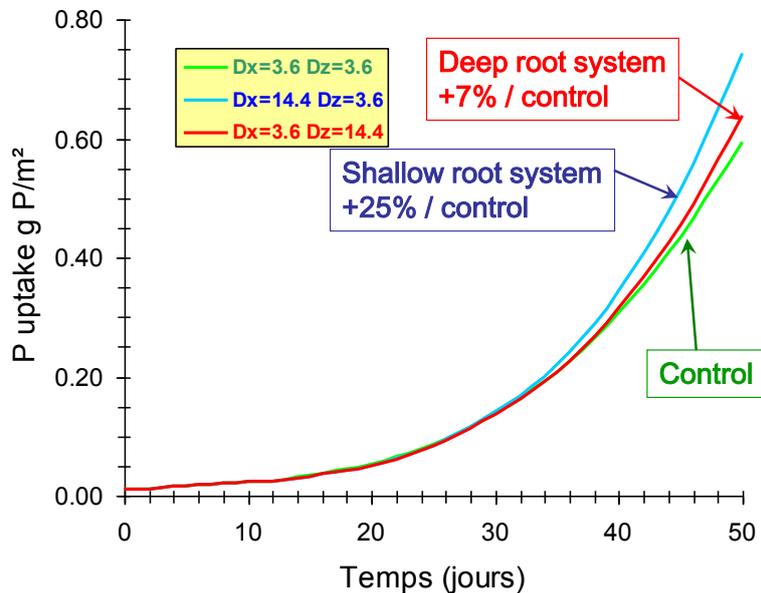
Par exemple, l'analyse conjointe des simulations de l'évolution de la demande en P, du prélèvement et de la croissance en longueur du système racinaire montre que la période précoce du cycle est critique pour le prélèvement du P (Mollier 2014). Pendant la phase juvénile de croissance exponentielle, la demande en P par unité de longueur de racine est très élevée tandis que le système racinaire est encore peu développé (Figure 21). Sur des temps plus longs, avec l'expansion du système racinaire, la demande en P par unité de longueur racinaire diminue fortement. La mise en évidence de cette période critique précoce par simulation coïncide avec les effets précoces d'une déficience en P sur la croissance observés expérimentalement (Plenet et al. 2000a). Ces résultats peuvent aider à définir et tester des pratiques de fertilisation pour accroître l'efficacité d'acquisition du P du sol par exemple ici en localisant les apports de P au voisinage des semences.



**Figure 21.** Simulation de l'évolution de la demande en P, du prélèvement effectif de P par unité de longueur de racine et de la longueur racinaire en fonction du nombre de jours depuis la levée (Mollier 2014)

### c) Evaluation *in silico* de pratiques

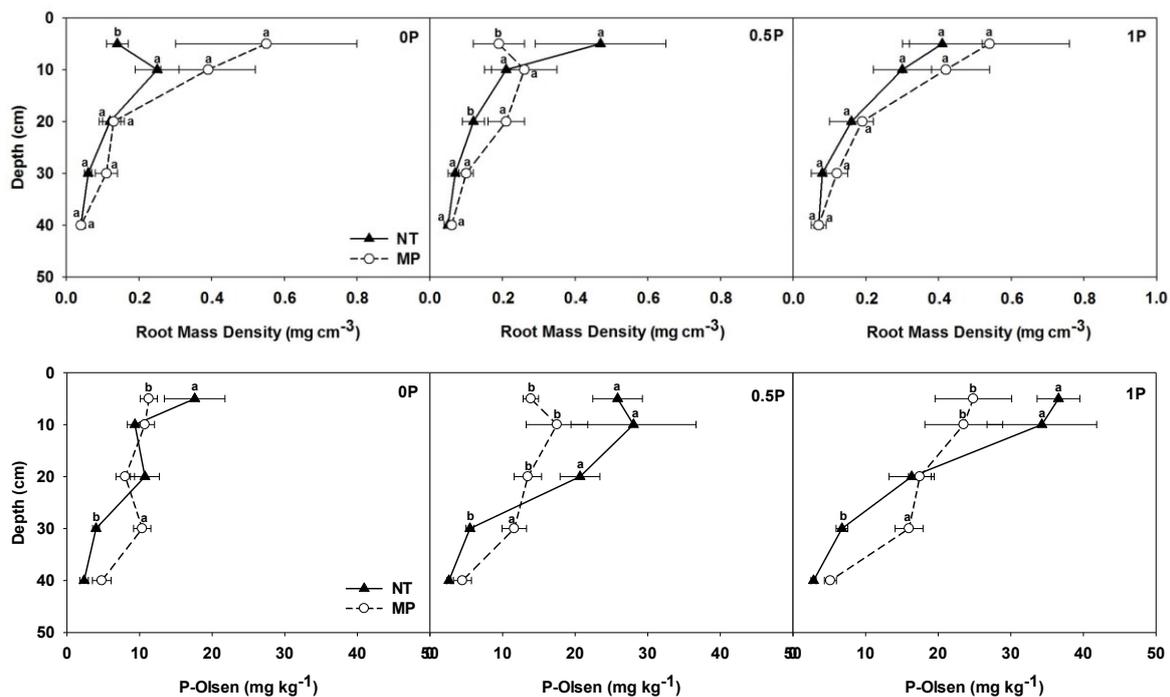
Du fait de sa faible mobilité dans le sol et des pratiques de préparation du sol, la disponibilité du P dans le sol est plus ou moins stratifiée verticalement. Les horizons de surface voire les premiers centimètres du sol dans le cas du sans labour ou dans les prairies sont plus riches en P disponible que les horizons profonds (Costa et al. 2010). Par simulation numérique, il est possible de comparer les performances en termes de prélèvement de P et de croissance de géotypes avec des architectures racinaires différentes (Ge et al. 2000). Ainsi les simulations avec FUSSIM-P-Maize montrent que le prélèvement de P de géotypes de maïs avec une croissance racinaire orientée vers les horizons superficiels est fortement augmenté (+25% par rapport à un système racinaire plus profond) (Figure 22). Pour les systèmes racinaires plus profonds, le prélèvement de P est augmenté de seulement 7%, mais présente l'avantage de permettre l'accès à d'autres ressources profondes comme l'eau par exemple.



**Figure 22** Comparaison du prélèvement de P simulé par une culture de maïs sur 50 jours avec un système racinaire diffusant horizontalement et verticalement à la même vitesse ('Control'), diffusant préférentiellement en profondeur ('Deep root system') ou horizontalement ('Shallow root system') pour un sol labouré avec une disponibilité en P en surface (0-25 cm) supérieure à celle du sous-sol.

Par rapport aux études similaires par modélisation numérique, le modèle FUSSIM-P permet de rendre compte à la fois des réponses locales *i.e.* localisation des racines et de la disponibilité en P du sol, et des réponses à l'échelle de la plante entière *i.e.* via la répartition des assimilats carbonés entre les parties aériennes et racinaires. Ces résultats préliminaires obtenus *in silico*, seront confrontés aux résultats obtenus au champ dans le cadre de la **thèse de Li Haixiao en cours**. Cette thèse vise à évaluer l'effet de la pratique de l'agriculture de conservation sur le fonctionnement du cycle du P. Le travail simplifié du sol, la localisation de la fertilisation P sur les rangs de semis et la restitution des résidus de culture conduisent à une stratification verticale de la disponibilité en P sur le long terme. La distribution verticale des racines de maïs est peu affectée par ce mode de conduite (Li et al., 2016 soumis). Seules de différences significatives de densités racinaires ont été observées

dans les 5 premiers centimètres en l'absence de fertilisation P ou de faible fertilisation i.e traitement 0.5 fois les exportations de P depuis 1992 (Figure 23). En revanche la stratification verticale de la disponibilité du P peut affecter le prélèvement du P et les flux d'exportation par les récoltes et les restitutions par les résidus de cultures. Par une meilleure prise en compte de ces processus par modélisation, nous voulons évaluer les effets à court terme (cycle de végétation) et à long terme sur les flux et les stocks de P cette pratique.



**Figure 23** Distributions verticales de la densité massique de racines de maïs (haut) et des valeurs de P-Olsen (bas) mesurées en fonction du mode de préparation du sol (sans-labour (NT) ou travail simplifié superficiel (MP)) sous 3 régimes de fertilisation en P. Les mesures ont été réalisées sur l'essai de longue durée de l'Acadie, Québec en 2014 (Li et al., 2016 soumis Plant and Soil).

---

## 4. ETUDE ET MODELISATION DU FONCTIONNEMENT DU CYCLE DU PHOSPHORE DANS LES AGROSYSTEMES ET A L'ECHELLE NATIONALE

---

Thèse : R Lauverjon  
Master 1 et 2 : H Damar  
Postdoc : K. Senthilkumar

### a) Etude et modélisation de l'effet des pratiques sur le fonctionnement du cycle du P à l'échelle parcellaire sur le long terme.

Afin de contribuer à l'amélioration du raisonnement de la gestion durable de la fertilisation en P des grandes cultures, il est important de prédire l'effet des pratiques sur le fonctionnement du cycle biogéochimique du P et notamment l'évolution de la disponibilité sur le long terme. Un modèle décrivant le cycle biogéochimique du P (CyP) qui met en relation le bilan de P à la parcelle et l'évolution de disponibilité du P du sol en fonction des propriétés du sol a été développé. Ce modèle permet de tester l'effet de différents régimes de fertilisation avec des engrais minéraux (Morel et al. 2014; Messiga et al. 2010; Messiga et al. 2015) ou des produits résiduels organiques (Thèse R Lauverjon) dans le contexte des grandes cultures sur des sols labourés.

### i) Développement d'un modèle décrivant le cycle du P dans les agro-systèmes à l'échelle parcellaire

Le cycle biogéochimique du P dans les écosystèmes désigne l'ensemble des stocks de P dans les différents compartiments du sol, des flux entre ces stocks et des processus les contrôlant, des entrées et des sorties (Frossard et al. 2004). Les limites du système sont la surface du sol de la parcelle cultivée et la limite du front racinaire de la culture. Le cycle du P est différent de celui de l'azote dans la mesure où il n'y a pas de volatile de P en quantité significative dans l'atmosphère. De plus, dans les sols cultivés de longue date, le P est majoritairement sous forme inorganique, alors que le N est presque totalement sous forme organique. Le devenir du P dans ce contexte est essentiellement sous le contrôle de processus physico-chimiques, ce qui a motivé le choix d'un ensemble d'hypothèses simplificatrices dans un premier temps.

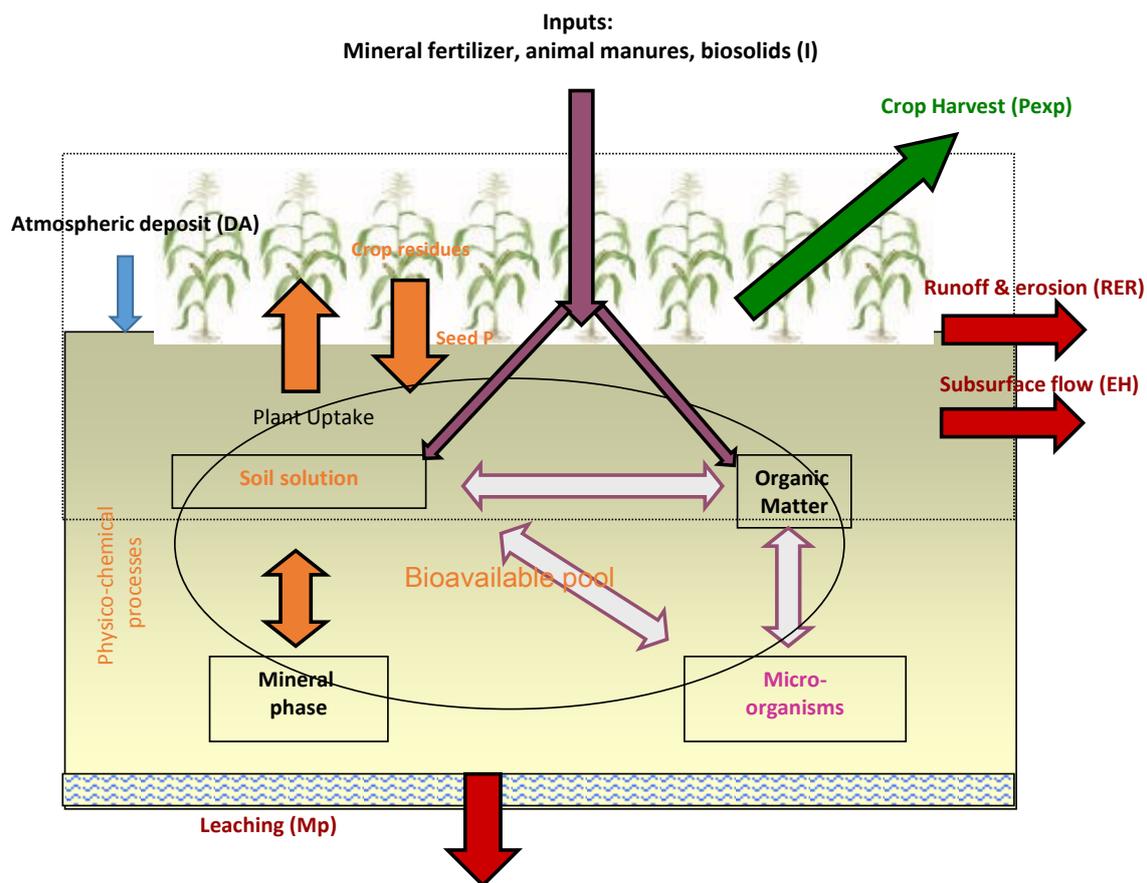


Figure 24 Cycle biogéochimique du P dans une parcelle de grande culture.

Les intrants (I) peuvent être des engrais minéraux ou des produits résiduaux organiques (fumiers, fientes, lisiers, boues de stations d'épuration, composts...), des dépôts atmosphériques ou le P des semences. Les sorties de P sont les exportations dans les produits récoltés (P<sub>exp</sub>), les pertes par migration en profondeur (M<sub>p</sub>), par ruissellement et érosion (RER) et écoulement latéral dans l'épaisseur du sol (EH). Les valeurs de flux varient en fonction des cultures, des pratiques et des propriétés des sols.

Le bilan annuel de P correspond à la différence en les entrées (E) et les sorties (S) de P de la parcelle cultivée :

$$(E - S) = [k_{eq}I + k_{eq}DA + k_{eq}P_{semence}] - [P_{exp} + M_p + RER + EH]$$

où  $k_{eq}$  désigne le coefficient de disponibilité des entrées de P.

La variation du stock de P disponible dans la couche labourée de sol associée à ce bilan est calculée en appliquant l'équation de conservation de la masse de P. Sous

l'hypothèse que la quantité de P disponible du sol est égale à la somme des ions P dissous dans la solution du sol ( $Q_w$ ) et des ions diffusibles à l'interface solide-solution ( $P_r$ ) (Ziadi et al. 2013; Morel et al. 2000), la variation du stock de P disponible est égale à :

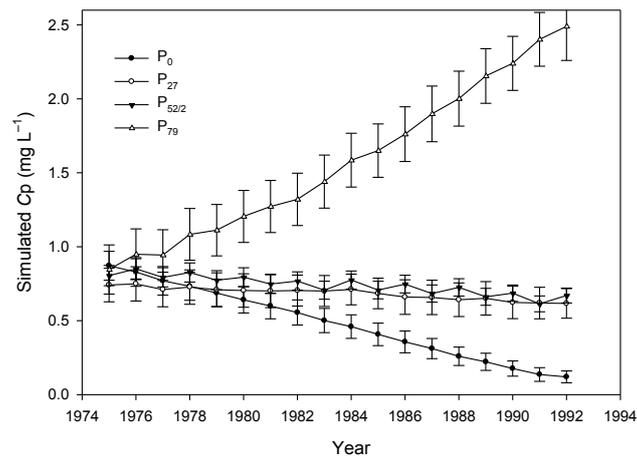
$$(E - S) = [(Q_w + P_{r,1\text{ an}})_f - (Q_w + P_{r,1\text{ an}})_i] (\text{Masse de terre})$$

Ainsi, à partir des mesures des termes du bilan, de la mesure de la concentration initiale en P dissous ( $C_{pi}$ ) et du paramétrage de la cinétique de Freundlich par dilution isotopique (paramètres  $v$ ,  $w$ ,  $p$ ) (Frossard et al. 2011), la concentration finale en P dissous  $C_{pf}$  est calculée en résolvant l'équation suivante :

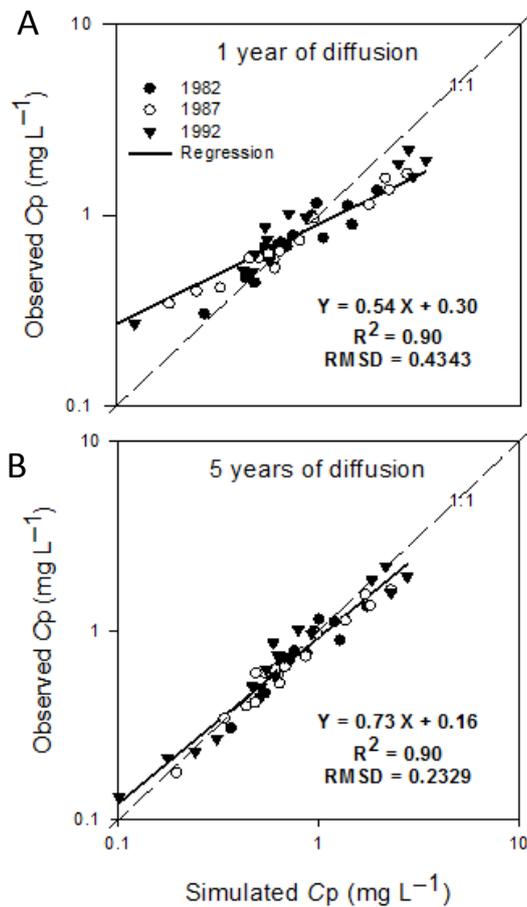
$$\begin{aligned} & [k_{eq}I + k_{eq}DA + k_{eq}P_{semence}] - [P_{exp} + M_p + RER + EH] \\ & = [(\theta C_{p,f} + v C_{p,f}^w (1\text{ an})^p) - (\theta C_{p,i} + v C_{p,i}^w (1\text{ an})^p)] (\text{Masse de terre}) \end{aligned}$$

## ii) Modélisation de la dynamique à long terme de la disponibilité de P dans des agrosystèmes avec une fertilisation minérale en P

Le modèle CyP a été appliqué sur plusieurs essais de longue durée dans différents contextes pédoclimatiques (Morel et al. 2014) pour évaluer l'effet à long terme de différents régimes de fertilisation minérale en P (exemple Figure 25). Globalement ce modèle prédit correctement l'évolution de disponibilité en fonction des bilans et en considérant que le pool de P disponible est égale aux ions P dissous plus les ions P diffusibles à l'interface solide-solution sur une période de 1 an. Dans certains cas, grâce à cette description mécaniste des processus contrôlant la disponibilité du P, nous avons pu montrer que la prise en compte des réactions lentes de réapprovisionnement de la solution du sol par diffusion améliorerait significativement les prédictions du modèle (Messiga et al. 2015) (Figure 26).



**Figure 25** Exemple de simulation de l'évolution de la concentration en ions P dissous du sol pour un dispositif de longue durée en monoculture de maïs cultivé avec 4 régimes de fertilisation minérale P. Les valeurs sont les moyennes de 4 blocs par traitement et les barres écart-types.



**Figure 26** Comparaison entre les valeurs mesurées et simulées de la concentration en ions P dissous ( $C_p$ ) en 1982, 1987 et 1992 en considérant une période diffusion des ions P à l'interface phase solide-solution de 1 an (A) ou de 5 ans (B). Adapté de (Messiga et al. 2015)

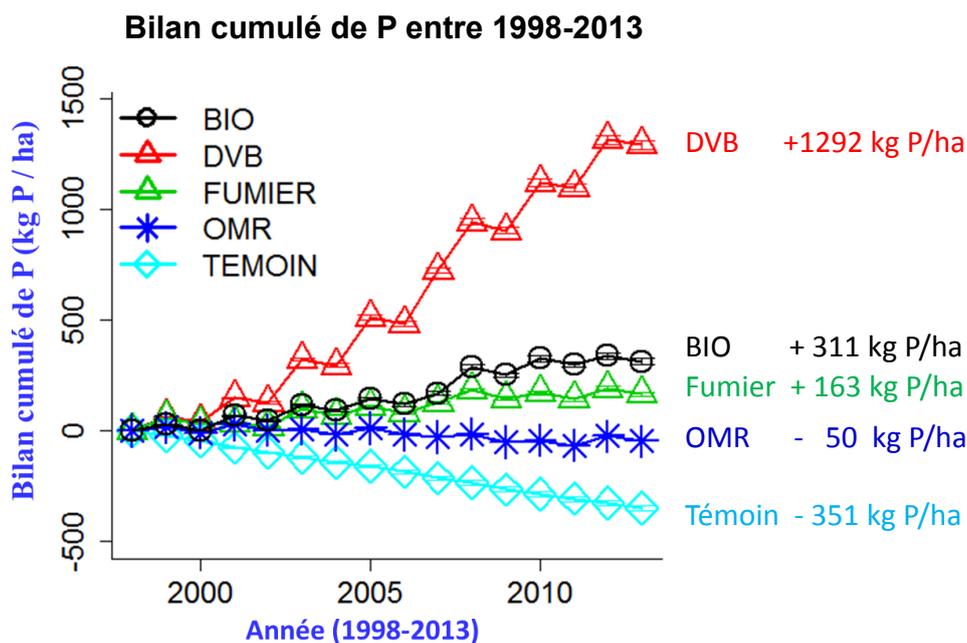
### **iii) Etude de l'effet de l'épandage répété de produits résiduaux organiques sur le cycle du P dans les agrosystèmes.**

Les produits résiduaux organiques (PRO), recouvrent un ensemble hétérogène de produits comme les effluents d'élevage et les engrais de ferme, les boues issues du traitement des eaux usées urbaines ou industrielles, les composts urbains et autres déchets verts (Houot et al. 2009). Les PRO représentent depuis quelques années le premier gisement de phosphore en France puisque le gisement de P contenu dans les engrais de ferme représente à lui seul plus ou moins 60% du P épandu en France. Cependant l'épandage des PRO en Agriculture reste encore limité (Senthilkumar et al. 2012a). La valorisation du P des PRO en agriculture est un enjeu fort pour le recyclage du P, pour accroître le degré de fermeture du cycle biogéochimique du P à des échelles globales et réduire le recours et la dépendance vis-à-vis des engrais minéraux (Stutter et al. 2012).

L'absence ou le peu de références agronomiques constitue un frein à l'épandage de PRO. La valeur agronomique du P est méconnue pour de nombreux produits (Pellerin et al. 2009). De plus, lorsqu'elle a été étudiée, les résultats sont parfois d'une grande variabilité pour un type de produits donné. Ce manque de références et cette incertitude peuvent conduire soit à des apports excédentaires de P lorsque la disponibilité du P est sous-évaluée, soit à des apports insuffisants pour entretenir le statut phosphaté du sol si le coefficient de disponibilité est surestimé. Actuellement, les épandages des effluents d'élevage sont raisonnés sur la base de leur teneur en azote (< 170 kg azote organique/an) alors que ceux de boues de stations d'épuration des eaux usées (STEP) le sont sur la base de leur teneur en carbone (< 30 t carbone/ha sur 10 ans). Dans les deux cas, l'application de la réglementation conduit à apporter au sol des quantités de phosphore supérieures aux exportations par les récoltes avec pour conséquence une élévation du statut phosphaté et une augmentation des risques de sorties vers les eaux de surface et de déclenchement du phénomène d'eutrophisation. Il est probable qu'à l'échéance de quelques années (c'est d'ailleurs déjà le cas dans quelques départements), l'épandage de PRO soit raisonné/règlementé sur la base de leur teneur phosphore. Cela suppose de connaître le devenir du P des PRO apporté au sol et notamment sa contribution à la disponibilité et à la nutrition P des cultures. Cette question a motivé le sujet de la

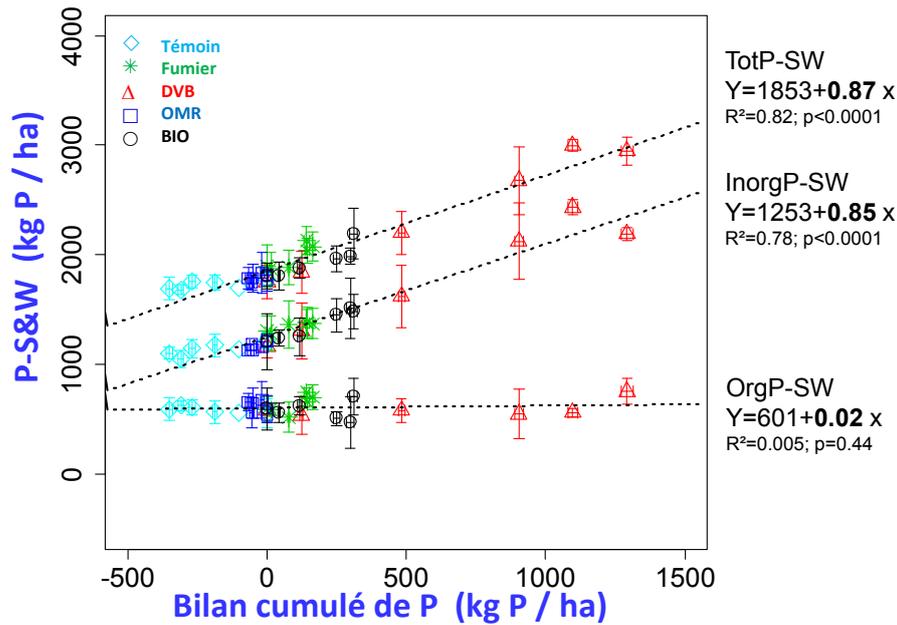
thèse de R Lauerjon cofinancée par l'ADEME et le département Environnement et Agronomie de l'INRA. Les objectifs sont i) de quantifier l'ensemble des flux à l'échelle parcellaire, ii) d'analyser l'évolution des stocks de P total, P-organique et P disponible après l'épandage de différents types de PRO et iii) étudier les relations entre le bilan de P et l'évolution des stocks de P dans le sol. L'étude a été conduite sur le dispositif QualiAgro du SOERE PRO (Michaud et al. 2013) cultivé depuis 1998 avec une rotation maïs-blé. QualiAgro est implanté sur un sol de texture limono-argileuse, décarbonatée et neutre (pH=7.1). Les deux sous-essais l'un recevant une fertilisation azotée raisonnée (Nopt) et l'autre recevant une fertilisation azotée faible (Nfai) ont été étudiés. Chacun comprend cinq traitements répétés 4 fois: un témoin sans fertilisation P (OP), un fumier de bovin (FUM), un compost de déchets verts plus des boues de station d'épuration urbaine (DVB), un compost de biodéchets (BIO) issu du compostage d'un mélange de la fraction fermentescible des ordures ménagères et de déchets verts, un compost d'ordures ménagères résiduelles (OMR). Ces produits sont épandus tous les 2 ans à une dose de 4 t C ha<sup>-1</sup> (soit 15-20 t MS ha<sup>-1</sup>). Les flux entrants de P associés aux épandages et les exportations de P avec les récoltes sont calculés en multipliant les flux de matière par leur teneur en P. Les stocks de P dans le sol sont mesurés dans la couche labourée échantillonnée tous les 2-4 ans.

Les teneurs en P total des PRO varient entre 3.5 g P kg<sup>-1</sup> (OMR) à 13 g P kg<sup>-1</sup> (DVB). En moyenne tous les produits contiennent du P essentiellement sous forme inorganique (82%) (Damar et al. 2015). Le P organique des PRO mesuré par la méthode Saunders and Williams (1955) ne représente que 18% du P total. Ces teneurs en P expliquent les grandes différences de bilan cumulés de P (Apports-Exportations) entre les traitements. Après 15 ans, le bilan est fortement positif pour le traitement DVB (+1292 kg P), légèrement positif pour le fumier et le biodéchet, quasi nul pour OMR et négatif pour le témoin (Figure 27).



**Figure 27** Bilan cumulé de P (apports-exportations) entre 1998 et 2013 sur le dispositif QualiAgro en fonction des traitements (Lauverjon et al. 2014).

En considérant l'ensemble des traitements, il existe une relation entre le bilan cumulé de P sur 15 ans et l'évolution des stocks de P dans la couche labourée (Figure 28). 87% de la variation du stock de P total du sol sont expliqués par le bilan cumulé de P. Les 12% restants sont liés aux hypothèses simplificatrices faites pour le calcul du bilan. En effet le prélèvement faible sous l'horizon labouré, les faibles pertes de P par érosion ou transfert vertical ont été négligés dans ce calcul du bilan. La variation de P total est associée principalement à la variation du stock de P inorganique, tandis que le stock de P organique n'explique que 2% du bilan cumulé de P. Cette stabilité du stock de P organique du sol, malgré des bilans de P parfois très élevés (DVB) indique que les formes de P organiques dans les produits sont facilement minéralisables et influencent peu quantitativement le stock de P organique stable du sol (sous forme de phytate) sur le long terme (Condrón and Tiessen 2005).



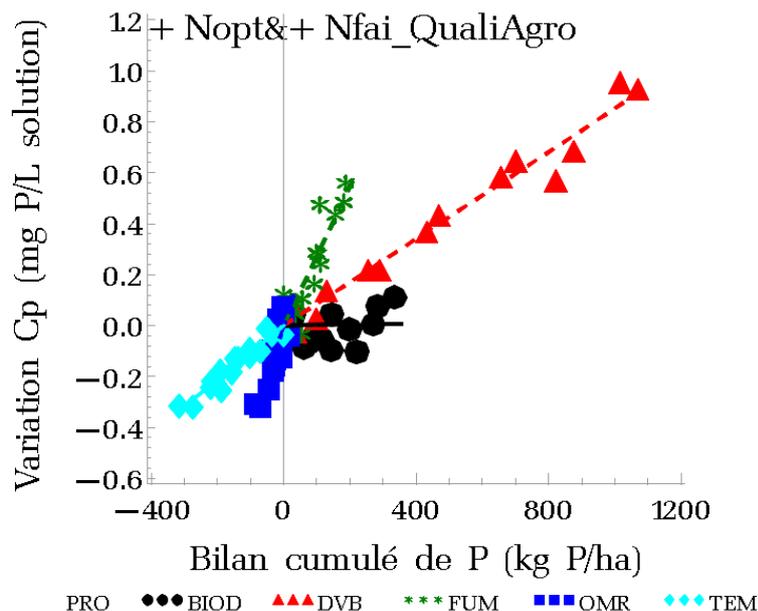
**Figure 28** Evolution des stocks de P total, P inorganique et P organiques dans la couche labourée (0-28 cm) en fonction du bilan de P entre 1998 et 2013 sur le dispositif QualiAgro (Damar et al. 2015).

L'abaissement de la concentration en ions phosphate dans la solution du sol ( $C_p$ ) dans le traitement TEM est de  $1.07 \cdot 10^{-1} \text{ (mg P L}^{-1}\text{)(kg P ha}^{-1}\text{)}^{-1}$ . La variation de  $C_p$  avec le bilan cumulé de P (pente de la relation entre la variation de  $C_p$  et le bilan) diffère suivant les amendements (Figure 29). Cette pente est plus élevée pour le FUM et OMR, plus faible pour le DVB et nulle pour BIOD. Les différences de pente résultent des effets combinés d'une part de la disponibilité du P apporté par les composts urbains et fumier et, d'autre part, des modifications de la répartition des ions phosphates entre la solution et la phase solide du sol. Pour le calcul du bilan de P, la teneur en P total du produit est prise en compte. Ces résultats montrent qu'une fraction seulement du P de ces produits est disponible. Par exemple pour le traitement BIOD, malgré un bilan positif,  $C_p$  reste quasiment inchangée. La présence de P minéral sous forme apatitique et de phosphate amorphe de calcium dans les ordures ménagères dont la solubilité dépend du pH pourrait expliquer ce résultat (Frossard et al. 2002).

Les différents amendements ont conduit à des changements significatifs des propriétés physico-chimiques du sol (pH, teneur en matière organique, CEC et cations échangeables) alors que les teneurs en oxyhydroxides de fer et d'aluminium sont

restées inchangées. Ces variations expliquent en partie les modifications de la répartition des ions phosphate entre la phase solide et la solution (Lauverjon et al. 2016 soumis à Geoderma). Les mesures des cinétiques de Freundlich sur les échantillons de sol prélevés en 2011 montrent que les quantités d'ions phosphate diffusibles (quels que soient  $C_p$  et le temps considérés) se classent ainsi : DVB>OMR>FUM>BIOD>TEM. Les réactions rapides de réapprovisionnement de la solution (associées à des réactions de surface et expliquées par le paramètre  $v$  de la cinétique de Freundlich) sont augmentées en moyenne de +30% dans les sols amendés par rapport au témoin. Nous avons trouvé une forte corrélation entre l'augmentation de ces réactions rapides et les modifications de pH et de CEC. En revanche, les réactions lentes (évaluées sur des temps longs) sont augmentées uniquement dans le traitement DVB (+45% si on considère des périodes d'un an pour le transfert phase solide-solution). Nous n'avons pas pu mettre en évidence de corrélation forte entre les modifications des réactions lentes et les propriétés physico-chimique du sol mesurées.

Au total ces travaux montrent, que le P des PRO est une source efficace de P pour les cultures. Les effets d'amendement de PRO sur la disponibilité en P dépendent des quantités épandues, de la spéciation du P dans les produits et des modifications induites des propriétés du sol par ces apports. Comme pour le cas de la fertilisation minérale, le modèle CyP pourrait être appliqué dans le cas de l'épandage de PRO, à condition de connaître la spéciation du P des produits (afin d'en déduire la fraction de P disponible à prendre en considération pour le calcul du bilan) et de rendre compte des modifications induites des propriétés de transfert du P à l'interface phase solide-solution. L'établissement de fonction de pédotransfert reliant les paramètres de la cinétique de Freundlich aux caractéristiques physico-chimiques du sol devrait permettre de rendre compte des résultats observés sur les essais au champ pour différents types de sols et sur le long terme.



**Figure 29** Relation entre la variation de la concentration en ions phosphate mesurée dans la couche labourée et le bilan cumulé de P (apports-exportations) sur le dispositif QualiAgro pour le témoin et les apports de compost de Biodéchets (BIOD), de déchets verts plus boues (DVB), d'ordures ménagère (OMR) et de fumier (FUM) (Lauverjon et al. 2014).

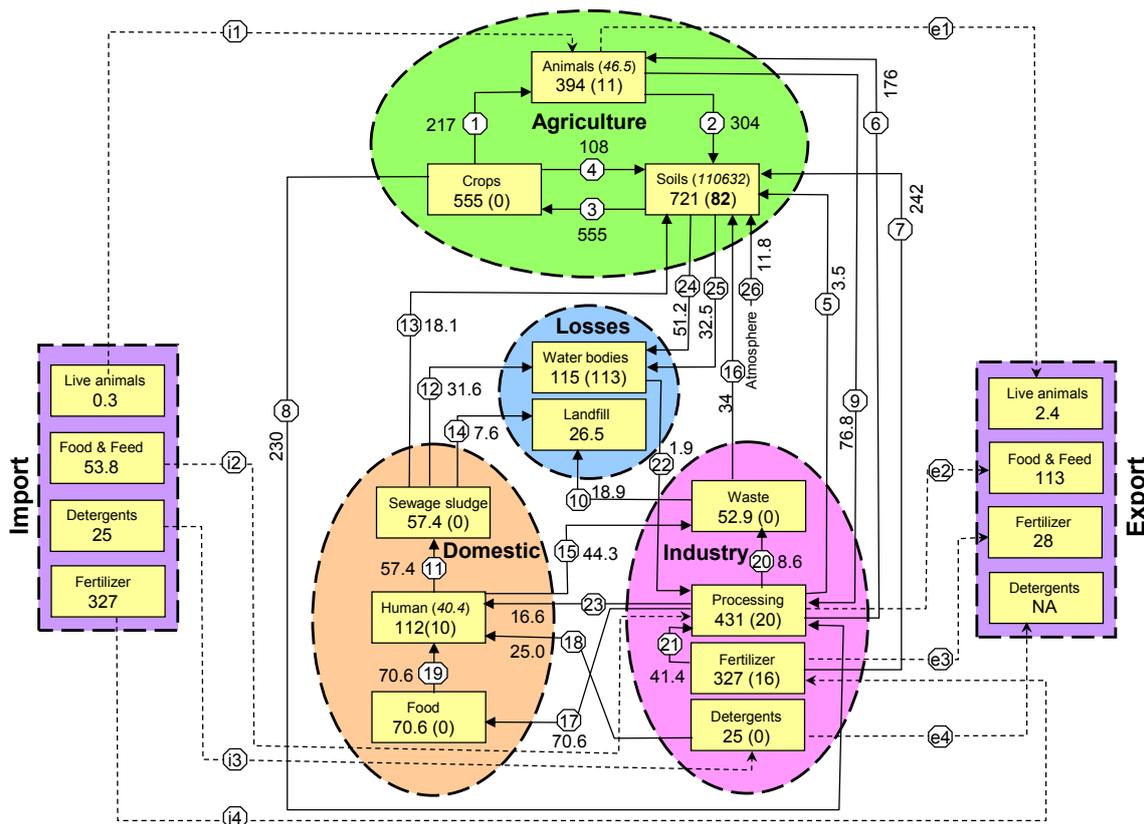
### b) Quantification des flux de phosphore à l'échelle nationale

Avec l'initiation du programme de recherche de T Nesme et en collaboration avec S Pellerin, j'ai co-encadré le postdoc de K Senthilkumar. Les objectifs étaient de quantifier les stocks et flux de P, et identifier leurs déterminants à une échelle plus large que la seule sphère agricole. En effet les flux de P dans les systèmes agricoles dépendent des pratiques mais sont aussi dépendant des flux d'échanges de matières et produits entre les différents acteurs économiques à différentes échelles emboîtées du territoire à l'échelle globale. Ce projet s'inscrit dans l'évaluation du degré de bouclage du cycle du P et l'identification des marges de progrès pour limiter les pertes de P et la dépendance aux engrais minéraux et donc d'améliorer le recyclage du P. Nous avons ainsi dressé pour la première fois le bilan et la quantification des flux de P à l'échelle de la France (Senthilkumar et al. 2012a). La quantification a porté sur les flux entre les sols, les cultures, les animaux d'élevage (sphère agricole), le secteur industriel (transformations, engrais, détergents), la sphère domestique (hommes, alimentation, eaux usées), les milieux aquatiques, les importations et les exportations (Figure 30). Les sols sont considérés à la fois comme le point de départ du cycle du P, et comme un puits. Nous avons exploité les bases de données

de statistiques nationales sur les flux de matière et les teneurs moyennes en P des produits issues de la littérature.

Le calcul du bilan global montre que sur la période 2002-2006, les sols français ont reçu en moyenne 770 kt P par an, dont 40% sous forme de déjections animales, 37% sous forme d'engrais, 15% de résidus de culture et 6% de compost. Réciproquement, les sols ont fourni 622 kt de P par an correspondant au prélèvement par les végétaux notamment. Ceci aboutit à un accroissement de stock dans les sols de 148 kt de P  $\text{an}^{-1}$ , soit **+4 kg de P  $\text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$** . Cet accroissement de stock était de 17 kg de P  $\text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$  en 1990. Le flux entrant dans l'alimentation humaine est de l'ordre de 78 kt de P  $\text{an}^{-1}$  dont la moitié environ quitte la sphère domestique sous forme de déchets. Les émissions dans les eaux usées, résultant des excréments humains et de l'usage des détergents, représentent 85 kt de P  $\text{an}^{-1}$ , dont seulement 30% seraient captés dans les boues de station d'épuration. Au final, si l'ensemble de ces boues et des déchets étaient recyclés en agriculture (ce qui pose d'autres problèmes sanitaires et sociaux), cela représenterait l'équivalent de 31% de la consommation annuelle d'engrais phosphatés.

La France importe 318 kt de P  $\text{an}^{-1}$  sous forme d'engrais. A cela s'ajoutent les importations de P sous forme de produits agricoles (essentiellement des tourteaux issus d'Amérique du Sud, destinés à l'alimentation animale), eux-mêmes consommateurs d'engrais phosphatés dans une proportion plus difficile à estimer. Par ailleurs, la France exporte de l'ordre de 120 kt de P  $\text{an}^{-1}$ , essentiellement sous forme de céréales.



### Schéma conceptuel des flux de Phosphore à l'échelle de la France

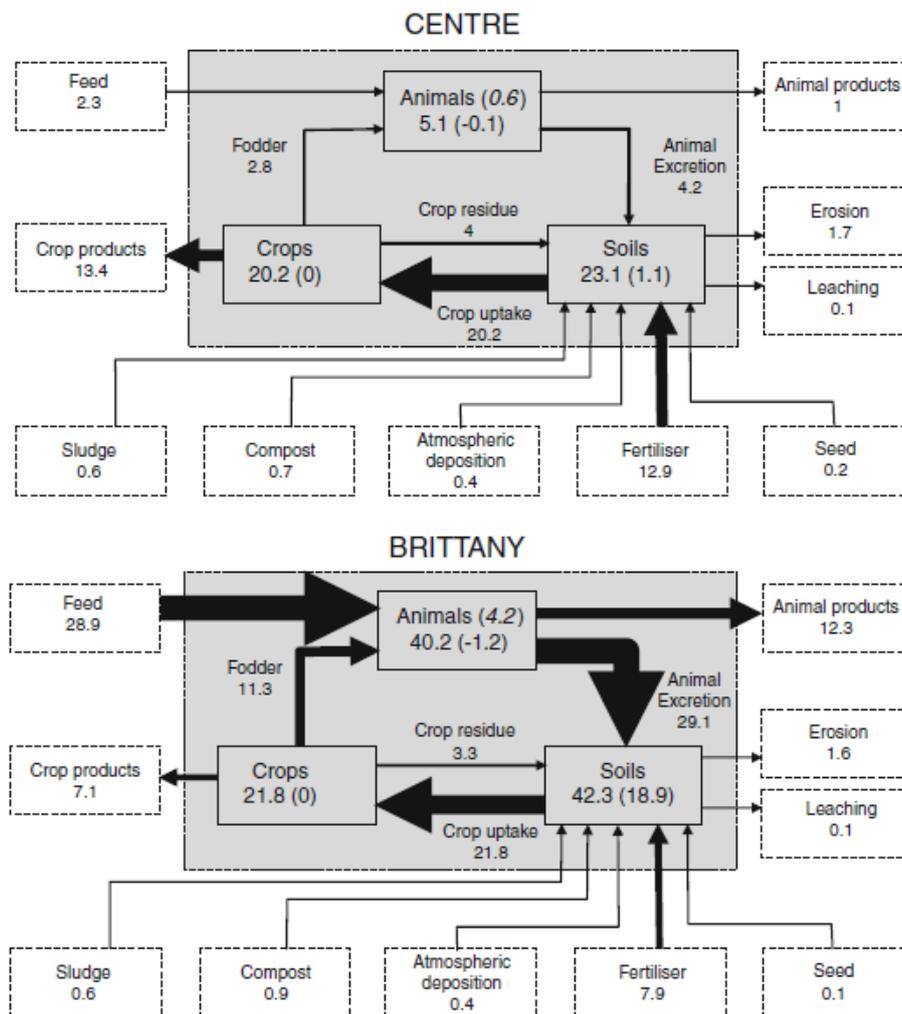
- |   |   |                           |  |
|---|---|---------------------------|--|
| 1. Prélèvement des cultures                       | 2. Résidus de culture                         | 3. Fourrages              | 4. Excréments animaux                    |
| 5. Produits végétaux récoltés (hors fourrages)    | 6. Produits animaux                           | 7. Semences végétales     | 8. Alimentation animale (hors fourrages) |
| 9. Engrais  | 10. Alimentation humaine                      | 11. Biens manufacturés    |  |
| 12. Déchets des industries cipeaux épandus        | 13. Co-produits industriels                   | 14. Déchets municipaux    | 15. Composts de déchets municipaux       |
|   | 16. Enfouissement de déchets (y c cendres)    | 17. Détergents            |  |
| 18. Eaux usées                                    | 19. Composts de boues de stations d'épuration |                           |  |
| 20. Incinération de boues de stations d'épuration | 21. Rejets d'eaux traitées                    | 22. Produits de la pêche  |  |
| 23. Pertes par érosion et ruissellements          | 24. Pertes par lessivage                      | 25. Dépôts atmosphériques |  |

**Figure 30** Schéma conceptuel des flux de phosphore à l'échelle de la France entre 2002 - 2006. Les chiffres sont les flux annuels (kt P an<sup>-1</sup>), les chiffres entre parenthèses sont les bilans annuels, les chiffres en italiques sont les stocks en kt P. Adapté d'après Senthilkumar et al., 2012

Ce travail permet d'évaluer le degré actuel d'autonomie du pays vis-à-vis de la ressource en P et d'identifier des pistes pour un meilleur recyclage en considérant l'ensemble des secteurs de l'économie concernés. Si ce recyclage est relativement important à l'échelle du pays, il masque de fortes disparités régionales dues à la spécialisation des bassins de production agricole (Figure 31). Dans les régions de grandes cultures (Région Centre par ex.), le bilan des sols tend à l'équilibre (+1 kg P ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup>) et les exportations reposent sur le recours massif aux engrais de synthèse. Dans les régions d'élevage (la région Bretagne par ex.) le bilan P des sols

reste très positif (+19 kg P ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup>). Les entrées de P sont composées à 20% d'engrais de synthèse et à 74% d'aliments pour les animaux. Dans ce cas même sans l'utilisation d'engrais de synthèse, le bilan des sols resterait positif (Senthilkumar et al. 2012b).

Nous avons ainsi chiffré l'ensemble des flux de P, identifié les principales voies de fuite de P et les boucles de recyclage interne. Il existe des opportunités d'accroître l'efficacité du recyclage du P en circulation, mais ces solutions doivent intégrer la structuration des flux à différentes échelles, la spécialisation des territoires et les enjeux socio-économiques.



**Figure 31** Stocks de P (italique), flux et bilans (valeurs entre parenthèses) calculés pour une région à dominante de grandes cultures (Région Centre) et une région d'élevage (Bretagne). Valeurs en kg P ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> moyenne entre 2002-2006.

## 3<sup>EME</sup> PARTIE : PROJET SCIENTIFIQUE

*Mon projet scientifique reste centré sur la modélisation du transfert sol-plante des éléments minéraux avec trois priorités.*

---

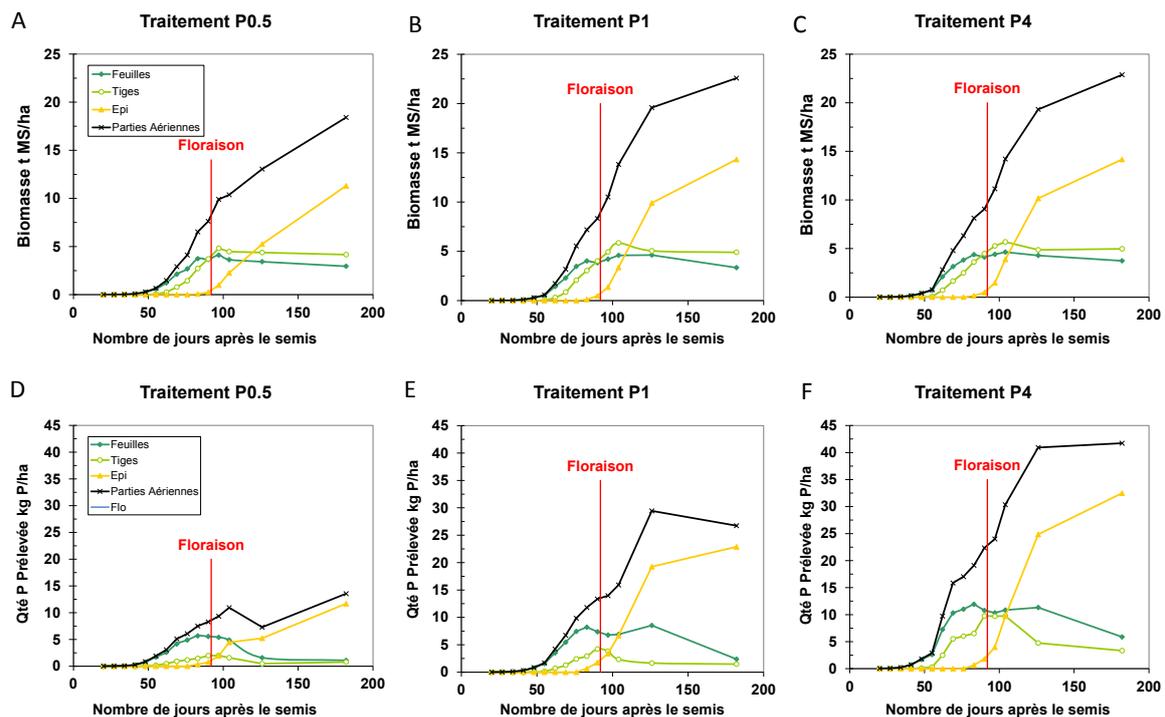
### 1. POURSUITE DU DEVELOPPEMENT DU MODELE DE TRANSFERT SOL-PLANTE

---

Je souhaite poursuivre le développement du modèle FUSSIM en intégrant des processus nécessaires pour élargir la gamme spatio-temporelle d'application du modèle. Actuellement les principales limites sont i) qu'il simule le prélèvement et la croissance uniquement jusqu'à la floraison et il ne permet pas de prédire l'impact sur les rendements ; ii) l'intégration des processus rhizosphériques (Hinsinger 2001) autres que l'abaissement de la concentration en P dans la solution du sol et le réapprovisionnement par diffusion à partir du P inorganique est encore limitée.

#### **a) Simulation de la croissance et de l'accumulation de P post-floraison**

Concernant la simulation post-floraison, il est difficile d'établir un lien direct entre le prélèvement de P et le rendement. En effet plusieurs travaux ont démontré que les quantités de P accumulées dans les grains sont largement suffisantes pour assurer le fonctionnement cellulaire et le rendement grain n'est donc pas limité par P (Raboy 2009; Batten et al. 1986). Les résultats expérimentaux montrent que les cinétiques d'accumulation du P sont peu affectées par la disponibilité en P (Figure 32). Les vitesses maximales de prélèvement correspondent aux périodes de croissance maximales avant la floraison jusqu'au développement des grains. En revanche l'intensité d'accumulation du P est fonction de la disponibilité du P avec une période sensible en début de cycle liée à l'enracinement (Figure 21). Le prélèvement de P se poursuit pendant la phase de remplissage des grains, mais l'intensité de ce prélèvement est conditionnée par la disponibilité en P du sol. Le P accumulé dans les grains sous forme de phytate est issu du prélèvement et de la remobilisation du P depuis les feuilles sénescentes et les autres tissus (tiges et racines).



**Figure 32** Cinétiques d'accumulation de la biomasse (graphes A; B; C) et de phosphore (graphes D; E; F) dans les feuilles, les tiges, l'épi et les parties aériennes mesurées sur une culture de maïs en 2005 pour 3 niveaux de disponibilité en P du sol (Essai de longue durée de Pierroton).

Pour modéliser le prélèvement de P post-floraison, il faut donc d'une part définir une fonction de demande en P des grains et d'autre part évaluer la contribution relative de la remobilisation et du prélèvement de P. Compte-tenu de la grande variabilité des teneurs en P des grains sans réponse en terme de rendement, il n'est pas possible d'établir directement une teneur en P critique des grains dans les gammes de disponibilité en P du sol bien pourvu à légèrement limitant. D'après Rose et Wissuwa (2012) l'indice de récolte (Biomasse grain/biomasse aérienne à maturité, HI pour Harvest index) des plantes à croissance déterminée est étroitement corrélé au ratio biomasse en grain sur quantité de P dans les parties aériennes à maturité (PER P-efficiency ratio). Cette relation si elle est vérifiée sur les jeux de données de mesures réalisées sur le réseau d'essai de longue durée de fertilisation P, pourrait servir d'hypothèse de base pour simuler le remplissage des grains en matière sèche et en phosphore.

Je propose de simuler la croissance en biomasse des grains suivant le formalisme

utilisé dans STICS (Brisson et al. 1998), c'est-à-dire de prédire la production de biomasse totale (en fonction du PAR incident et de la surface verte foliaire) et appliquer un indice de récolte qui évolue linéairement depuis la floraison jusqu'à la maturité pour simuler la cinétique de croissance des grains.

En utilisant la corrélation entre l'indice de récolte et le PER, la demande en P total post-floraison pourrait être ainsi simulée :

$$HI = \frac{Biomasse\ Grain}{Biomasse\ aérienne} = \alpha \frac{Biomasse\ Grain}{Quantité\ P\ aérienne} = \alpha PER$$

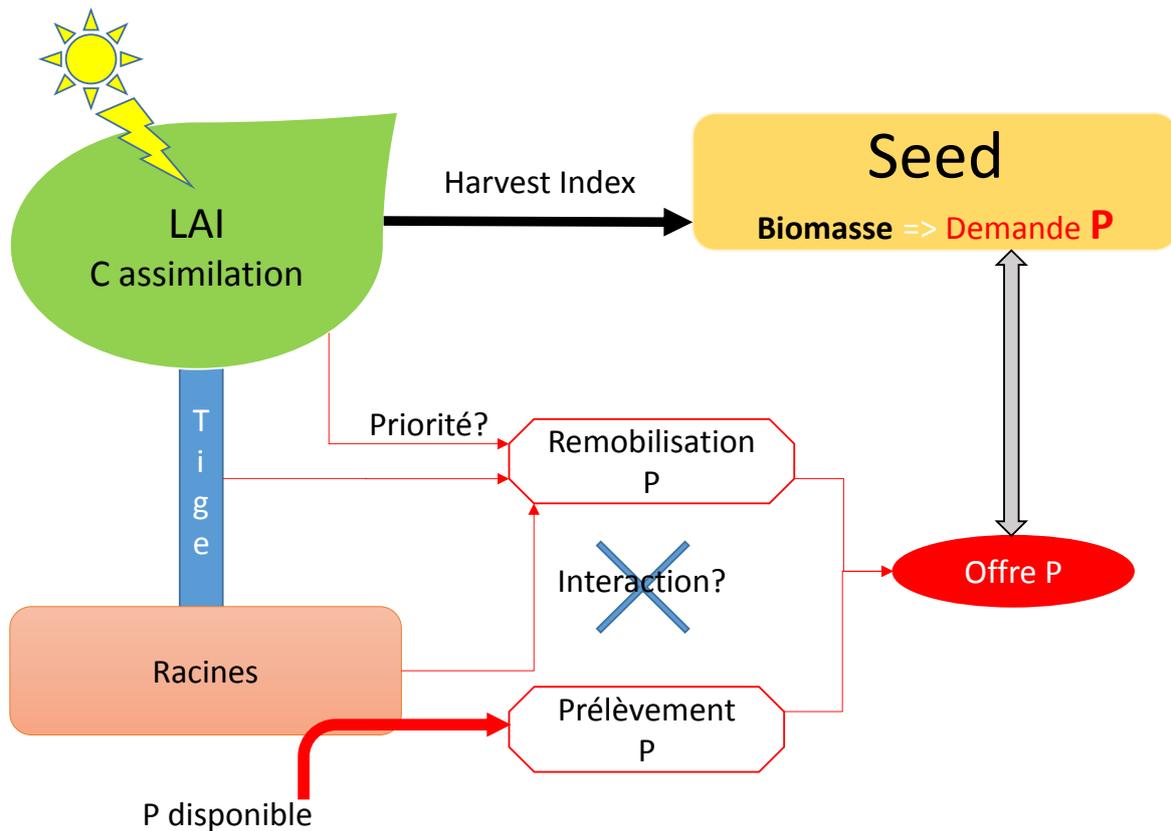
$$\Rightarrow Demande\ en\ P = \frac{\alpha\ Biomasse\ Grain}{HI}$$

Après la floraison la croissance foliaire et des tiges est quasi nulle. La demande en P total ainsi calculée correspondrait donc à la demande en P des grains.

La remobilisation du P des feuilles sénescentes est un processus important d'allocation du P vers les grains. Sur le blé, plus de 60% du P du grain est issu de la remobilisation du P (Dordas 2009). Chez les espèces adaptées aux milieux extrêmes 85-95% du P foliaire peut-être remobilisé (Stigter and Plaxton 2015). La fertilisation en P retarde la sénescence et diminue la retranslocation du P foliaire vers les grains. Les processus physiologiques associés à la remobilisation du P des feuilles sénescentes sont le catabolisme des macromolécules, des lipides et d'autres pools de P. Plus de 50% du P dans les cellules foliaires se trouve dans les acides nucléiques (dont 80% sous forme d'ARN). Lors de la sénescence l'activité ARNase est stimulée et libère du Pi. De même les phospholipases sont stimulées et dégradent les membranes en libérant du Pi depuis les glycerophospholipides. L'activité phosphatase est également stimulée (hydrolyse des phosphates monoesters et phosphoanhydrides). Il a également été montré que la synthèse de transporteurs du Pi était stimulée facilitant l'exportation et l'assimilation du P dans les grains (Stigter and Plaxton 2015). Cependant les interactions entre le prélèvement de P post-floraison et les processus de sénescence et remobilisation du P vers les grains sont mal compris et donc difficiles à prédire sur des bases mécanistes.

Pour lever ce verrou, je propose une approche par modélisation combinée à une

approche expérimentale pour vérifier des hypothèses sur la contribution relative du prélèvement de P et de la remobilisation pour satisfaire la demande en P des grains. La Figure 33 est une représentation conceptuelle de l'évolution du module écophysologique de FUSSIM pour la période post-floraison. A partir du module FUSSIM d'interception racinaire et de la disponibilité en P du sol il est possible de simuler le prélèvement potentiel sous l'hypothèse zéro-sink. Concernant la remobilisation du P, des cinétiques de sénescence foliaire pourraient être testées. La confrontation de l'offre potentielle en P (prélèvement potentiel + sénescence-remobilisation) avec la demande en P des grains permettra de déterminer si elle peut être satisfaite ou pas. Si l'offre est supérieure à la demande, le prélèvement et la remobilisation seront ajustés à la demande en réduisant prioritairement la sénescence. Si la demande en P est supérieure à l'offre en P, le prélèvement étant maximal, nous pouvons faire l'hypothèse que la sénescence foliaire sera accélérée. *Via* ces interactions sur les vitesses de sénescence, le prélèvement de P post-floraison aura également des effets indirects sur l'assimilation de C post-floraison et donc le rendement. A noter également que l'accumulation de P à la floraison est une variable importante pour la remobilisation potentielle du P. La formalisation de ce schéma conceptuel sous forme de modèle numérique est assez proche de celle que j'ai développé récemment en collaboration avec S. Brunel pour prédire l'assimilation et la remobilisation du Soufre chez le colza (Brunel-Muguet et al. 2015).



**Figure 33** Schéma conceptuel proposé pour simuler l'allocation du P prélevé et la remobilisation du P en relation avec la croissance en biomasse des grains.

Parallèlement à cette démarche de modélisation, des expérimentations seront conduites pour évaluer ce corpus d'hypothèse issu de l'analyse de la bibliographie. Notamment il me semble important de vérifier expérimentalement si l'accumulation du P dans les grains est régulée par la source en P ou la force de puits des grains. Un des moyens est de manipuler la force de puits (par exemple en réduisant le nombre de grains à la floraison) et/ou l'offre en P (apport de P au stade floraison, différents niveaux de P disponibles pendant la phase végétative) et mesurer la réponse en termes de croissance et d'accumulation de P dans les grains. L'utilisation du traçage isotopique du P prélevé anté- ou post-floraison est également envisageable pour quantifier ces flux comme nous l'avons fait sur les stades précoces (Thèse de Nadeem en 2011).

Pour mettre en œuvre ce projet, j'envisage de proposer un sujet de thèse. Des jeux

de données déjà acquis au champ pourront être exploités et complétés par les expériences ci-dessus. Des échanges avec T Rose (Australie), M Wissuwa (JIRCAS), J Hammond (Reading, UK) m'ont déjà permis de progresser sur la formulation de ce projet. Des collaborations avec des équipes traitant de ces questions pour l'azote (C. Salon, AS Voisin UMR Agroécologie ; C Richard-Molard, B Andrieu UMR ECOSYS), le soufre (S Brunel, EVA Caen) ou des éléments trace (par ex. le Cd) pour lesquels le concept de demande n'est pas directement applicable (C. Nguyen, JY Cornu) me permettront de comparer les formalismes et spécifiques suivant les éléments. L'objectif étant de les inclure dans une plateforme commune qui pourrait être STICS et aborder les questions d'interactions entre C, N, P et d'autres éléments.

### **b) Simulation de processus rhizosphériques en relation avec fonctionnement de la plante entière**

Les processus rhizosphériques sont souvent représentés de façon très simplifiée voire négligés dans les modèles de transfert sol-plante des éléments minéraux. Ces choix de simplification sont généralement motivés par le domaine d'application du modèle recherché. Par exemple dans les agrosystèmes Français, les niveaux de disponibilité en P du sol sont globalement élevés ou modérément faibles. Dans ce contexte les processus dominants de fourniture en P vers la racine sont l'abaissement de concentration en P à la surface de la racine et le réapprovisionnement par diffusion (Barber 1984). Ces modèles sont mis en défaut lorsqu'ils sont appliqués sur des sols pauvres en Pi et/ou lorsque la contribution du P organique au prélèvement devient importante (Hinsinger et al. 2011). Dans un contexte d'économie de la ressource en Pi et le recyclage accru des produits organiques en agriculture, il est important que le modèle de transfert sol-plante de P puisse prédire correctement les effets des processus rhizosphériques sur le prélèvement dans ces situations.

De nombreux travaux conduits à l'échelle de la rhizosphère ont permis d'identifier les processus biotiques et abiotiques (Figure 4) qui peuvent influencer la disponibilité du P (Hinsinger et al. 2015; Richardson et al. 2011). Des modèles géochimiques intégrant des processus de minéralisation/immobilisation du P organique, de modification de la composition physico-chimique de la solution du sol sous l'action de la racine (variation pH, prélèvement multi-élémentaire, exsudation...) sont maintenant

disponibles (Devau et al. 2010). Néanmoins la difficulté pour les intégrer pour faire des prédictions au champ est le paramétrage de ces processus.

Pour aborder cette question je propose d'intégrer dans FUSSIM des fonctions agrégatives de ces processus fins rhizosphériques sans les simuler explicitement. Par exemple à partir du modèle MIN3P (F Gerard Eco&Sol), il est possible de simuler des fonctions rendant compte de l'effet d'une modification du pH rhizosphérique sur la disponibilité en P en considérant l'ensemble des processus géochimiques rhizosphériques. Ces fonctions peuvent être appliquées dans le module de prélèvement de FUSSIM pour simuler par exemple les modifications de la disponibilité locale en P associées aux variations de pH. Cette démarche pourrait être appliquée pour tester les autres processus rhizosphériques dans le cadre du fonctionnement de la plante entière.

Parallèlement, il me semble stratégiquement important d'insérer les modules de FUSSIM dans la plateforme SolVirtuel pour i) faciliter sa diffusion et son utilisation et ii) pouvoir coupler le modèle de transfert sol-plante du P avec d'autres modèles déjà existants de transfert hydrique, de dynamique de la matière organique, de N... qui vont interagir sur la disponibilité du P et le prélèvement.

Ce travail nécessite de connaître parfaitement les processus modélisés, les hypothèses associées pour aborder la question difficile du changement d'échelle. Je pense que cette réflexion peut être conduite avec un postdoc, en collaboration avec les collègues d'Eco&Sol et de la Plateforme SolVirtuel. Au niveau international l'équipe Allemande d'A Schnepf traite également de ces questions de couplage de processus à différentes échelles dans les modèles de transfert sol-plante des éléments et pourrait contribuer à ce projet.

---

## 2. APPLIQUER LE MODELE DE TRANSFERT SOL-PLANTE POUR ELABORER ET TESTER DES SCENARIOS POUR AMELIORER L'EFFICIENCE D'ACQUISITION ET D'UTILISATION DU P

---

L'amélioration de l'efficacité d'utilisation de la ressource en P est un enjeu majeur (Reijnders 2014; Simpson et al. 2011). Sachant qu'il n'existe pas de substitut pour la nutrition des plantes, les options sont limitées. Une possibilité est de repenser le cycle de vie des produits agricoles par exemple par le compostage des déchets organiques ménagers qui permet de recycler le P sur les sols agricoles. Une autre approche est de tenter d'améliorer l'efficacité des apports d'engrais phosphatés (Simpson et al. 2011). Actuellement, en moyenne seulement 15% du P apporté est utilisé par la culture en cours. Les 85% restants sont sorbés sur le sol et augmentent le stock de P du sol et ainsi les risques de pertes vers l'environnement (érosion, lessivage, lixiviation, écoulements superficiels ou en sub-surface) en fonction des caractéristiques locales. D'après l'analyse de la littérature (Richardson et al. 2011; Shen et al. 2011), trois pistes pour améliorer cette efficacité sont envisageables : i) l'optimisation de l'exploration du sol par les racines en modifiant le root/shoot ratio, ou l'architecture racinaire (Lynch and Brown 2008) ou par les racines associées aux mycorhizes (Pandey et al. 2005) en fonction de la répartition spatiale de la disponibilité en P améliorerait l'interception et l'acquisition du P. Elle permettrait ainsi d'abaisser les teneurs critiques en P du sol ; ii) la stimulation des processus rhizosphériques contribuant à la désorption, la solubilisation ou la minéralisation du P du sol permettrait d'augmenter la disponibilité en P au voisinage des racines et donc le prélèvement ; iii) l'amélioration de l'utilisation interne du P par les cultures permettrait d'augmenter les rendements par unité de P prélevé et limiter les exportations de P avec les récoltes.

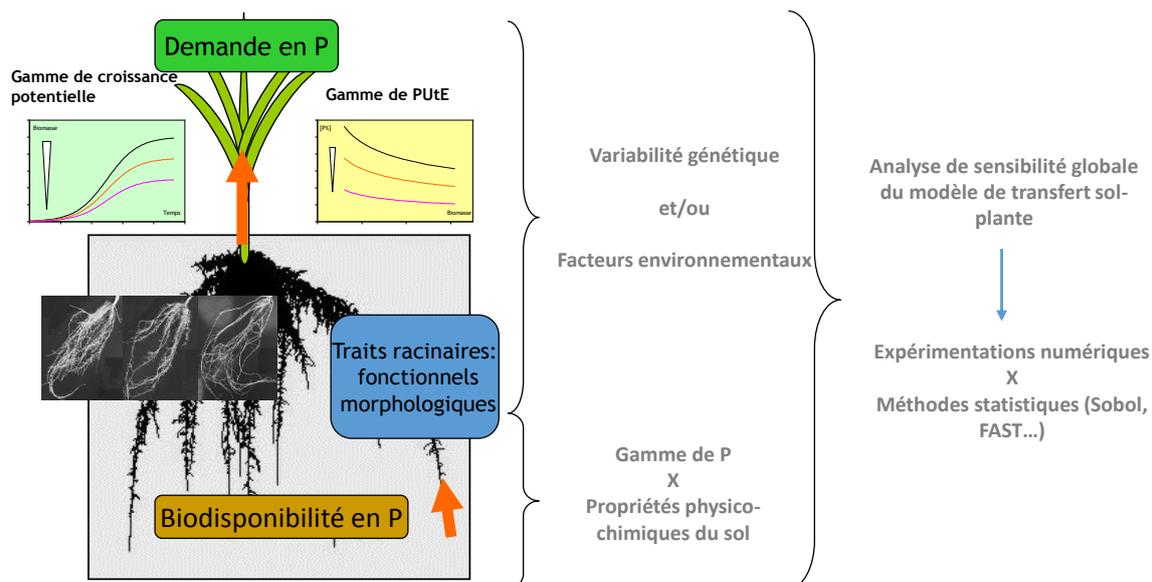
Nous avons montré que les différentes espèces voire les différents génotypes ont des patrons de réponse à une limitation en P communs à l'échelle de la plante entière via la gestion des assimilats carbonés *i.e.*, réduction de la croissance foliaire, augmentation du root/shoot ratio (Mollier and Pellerin 1999), diminution de la densité massique des racines (Fernandez and Rubio 2015) mais les conséquences sur les processus fins à l'échelle des racines peuvent être modulés (Elanchezhian et al. 2015). Par exemple Wang et al. (2015) ont montré en situation de limitation en P

que le colza investit dans l'élongation racinaire et l'exsudation d'acide citrique, que la longueur racinaire de l'orge est réduite mais l'exsudation d'acide malique était stimulée. A l'inverse, chez les pommes de terre l'exsudation d'acides organiques est réduite, mais l'émissions de nouvelles racines est stimulée.

Pour appréhender cette plasticité de la réponse à P et évaluer son efficacité dans différents contextes, la modélisation est l'approche privilégiée. En effet, la modélisation permet de tester des stratégies d'optimisation du transfert sol-plante *i.e.* définition de combinaisons d'idéotypes et de pratiques pour une production durable et limitant les pertes vers l'environnement. Mon projet est d'évaluer les possibilités d'améliorer l'acquisition (PAE P acquisition efficiency) et l'utilisation du P (PutE, P utilization efficiency) en fonction des contextes pédoclimatiques et des pratiques afin de définir des idéotypes voire des assemblages d'espèces combiné avec des stratégies de fertilisation (dose, forme, localisation...) et des modes de conduite des cultures (Figure 34).

Les méthodes numériques d'analyse de sensibilité ciblée sur quelques paramètres ou fonction décrivant un processus et les méthodes d'analyse de sensibilité globale (Saltelli et al. 2006; Saltelli et al. 2008) permettent de répondre à cet objectif. L'analyse de sensibilité globale basée sur l'analyse de la variance est lourde à mettre en œuvre lorsque le nombre de paramètre est important et lorsque certaines variables d'entrée sont fortement corrélées. Ses sorties permettent de classer le poids relatif des paramètres et leurs interactions sur les variables simulées mais leur interprétation et exploitation deviennent complexe lorsque le nombre de paramètres augmente. J'envisage de l'utiliser pour identifier les paramètres qui ont un poids important sur les sorties et focaliser l'effort de mesure de ces paramètres pour minimiser les incertitudes sur les sorties.

Pour la production de connaissances à vocation plus finalisée, je privilégierai l'analyse de sensibilité ciblée sur des combinaisons de quelques fonctions (paramètres) « réalistes » ou « réalisables » dont le choix est fondé sur des connaissances scientifiques et le dialogue avec les partenaires aval. Cette démarche s'apparente à de l'expérimentation numérique.



**Figure 34** Schéma représentant les méthodes d'analyses de sensibilité globale et les expérimentations numériques envisagées pour hiérarchiser les processus et tester des scénarii de pratiques.

Concernant l'acquisition du P, il existe une grande plasticité du système racinaire comme cela a été montré chez le maïs (York et al. 2015). Les pratiques de fertilisation et la sélection basée sur le rendement ont conduit à sélectionner des systèmes racinaires profonds et peu développés. Par simulation, je propose d'explorer cette variabilité des systèmes racinaires à la fois architecturale et fonctionnelle (Elanchezian et al. 2015) en combinaison avec des pratiques comme le niveau et la localisation des apports de P. De même, les racines sont capables de modifier la disponibilité du P dans la rhizosphère et donc le prélèvement. La prise en compte de ces processus dans le modèle de transfert sol-plante permet de cerner les situations où ils ont un poids important. La quantification du poids relatif de ces processus d'exsudation d'acides organiques et de phosphatases et l'activité phytasique des microorganismes du sol par rapport aux adaptations morphologiques du système racinaire moyennant une évaluation des coûts métaboliques pour la plante fournirait des critères pour orienter la sélection d'idéotypes. Par exemple le rendement et le prélèvement de P du soja transformé pour accroître son activité phosphatasique par introduction du gène AtPAP15 isolé sur arabidopsis, ont été augmentés significativement sur un sol pauvre en P au champ (Wang et al. 2009). Par modélisation il sera

possible de préciser les conditions dans lesquelles ce résultat pourrait être extrapolé. Les résultats expérimentaux controversés sur l'importance de ces processus d'exsudation en situation de plein champ pourraient être ainsi ré-analysés. Des explications sur la non augmentation des rendements en situation de faible disponibilité en P de géotypes sélectionnés pour leur capacité accrue d'exsudation (Pandey et al. 2014) pourraient être ainsi réinterprétées.

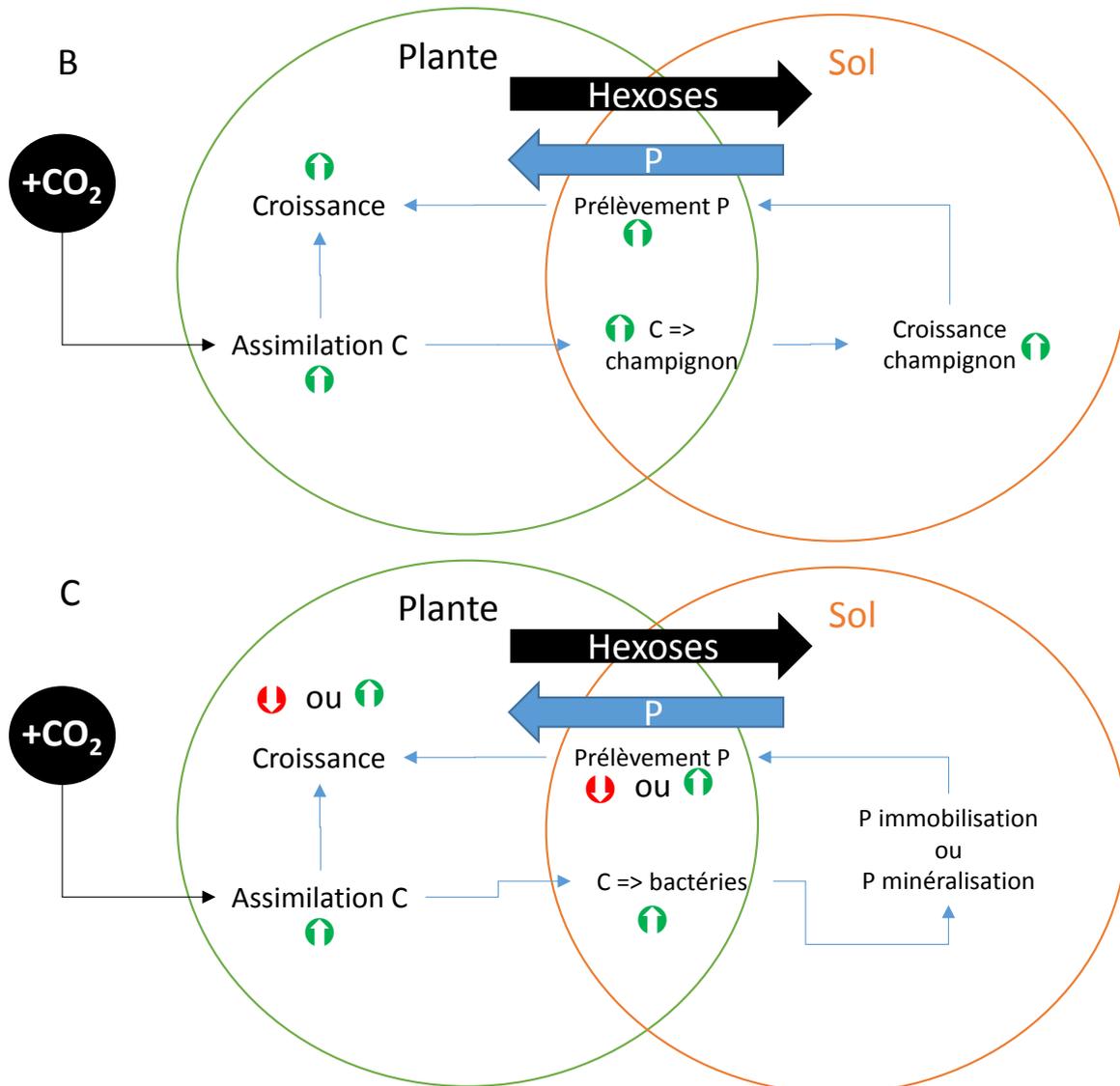
Au total, je fais **l'hypothèse qu'il existe au moins une combinaison optimale entre les traits morphologiques et fonctionnels racinaires, et les pratiques de fertilisation pour l'acquisition du P en fonction des contextes pédoclimatiques qui peut être approchée par la modélisation.** Après évaluation de ces résultats par des expérimentations au champ, ce projet devrait permettre de développer une approche innovante du raisonnement de la fertilisation en P des grandes cultures qui ne serait plus fondée uniquement sur un référentiel expérimental de courbes de réponse à un indicateur de disponibilité en P du sol (généralement une extraction chimique). **Le raisonnement de la gestion du P pourrait être basé sur la recherche de la meilleure combinaison entre le choix de la culture (demande en P, efficacité d'acquisition et d'utilisation), la disponibilité en P du sol (forme, localisation, propriétés physico-chimiques du sol), et la stratégie de gestion et la disponibilité de la ressource en P (engrais minéraux ou organiques, modalités d'apport) en fonction du climat et des autres pratiques qui peuvent influencer le prélèvement (modalité de préparation du sol, fertilisation N...).**

Même si dans cette approche il y a une meilleure prise en compte de la composante biologique du sol notamment du système racinaire, il existe encore trop peu d'études au champ pour intégrer les composantes liées à l'activité microbologique des sols et leur contribution à la nutrition des cultures. Des avancées récentes permettent d'évaluer la biomasse, la diversité génétique et fonctionnelle des microorganismes des sols cultivés (Lemanceau et al. 2014), mais actuellement il n'est pas possible de prédire leur impact sur l'acquisition des ressources du sol.

Le modèle FUSSIM couplant étroitement l'assimilation-répartition du C et du P, il offre la possibilité d'évaluer **l'impact du changement climatique** sur le transfert sol-plante du P. Les effets d'une élévation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique en fonction de la disponibilité en P du sol peuvent ainsi être simulés au moins

à l'échelle parcellaire. Une augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> devrait conduire à une augmentation de la croissance potentielle en biomasse des végétaux et donc à une augmentation de la demande en P (Pandey et al. 2015b; Pandey et al. 2015a; Jin et al. 2015). Dans ce scénario la disponibilité en P du milieu risque de devenir critique. La modélisation associée à l'expérimentation permet d'appréhender et comprendre les interactions entre l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> et la disponibilité en P. En effet, les réponses morphologiques et fonctionnelles aérienne et racinaire observées expérimentalement notamment sur des plantes cultivées avec du sol ne sont pas nécessairement additifs (Figure 35). Une augmentation de l'assimilation et de l'allocation de C vers les racines associée à l'élévation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique devrait se traduire par une augmentation de l'efficacité d'acquisition et d'utilisation du P dans les sols modérément déficients en P. Dans les sols plus pauvres en P, les effets positifs de l'augmentation de l'assimilation de C devraient disparaître. Les résultats rapportés dans la littérature dépendent souvent du stade auquel la réponse est évaluée. La modélisation du transfert sol plante intègre une grande partie des processus susceptibles d'être affectés par ces deux facteurs C et P au niveau de la plante et du sol. Elle permet de mieux prédire les cinétiques de la réponse globale de la plante sur un gradient croisé de disponibilité en P et de niveau d'assimilation de C.

A	Limitation en P	P x CO <sub>2</sub> élevé
Surface foliaire	↓	↓ ou ↔
Biomasse	↓	↑ ou ↔
Root/Shoot ratio	↑ ou ↔	↑
Teneur en P Foliaire	↓	↑ ↓ ou ↔
Prélèvement P	↑	↑ ou ↔
Photosynthèse	↓ ou ↔	↑ ↓
Biomasse racinaire	↑ ↓ ou ↔	↑
Rac. Lat. et poils racinaires	↑	↑
Exsudats rac (ac. Organiques)	↑	↑ ou ↔
Symbiose mycorhizienne	↑	↑ ou ↔
Phosphatases	↑	↑ ou ↓



**Figure 35. a)** Illustration des effets attendus d'une limitation en P seule ou d'une limitation en P en interaction avec une augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique. Adapté de (Pandey et al. 2015b) et de mes résultats sur les effets d'une limitation en P. Schéma des effets d'une augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique **b)** sur la symbiose mycorrhizienne (Elbon and Whalen 2015), **c)** sur la biomasse microbienne (Olander and Vitousek 2004) et le prélèvement de P

Cet axe de recherche centré sur la modélisation de scénarios sera conduit en parallèle du premier en collaboration avec des agronomes, des généticiens, des physiologistes, des géochimistes pour élaborer des scénarios plausibles à tester numériquement avant de les évaluer *in situ* expérimentalement. Concernant le volet physiologique, j'ai initié des collaborations avec J. Hammond (U. Reading, UK), V. Raboy (USDA), M. Wissuwa (JIRCAS), T. Rose (Southern Cross University, Australie)

et R Höfgen (Max Planck Institut, Germany) où nous discutons de montage de projets sur les voies d'amélioration de l'efficacité d'acquisition et d'utilisation du P.

Au niveau des processus rhizosphériques de mobilisation du P du sol, au-delà des échanges quotidiens avec les collègues de l'unité (C. Morel, A. Schneider, C. Nguyen), je suis étroitement les travaux des collègues d'Eco&Sols (Montpellier) et l'UMR Agroécologie (Dijon) qui apportent des connaissances sur la composante biotique de la disponibilité du P et les interactions avec le cycle du C et N dans les sols. Concernant le volet modélisation et analyse de sensibilité, je me suis investi dans la plateforme Sol Virtuel pour d'une part diffuser nos travaux de modélisation et d'autre part accéder à cet outil performant permettant d'intégrer l'effet d'autres processus pour lesquels il existe déjà des modèles. La plateforme Sol Virtuel fédère une communauté scientifique de science du sol qui peut m'aider à lever des verrous conceptuels et numériques. Compte-tenu des finalités appliquées de cet axe de recherche, il me semble essentiel d'associer les partenaires aval à la réflexion pour tester des scénarios innovants et réalistes. La récente mise en place d'un groupe de travail sur le phosphore par le RMT Fertilisation et Environnement m'offre cette opportunité.

---

### 3. OUVERTURE VERS L'INTEGRATION DU MODELE DE TRANSFERT SOL-PLANTE ET/OU DE SES SORTIES DANS DES MODELES A DES ECHELLES PLUS LARGES DU CYCLE BIOGEOCHIMIQUE DU P

---

Le transfert sol-plante du P, est un flux quantitativement important du cycle du P dans les agrosystèmes. L'intégration du modèle de transfert sol-plante dans des modèles de fonctionnement du cycle biogéochimique du P à des échelles larges devrait permettre d'améliorer la prise en compte des interactions entre le fonctionnement du couvert, les flux d'éléments dans le sol et leurs déterminants et les pratiques. Cette intégration pourra prendre différentes formes suivant les attendues et les échelles visées.

A l'échelle parcellaire, ce couplage est envisageable car les concepts liés à la modélisation de la disponibilité du P dans le sol sont largement partagés entre le modèle FUSSIM-P et le modèle de fonctionnement du cycle du P dans les agrosystèmes (CyP) développé dans l'unité (Morel et al. 2014). Par la meilleure prise en compte de l'exploration racinaire et de la distribution spatiale de la disponibilité en P du sol associée aux pratiques et aux propriétés du sol, le modèle FUSSIM intégré dans CyP permettra de tester l'effet de pratiques sur l'ensemble des composantes du cycle du P (stocks et flux).

J'envisage deux scénarios de couplage en fonction des objectifs. Pour analyser sur des temps courts, à l'échelle infra-annuelle l'effet de pratiques qui affectent par exemple l'interception racinaire, la disponibilité locale en P, le modèle FUSSIM sera utilisé pour simuler le prélèvement et la croissance à un pas de temps journalier. Les sorties des simulations de FUSSIM seront intégrées sur la durée du cycle de la culture pour calculer les conséquences sur les stocks et les flux de P à l'échelle de la parcelle. Ce programme rejoint l'axe 2 de mon projet présenté ci-dessus puisqu'il nécessite d'implémenter dans FUSSIM-P les processus qui affectent la disponibilité en P du sol en fonction des pratiques (par exemple devenir de produits résiduaux organiques, localisation de la fertilisation).

Pour analyser sur des temps longs, à l'échelle pluriannuelle les effets des pratiques sur le cycle du P, le modèle CyP basé sur un bilan de masse permet déjà de simuler

l'évolution de la disponibilité en P du sol dans le cas d'une fertilisation minérale de grandes cultures sur labour. Dans le cas d'amendement organiques ou de forte hétérogénéité de la disponibilité en P du sol, le modèle CyP nécessite une meilleure prise en compte de la typologie des produits et de l'interception racinaire. L'intégration de courbes de prélèvement P et de production simulées avec FUSSIM-P dans CyP permettra de simuler sur le long terme conjointement l'évolution de la disponibilité en P du sol et les rendements, indépendamment des mesures annuelles des rendements et des exportations de P par les cultures. Cette intégration permettra ainsi d'évaluer les effets à court et long terme de pratiques. Ce travail est déjà initié en collaboration avec C Morel dans le cadre de la thèse de H Li où nous étudions les conséquences à court et long terme de l'agriculture de Conservation sur le cycle du P. A moyen terme d'autres pratiques comme l'Agriculture biologique pourraient être étudiées.

Sur des échelles spatiale plus larges jusqu'aux échelles globales et des temps longs, l'intégration pourra se faire *via* le couplage avec une version simplifiée du modèle de transfert sol-plante (obtenue par méta-modélisation) ou par l'utilisation de sorties générées par le modèle FUSSIM-P (par exemple des courbes de réponse). Pour ces modèles du cycle du P à des échelles globales le nombre de paramètres doit être réduit et les informations disponibles sont très limitées : pédoclimat, type de culture, 'offre du sol en P'. Pour calculer des flux et l'évolution des stocks de P dans les terres arables, la prise compte des courbes de réponse à la disponibilité en P du sol qui pourraient être générées par le modèle mécaniste FUSSIM-P constituerait un progrès important par rapport aux modèles actuels. En effet ces derniers utilisent généralement un prélèvement de P 'forfaitaire' par type de culture et ne permettent pas de rendre compte de l'évolution sur le long terme de la disponibilité en P associée au bilan réaliste intégrant la réponse des cultures à la disponibilité en P.

Ce travail sera conduit dans le cadre de collaborations internes avec les chercheurs qui étudient le cycle biogéochimique du P à des échelles emboîtées dans différents écosystèmes (agrosystèmes, forêt) de l'échelle territoriale à l'échelle globale (B Ringeval, T Nesme, S Pellerin L Augusto).

Enfin à moyen terme, je souhaite élargir mon projet de recherche à la question difficile du couplage des cycles biogéochimiques CNP. Les cycles biogéochimiques du carbone, de l'azote et du phosphore ont été profondément modifiés ces dernières décennies par l'intensification, la spécialisation et la concentration géographique des activités agricoles (Galloway et al. 2008). La consommation des végétaux par les animaux découple plus ou moins les cycles du carbone, de l'azote et du phosphore. L'animal émet des composés azotés très mobiles dans l'urine, composés qui peuvent très rapidement conduire à des émissions de  $\text{NH}_3$ ,  $\text{NO}_2$  ou  $\text{NO}_3$ . De plus, les ruminants émettent du méthane, en contrepartie de leur capacité à recycler l'essentiel du carbone de la biomasse cellulosique (fourrages, pailles des céréales). Le phosphore consommé est plus ou moins assimilable par les animaux. Les végétaux et les microorganismes du sol permettent le couplage de C, N et P par la photosynthèse, l'assimilation de l'azote et du phosphore. Dans les agrosystèmes, les pratiques de fertilisation où les rapports N/P des intrants peuvent être très variables contribuent également accentuer ce découplage des cycles CNP.

Dans le contexte actuel d'une transition agroécologique qui vise à favoriser le bouclage des grands cycles pour limiter la dépendance vis-à-vis des intrants, limiter les pertes et diminuer les émissions vers l'environnement, la compréhension des interactions entre les cycles des éléments (couplage-découplage) est donc nécessaire. Il existe peu de modèles qui simulent la production de biomasse végétale, le prélèvement et la dynamique des matières organiques du sol en prenant en compte simultanément les trois éléments C, N et P. La plupart des modèles simulent les interactions entre les cycles de C et N dans le compartiment végétal et le sol. Par exemple dans les systèmes cultivés le modèle CANTIS (Garnier et al. 2003) ou le module de dynamique de la matière organique du modèle STICS (Mary et al. 1999) simulent la dynamique couplée de C et N dans le sol. Les modèles de transfert sol-plante de N (Brisson et al. 2002; Brisson et al. 1998) permettent de simuler les couplages C :N. La description du cycle du P dans ces modèles CNP est souvent simpliste et consiste à imposer des rapports N :P ou C :P constants dans les différents compartiments. De plus les interactions du P avec la phase solide du sol sont souvent négligées. Récemment des modèles couplant les cycles CNP à des échelles globales ont été développés pour des systèmes « naturels » (Goll et al. 2012; Wang et al.

2010). Les auteurs démontrent l'importance de mieux prendre en compte la biogéochimie du P, notamment les processus de minéralisation du P organique des sols. Ils pointent également le besoin d'acquisition et d'analyse de données sur les rapports C :N :P et leur flexibilité en réponse aux changements environnementaux ou de pratiques.

La plateforme Sol Virtuel permet de coupler numériquement des modèles de disponibilité des éléments minéraux en considérant les compartiments physicochimiques et biologiques du sol, l'interception et le prélèvement en lien avec des modèles de croissance des cultures. Pour rendre compte des interactions entre les éléments sur le fonctionnement du système il est nécessaire de comprendre les interactions d'une part entre la nutrition en N et P des végétaux et d'autre part les conséquences de modifications des ratios CNP des résidus de culture ou des intrants organiques sur l'activité microbienne du sol.

Pour lever ces verrous, je propose deux approches complémentaires. La première consiste à progresser dans la simulation du prélèvement et l'assimilation conjointe de N et P. Mon objectif serait de tester si il est possible de relier la demande en azote des plantes simulée par une courbe de dilution de N à la demande en P pour rendre compte des variations des rapports C :N :P en réponse à la disponibilité en éléments. Ce type de relation a déjà été rapporté sur des prairies, mais n'a pas été évalué sur des grandes cultures. L'exploitation de bases de données acquises sur les essais de longue durée P complétée par des expériences croisant la nutrition N et P permettra de formaliser dans STICS les interactions entre N et P dans le couvert végétal. Le co-encadrement d'une thèse avec des écophysiologistes spécialistes de l'azote (E. Juste, C Jouany AGIR Toulouse et JL Durand Lusignan) me semble souhaitable pour répondre à cet objectif.

La deuxième approche consiste à évaluer la flexibilité stœchiométrique dans les agrosystèmes notamment dans les systèmes menés en condition de bas intrants. Il s'agit de tester pour la première fois dans le cas des agrosystèmes les concepts de stœchiométrie écologique développés pour les milieux « naturels ». La stœchiométrie écologique s'intéresse à la façon dont les éléments chimiques (C, N et P) transitent à travers toute la chaîne trophique depuis les producteurs primaires, les plantes, jusqu'aux consommateurs primaires, puis secondaires. Elle examine les relations entre la structure et les fonctions des organismes en prenant en compte la

stœchiométrie (rapport C/N/P) des organismes et de l'environnement (Elser et al. 1996). Les rapports C :N :P de la biomasse végétale sont associés à la productivité de l'écosystème, aux processus qui gouvernent la disponibilité des éléments, aux interactions biotiques et la composition spécifique de l'écosystème. Les organismes ont la capacité de maintenir des rapports C :N :P propres lorsque la disponibilité de ces éléments varie : concept d'homéostasie. Cette aptitude à l'homéostasie stœchiométrique dépend notamment de l'aptitude des espèces à prélever et stocker ces éléments. Ainsi la stœchiométrie des organismes peut être fortement influencée par la stœchiométrie environnementale (Gusewell et al. 2003). Nous allons tester dans le cadre d'un projet soutenu par le département Environnement et Agronomie la transposition de ces théories de stœchiométrie écologique à la modélisation des cycles couplés CNP dans les agrosystèmes. L'hypothèse testée est que la biomasse végétale et les différents compartiments des sols cultivés ont des rapports stœchiométriques C :N :P globalement contraints, mais avec une plasticité qu'il reste à préciser et qui pourrait être utilisée pour adapter les intrants. L'analyse des rapports stœchiométriques C :N :P dans ce cadre conceptuel d'écologie devrait nous permettre de tester différentes hypothèses sur les interactions entre ces éléments et leur formalisation dans le cadre d'un modèle mécaniste développé avec la plateforme Sol Virtuel. Ce projet porté par I Bertrand (Eco&Sol) débute en 2016 en collaboration avec les collègues d'ISPA pour leurs compétences sur le cycle du N et P, d'Eco&Sol pour l'apport en stœchiométrie écologique, biogéochimie du P, Agrolmpact pour les couplages CN, AGIR pour les cycles N et P, la plateforme Sol Virtuel pour la modélisation (F. Lafolie) et le réseau d'essai de longue durée P.

---

## 4. CONCLUSIONS

---

Mes perspectives de recherche sont centrées sur l'étude et la modélisation du transfert sol-plante du P. Elles sont focalisées sur la prédiction post-floraison du prélèvement et de l'élaboration du rendement et sur l'intégration des connaissances sur les processus rhizosphériques qui peuvent devenir importants lorsque la disponibilité en P du sol diminue. L'originalité de mon approche est d'intégrer ces résultats à l'échelle de la plante entière en rendant compte des effets en retours du prélèvement sur le fonctionnement du système sol-plante. La démarche de modélisation reste au cœur de mon projet, mais elle est indissociable d'études expérimentales pour tester les hypothèses et évaluer les modèles. Au-delà des avancées scientifiques attendues sur le transfert sol-plante des éléments minéraux, et leur intégration dans un modèle, je souhaite accentuer le transfert de mes résultats vers l'application aval en proposant de pratiques innovantes pour améliorer la gestion du P dans les agrosystèmes. L'ouverture que je propose vers l'intégration de mes résultats dans le fonctionnement des cycles CNP me semble une voie prometteuse pour y parvenir.

Mes perspectives sont organisées dans les années à venir autour de plusieurs projets acquis ou soumis pour atteindre ces objectifs. Concernant le volet écophysologique les projets du Labex COTE RhizoVit ; ANR Franco-Allemand et le projet H2020 Poseidon (soumis) sont centrés sur l'efficacité d'utilisation du P par les végétaux. Concernant la biogéochimie du P et les processus rhizosphériques, le projet inter-unité sur la stœchiométrie écologique contribuera à renforcer non collaborations avec Eco&Sol et les autres unités s'intéressant au couplage des cycles CNP dans les agrosystèmes. Concernant l'évaluation in silico par modélisation de l'effet de pratiques sur le transfert sol-plante du P, je vais préparer un projet à soumettre à AgreenSkill.

De façon générale mon projet s'inscrit dans le projet de l'unité ISPA qui vise à étudier et modéliser les transferts sur le continuum sol-plante-atmosphère à différentes échelles emboîtées. Les collaborations internes parfois informelles contribuent tout autant que les projets formalisés à l'avancée de mon projet.

# BIBLIOGRAPHIE

- Ågren GI (1988) Ideal nutrient productivities and nutrient proportions in plant-growth. *Plant Cell Environ* 11 (7):613-620.
- Aguirrezabal LAN, Tardieu F (1996) An architectural analysis of the elongation of field-grown sunflower root systems. Elements for modelling the effects of temperature and intercepted radiation. *J Exp Bot* 47 (296):411-420.
- Andersson MX, Stridh MH, Larsson KE, Lijenberg C, Sandelius AS (2003) Phosphate-deficient oat replaces a major portion of the plasma membrane phospholipids with the galactolipid digalactosyldiacylglycerol. *FEBS Letters* 537 (1-3):128-132.
- Assuero SG, Mollier A, Pellerin S (2004) The decrease in growth of phosphorus-deficient maize leaves is related to a lower cell production. *Plant Cell Environ* 27 (7):887-895.
- Baldwin JP, Nye PH, Tinker PBH (1973) Uptake of solutes by multiple root systems from soil. III. A model for calculating the solute uptake by a randomly dispersed root system developing in a finite volume of soil. *Plant Soil* 38 (3):621-635.
- Barber SA (1984) Soil nutrient bioavailability. A mechanistic approach. In: *Soil nutrient bioavailability. A mechanistic approach*. John Wiley & Sons Inc., New York USA, p 398
- Barrow NJ (1987) Reactions with variable-charge soils. *Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, The Netherlands*, p 191
- Batten GD, Wardlaw IF, Aston MJ (1986) Growth and the distribution of phosphorus in wheat developed under various phosphorus and temperature regimes. *Aust J Agric Res* 37 (5):459-469.
- Baveye PC (2015) Looming scarcity of phosphate rock and intensification of soil phosphorus research. *Revista Brasileira De Ciencia Do Solo* 39 (3):637-642.
- Beegle D, Sims J, Sharpley A (2005) Assessing soil phosphorus for crop production by soil testing. In: Sims JT, Sharpley AN (eds) *Phosphorus: Agriculture and the environment*. Agronomy Monograph 46. American Society of Agronomy, pp 123-143
- Ben-Haj-Salah H, Tardieu F (1996) Quantitative analysis of the combined effects of temperature, evaporative demand and light on leaf elongation rate in well-watered field and laboratory-grown maize plants. *J Exp Bot* 47 (304):1689-1698.
- Bieleski RL, Ferguson IB (1983) Physiology and metabolism of phosphate and its compounds. In: Läuchli A, Bieleski RL (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series, vol 15A. Springer-Verlag, Berlin, pp 422-449
- Boniface R, Trocme S (1988) Enseignements fournis par des essais de longue duree sur la fumure phosphatee et potassique. II-Essai sur la fumure phosphatee. In: Gachon L (ed) *Phosphore et potassium dans les relations sol-plante : consequences sur la fertilisation*. INRA, pp 279-402
- Boulaine J (2006) Histoire de la fertilisation phosphatee 1762-1914. *Etude et Gestion des Sols* 13 (2):129-137.

- Bouldin DR (1961) Mathematical Description of Diffusion Processes in the Soil-Plant System. *Soil Sci Soc Am J* 25 (6):476.
- Brisson N, Mary B, Ripoche D, Jeuffroy MH, Ruget F, Nicoullaud B, Gate P, Devienne-Barret F, Antonioletti R, Durr C, Richard G, Beaudoin N, Recous S, Tayot X, Plenet D, Cellier P, Machet JM, Meynard JM, Delecolle R (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 (5/6):311-346.
- Brisson N, Ruget F, Gate P, Lorgeau J, Nicoullaud B, Tayot X, Plenet D, Jeuffroy MH, Bouthier A, Ripoche D, Mary B, Justes E (2002) STICS: a generic model for simulating crops and their water and nitrogen balances. II. Model validation for wheat and maize. *Agronomie* 22 (1):69-92.
- Broadley MR, Bowen HC, Cotterill HL, Hammond JP, Meacham MC, Mead A, White PJ (2004) Phylogenetic variation in the shoot mineral concentration of angiosperms. *J Exp Bot* 55 (396):321-336.
- Brunel-Muguet S, Mollier A, Kauffmann F, Avice JC, Goudier D, Senecal E, Etienne P (2015) SuMoToRI, an ecophysiological model to predict growth and sulfur allocation and partitioning in oilseed rape (*Brassica napus* L.) until the onset of pod formation. *Frontiers in Plant Science* 6.
- Brunel-Muguet S, Pellerin S, Mollier A (2014) Impact of early growth traits on further genotypic performance during the vegetative growth of maize (*Zea mays* L.) in response to phosphorus (P) availability. *Aust J Crop Sci* 8 (3):402-412.
- Bünemann E, Prusisz B, Ehlers K (2011) Characterization of phosphorus forms in soil microorganisms. In: Bünemann E, Oberson A, Frossard E (eds) *Phosphorus in Action*, vol 26. *Soil Biology*. Springer Berlin Heidelberg, pp 37-57. doi:10.1007/978-3-642-15271-9\_2
- Cade-Menun BJ, Berch SM, Preston CM, Lavkulich LM (2000) Phosphorus forms and related soil chemistry of Podzolic soils on northern Vancouver Island. I. A comparison of two forest types. *Can J Forest Res* 30 (11):1714-1725.
- Cade-Menun BJ, Carter MR, James DC, Liu CW (2010) Phosphorus forms and chemistry in the soil profile under long-term conservation tillage: a phosphorus-31 nuclear magnetic resonance study. *J Environ Qual* 39 (5):1647-1656.
- Ceulemans T, Stevens CJ, Duchateau L, Jacquemyn H, Gowing DJG, Merckx R, Wallace H, van Rooijen N, Goethem T, Bobbink R, Dorland E, Gaudnik C, Alard D, Corcket E, Muller S, Dise NB, Dupre C, Diekmann M, Honnay O (2014) Soil phosphorus constrains biodiversity across European grasslands. *Global Change Biology* 20 (12):3814-3822.
- Chardon WJ, Blaauw D (1998) Kinetic Freundlich equation applied to soils with a high residual phosphorus content. *Soil Sci* 163 (1):30-35.
- Cheuib A, Mollier A, Thunot S, Lambrot C, Pellerin S, Loustau D (2005) Interactive effects of phosphorus and light availability on early growth of maritime pine seedlings. *Ann For Sci* 62 (6):575-583.
- Chiera J, Thomas J, Rufty T (2002) Leaf initiation and development in soybean under phosphorus stress. *J Exp Bot* 53 (368):473-481.
- Claassen N, Barber SA (1976) Simulation model for nutrient uptake from soil by a growing plant root system. *Agron J* 68 (6):961-964.
- 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
- Cohen D (2007) Earth's natural wealth: an audit. *New Sci* 194 (2605):34-41.
- Colomb B, Bouniols A, Delpech C (1995) Effect of various phosphorus availabilities on radiation-use efficiency in sunflower biomass until anthesis. *J Plant Nutr* 18 (8):1649-1658.
- Colomb B, Debaeke P, Jouany C, Nolot JM (2007) Phosphorus management in low input stockless cropping systems: Crop and soil responses to contrasting P regimes in a 36-year experiment in southern France. *Eur J Agron* 26 (2):154-165.
- Colomb B, Kiniry JR, Debaeke P (2000) Effect of soil phosphorus on leaf development and senescence dynamics of field-grown maize. *Agron J* 92 (3):428-435.
- COMIFER (1995) Aide au diagnostic et à la prescription de la fertilisation phosphatée et potassique des grandes cultures. COMIFER, Paris, p 28
- Condrón LM, Tiessen H (2005) Interactions of organic phosphorus in terrestrial ecosystems. In: Turner BL, Frossard E, Baldwin DS (eds) *Organic phosphorus in the environment*. pp 295-307. doi:10.1079/9780851998220.0295
- Cordell D, Drangert J-O, White S (2009) The story of phosphorus: Global food security and food for thought. *Global Environ Change* 19 (2):292-305.
- Cordell D, White S (2011) Peak Phosphorus: Clarifying the key issues of a vigorous debate about long-term phosphorus security. *Sustainability* 3 (10):2027-2049.
- Cordell D, White S, Lindström T (2011) Peak phosphorus: the crunch time for humanity? *Sustainability Review* 2:1018.
- Costa SEVGA, Souza ED, Anghinoni I, Flores JPC, Vieira FCB, Martins AP, Ferreira EVO (2010) Patterns in phosphorus and corn root distribution and yield in long-term tillage systems with fertilizer application. *Soil and Tillage Research* 109 (1):41-49.
- Damar H, Ziadi N, Mollier A, Houot S, Bodineau G, Lauerjón R, Mercier V, Michaud A, Rampon J-N, Parent LE, Morel C (2015) Impact of long-term application of composted organic residue on soil organic and inorganic phosphorus dynamics. Paper presented at the Soil Interfaces for Sustainable Development (ISMOM), McGill University, Montreal (Canada), 5-10 July 2015
- Darrah PR, Jones DL, Kirk GJD, Roose T (2006) Modelling the rhizosphere: a review of methods for 'upscaling' to the whole-plant scale. *Eur J Soil Sci* 57 (1):13-25.
- de Willigen P, Heinen M, Mollier A, Van Noordwijk M (2002) Two-dimensional growth of a root system modelled as a diffusion process. I. Analytical solutions. *Plant Soil* 240 (2):225-234.
- De Willigen P, Van Noordwijk M (1987a) Roots, plant production and nutrient use efficiency. PhD, Wageningen Agricultural University, Wageningen, The Netherlands, p 281.
- De Willigen P, Van Noordwijk M (1987b) Uptake potential of non-regularly distributed roots. *J Plant Nutr* 10:1273-1280.
- De Willigen P, Van Noordwijk M (1994a) Mass flow and diffusion of nutrients to a root with constant or zero-sink uptake. I. Constant uptake. *Soil Sci* 157 (3):162-175.
- De Willigen P, Van Noordwijk M (1994b) Mass flow and diffusion of nutrients to a root with constant or zero-sink uptake. II. Zero-sink uptake. *Soil Sci* 157 (3):171-175.

- Deleens E, Gregory N, Bourdu R (1984) Transition between seed reserve use and photosynthetic supply during development of maize seedlings. *Plant Science Letters* 37 (1-2):35-39.
- Delfra (2010) Fertiliser recommendations for agricultural and horticultural crops (RB209) (8th edition). HMSO, Norwich, p 249
- Denoroy P, Dubrulle P, Villette C, Colomb B, Fayet G, Shoesser M, Pellerin S, Pellerin F, Boiffin J (2004) Régifert : interpréter les résultats des analyses de terre. collection Techniques et Pratiques, éditions Quae edn., Versailles, p 132
- Devau N, Le Cadre E, Hinsinger P, Gerard F (2010) A mechanistic model for understanding root-induced chemical changes controlling phosphorus availability. *Ann Bot* 105 (7):1183-1197.
- Diaz RJ, Rosenberg R (2008) Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science* 321 (5891):926-929.
- Dordas C (2009) Dry matter, nitrogen and phosphorus accumulation, partitioning and remobilization as affected by N and P fertilization and source-sink relations. *Eur J Agron* 30 (2):129-139.
- Dormann P, Benning C (2002) Galactolipids rule in seed plants. *Trends in Plant Science* 7 (3):112-118.
- Drury M (2012) Global futures and government towns: phosphates and the production of Western Sahara as a space of contention. *The Arab World Geographer* 16 (1):101-124.
- Dunbabin VM, McDermott S, Bengough AG (2006) Upscaling from rhizosphere to whole root system: Modelling the effects of phospholipid surfactants on water and nutrient uptake. *Plant Soil* 283 (1-2):57-72.
- Dunbabin VM, Postma JA, Schnepf A, Pagès L, Javaux M, Wu L, Leitner D, Chen YL, Rengel Z, Diggle AJ (2013) Modelling root-soil interactions using three-dimensional models of root growth, architecture and function. *Plant Soil* 372 (1-2):93-124.
- Edixhoven JD, Gupta J, Savenije HHG (2014) Recent revisions of phosphate rock reserves and resources: a critique. *Earth Syst Dynam* 5 (2):491-507.
- Elanchezhian R, Krishnapriya V, Pandey R, Rao AS, Abrol YP (2015) Physiological and molecular approaches for improving phosphorus uptake efficiency of crops. *Curr Sci India* 108 (7):1271-1279.
- Elbon A, Whalen JK (2015) Phosphorus supply to vegetable crops from arbuscular mycorrhizal fungi: a review. *Biol Agric Hortic* 31 (2):73-90.
- Elser J, Bennett E (2011) Phosphorus cycle: A broken biogeochemical cycle. *Nature* 478 (7367):29-31.
- Elser JJ, Dobberfuhl DR, MacKay NA, Schampel JH (1996) Organism size, life history, and N:P stoichiometry. *Bioscience* 46 (9):674-684.
- Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LJ (2000) Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecol Lett* 3 (6):540-550.
- Faget M (2006) Contribution à l'élaboration d'un modèle de croissance et développement d'une culture de maïs jusqu'à la récolte incluant les effets d'une contrainte minérale phosphatée. Master 2, "Systèmes écologiques" Université de Bordeaux 1, Bordeaux, France, p 33.
- Fardeau JC (1993) Available soil phosphate: its representation by a functional multiple compartment model. *Agronomie* 13 (4):317-331.

- Fardeau JC (1996) Dynamics of phosphate in soils. An isotopic outlook. *Fert Res* 45 (2):91-100.
- Fardeau JC, Morel C, Boniface R (1991) Phosphate ion transfer from soil to soil solution: kinetic parameters. *Agronomie* 11 (9):787-797.
- Fardeau JC, Morel C, Jappe J (1985) Exchange kinetics of phosphate ions in the soil-solution system Experimental verification of theoretical equation. *C R Acad Sci Serie III Sci Vie* 300 (8):371-376.
- Fernandez MC, Rubio G (2015) Root morphological traits related to phosphorus-uptake efficiency of soybean, sunflower, and maize. *J Plant Nutr Soil Sci* 178 (5):807-815.
- Fredeen AL, Raab TK, Rao IM, Terry N (1990) Effects of phosphorus nutrition on photosynthesis in *Glycine max* (L.) Merr. *Planta* 181 (3):399-405.
- Frossard E, Achat DL, Bernasconi SM, Bünemann EK, Fardeau J-C, Jansa J, Morel C, Rabeharisoa L, Randriamanantsoa L, Sinaj S, Tamburini F, Oberson A (2011) The use of tracers to investigate phosphate cycling in soil-plant systems. In: Bünemann E, Oberson A, Frossard E (eds) *Phosphorus in Action*, vol 100. *Soil Biology*. Springer Berlin Heidelberg, pp 59-91. doi:10.1007/978-3-642-15271-9\_3
- Frossard E, Brossard M, Hedley MJ, Metherell A (1995) Reactions controlling the cycling of P in soils. In: Tiessen H (ed) *Phosphorus in the global environment : transfers, cycles and management*. Scope, vol 54. J. Wiley, Chichester, pp 107-137
- Frossard E, Julien P, Neyroud JA, Sinaj S (2004) Le phosphore dans les sols. Etat de la situation en Suisse, vol 368. *Cahiers de l'environnement*. Berne, Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage, p 180
- Frossard E, Skrabal P, Sinaj S, Bangerter F, Traore O (2002) Forms and exchangeability of inorganic phosphate in composted solid organic wastes. *Nutr Cycl Agroecosyst* 62 (2):103-113.
- Galloway JN, Townsend AR, Erismann JW, Bekunda M, Cai ZC, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008) Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science* 320 (5878):889-892.
- Garnier P, Néel C, Aita C, Recous S, Lafolie F, Mary B (2003) Modelling carbon and nitrogen dynamics in a bare soil with and without straw incorporation. *Eur J Soil Sci* 54 (3):555-568.
- Ge Z, Rubio G, Lynch JP (2000) The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model. *Plant Soil* 218 (1/2):159-171.
- Gilbert N (2009) The disappearing nutrient. *Nature* 461 (7265):716-718.
- Goll DS, Brovkin V, Parida BR, Reick CH, Kattge J, Reich PB, van Bodegom PM, Niinemets U (2012) Nutrient limitation reduces land carbon uptake in simulations with a model of combined carbon, nitrogen and phosphorus cycling. *Biogeosciences* 9 (9):3547-3569.
- Grant CA, Flaten DN, Tomasiewicz DJ, Sheppard SC (2001) The importance of early season phosphorus nutrition. *Can J Plant Sci* 81 (2):211-224.
- Grant RF, Robertson JA (1997) Phosphorus uptake by root systems: mathematical modelling in ecosystems. *Plant Soil* 188 (2):279-297.

- Greenwood DJ, Karpinets TV, Stone DA (2001) Dynamic model for the effects of soil P and fertilizer P on crop growth, P uptake and soil P in arable cropping: model description. *Ann Bot* 88 (2):279-291.
- Grime JP (2006) *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons, p 419
- Güsewell S (2004) N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytol* 164 (2):243-266.
- Güsewell S, Koerselman W, Verhoeven JTA (2003) Biomass N : P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecol Appl* 13 (2):372-384.
- Halsted M, Lynch J (1996) Phosphorus responses of C3 and C4 species. *J Exp Bot* 47 (4):497-505.
- Hammond JP, Broadley MR, White PJ (2004) Genetic responses to phosphorus deficiency. *Ann Bot* 94 (3):323-332.
- Harmsen J (2007) Measuring bioavailability: from a scientific approach to standard methods. *J Environ Qual* 36 (5):1420-1428.
- Harmsen J, Rulkens W, Eijsackers H (2005) Bioavailability: concept for understanding or tool for predicting? *Land Contamination & Reclamation* 13 (2):161-172.
- Harrison AF (1987) *Soil organic phosphorus: a review of world literature*. CAB International Wallingford,
- Hartel H, Dormann P, Benning C (2000) DGD1-independent biosynthesis of extraplastidic galactolipids after phosphate deprivation in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97 (19):10649-10654.
- Heinen M, Mollier A, De Willigen P (2003) Growth of a root system described as diffusion. II. Numerical model and application. *Plant Soil* 252 (2):251-265.
- Heppell J, Talboys P, Payvandi S, Zygalkis KC, Fliege J, Withers PJA, Jones DL, Roose T (2015) How changing root system architecture can help tackle a reduction in soil phosphate (P) levels for better plant P acquisition. *Plant Cell Environ* 38 (1):118-128.
- Hinsinger P (1998) How do plant roots acquire mineral nutrients? Chemical processes involved in the rhizosphere. *Adv Agron* 64:225-265.
- Hinsinger P (2001) Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant Soil* 237 (2):173-195.
- 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 Soil* 348 (1):29-61.
- Hinsinger P, Herrmann L, Lesueur D, Robin A, Trap J, Waithaisong K, Plassard C (2015) Impact of roots, microorganisms and microfauna on the fate of soil phosphorus in the rhizosphere. In: *Annual Plant Reviews Volume 48*. John Wiley & Sons, Inc., pp 375-407. doi:10.1002/9781118958841.ch13
- Houot S, Cambier P, Benoit P, Bodineau G, Deschamps M, Jaulin A, Lhoutellier C, Barriuso E (2009) Effet d'apports de composts sur la disponibilité de micropolluants métalliques et organiques dans un sol cultivé. *Etude et Gestion des Sols* 16 (3-4):255-274.

- ISO-17402 (2008) Requirements and guidance for the selection and application of methods for the assessment of bioavailability of contaminants in soil and soil materials. Geneva, Switzerland.
- Itoh S, Barber SA (1983) A numerical solution of whole plant nutrient uptake for soil-root systems with root hairs. *Plant Soil* 70 (3):403-413.
- Jin J, Tang C, Sale P (2015) The impact of elevated carbon dioxide on the phosphorus nutrition of plants: a review. *Ann Bot*.
- Jonard M, Augusto L, Hanert E, Achat DL, Bakker MR, Morel C, Mollier A, Pellerin S (2010) Modeling forest floor contribution to phosphorus supply to maritime pine seedlings in two-layered forest soils. *Ecol Model* 221 (6):927-935.
- Jones CA, Sharpley AN, Williams JR (1991) Modeling phosphorus dynamics in the soil-plant system. In: Hanks J, Ritchie JT (eds) *Modeling plant and soil systems*. vol 31. Madison, pp 323-339
- Jordan-Meille L, Rubæk GH, Ehlert PAI, Genot V, Hofman G, Goulding K, Recknagel J, Provolo G, Barraclough P (2012) An overview of fertilizer-P recommendations in Europe: soil testing, calibration and fertilizer recommendations. *Soil Use Manage* 28 (4):419-435.
- Jouhet J, Marechal E, Baldan B, Bligny R, Joyard J, Block MA (2004) Phosphate deprivation induces transfer of DGDG galactolipid from chloroplast to mitochondria. *J Cell Biol* 167 (5):863-874.
- Jungk A, Claassen N (1997) Ion diffusion in the soil-root system. *Adv Agron* 61:53-110.
- Kerkhoff AJ, Fagan WF, Elser JJ, Enquist BJ (2006) Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *Am Nat* 168 (4):E103-E122.
- Kim R-Y, Yoon J-K, Kim T-S, Yang J, Owens G, Kim K-R (2015) Bioavailability of heavy metals in soils: definitions and practical implementation—a critical review. *Environ Geochem Health*:1-21.
- Kirkby EA, Johnston AE (2008) Soil and fertilizer phosphorus in relation to crop nutrition. In: White PJ, Hammond JP (eds) *The ecophysiology of plant-phosphorus interactions*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp 177-223
- Kleinman PJA, Sharpley AN, Withers PJA, Bergstrom L, Johnson LT, Doody DG (2015) Implementing agricultural phosphorus science and management to combat eutrophication. *Ambio* 44:S297-S310.
- Kobayashi K, Masuda T, Takamiya KI, Ohta H (2006) Membrane lipid alteration during phosphate starvation is regulated by phosphate signaling and auxin/cytokinin cross-talk. *Plant J* 47 (2):238-248.
- Koopmans GF, Chardon WJ, de Willigen P, van Riemsdijk WH (2004) Phosphorus desorption dynamics in soil and the link to a dynamic concept of bioavailability. *J Environ Qual* 33 (4):1393-1402.
- Kruse J, Abraham M, Amelung W, Baum C, Bol R, Kuhn O, Lewandowski H, Niederberger J, Oelmann Y, Ruger C, Santner J, Siebers M, Siebers N, Spohn M, Vestergren J, Vogts A, Leinweber P (2015) Innovative methods in soil phosphorus research: A review. *J Plant Nutr Soil Sci* 178 (1):43-88.
- Kulaev IS, Vagabov V, Kulakovskaya T (2005) *The biochemistry of inorganic polyphosphates*. John Wiley & Sons, p 294
- Laboure AM, Gagnon J, Lescure AM (1993) Purification and characterization of a phytase (*myo*-inositol-hexakisphosphate phosphorylase) accumulated in maize (*Zea mays*) seedlings during germination. *Biochem J* 295:413-419.

- Lafolie F, Bruckler L, Ozier-Lafontaine H, Tournebize R, Mollier A (1999) Modeling soil-root water transport and competition for single and mixed crops. *Plant Soil* 210 (1):127-143.
- Lauverjon R, Mollier A, Houot S, Bodineau G, Rampon J-N, Michaud A, Mercier P, Morel C (2014) Relationships between change in total P stock of the plough layer and P balance after 15 years of composts applications. In: *Phosphorus in Soils and Plants-5<sup>th</sup> International Symposium*, Montpellier, France, 26-29 August 2014.
- Lee RB, Ratcliffe RG, Southon TE (1990) P-31 NMR measurements of the cytoplasmic and vacuolar Pi content of mature maize roots - relationships with phosphorus status and phosphate fluxes. *J Exp Bot* 41 (230):1063-1078.
- Leitner D, Klepsch S, Ptashnyk M, Marchant A, Kirk GJD, Schnepf A, Roose T (2010) A dynamic model of nutrient uptake by root hairs. *New Phytol* 185 (3):792-802.
- Lemanceau P, Maron P-A, Mazurier S, Mougel C, Pivato B, Plassart P, Ranjard L, Revellin C, Tardy V, Wipf D (2014) Understanding and managing soil biodiversity: a major challenge in agroecology. *Agron Sustain Dev* 35 (1):67-81.
- Lopez-Bucio J, Cruz-Ramirez A, Herrera-Estrella L (2003) The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr Opin Plant Biol* 6 (3):280-287.
- Lott JNA, Bojarski M, Kolasa J, Batten GD, Campbell LC (2010) A review of the phosphorus content of dry cereal and legume crops of the world. *International Journal of Agricultural Resources, Governance and Ecology* 8:351-370.
- Lott JNA, Greenwood JS, Batten GD (1995) Mechanisms and regulation of mineral nutrient storage during seed development. In: Kigel J, Galili G (eds) *Seed Development and Germination*. Marcel Dekker, New York, pp 215-235
- Lott JNA, Ockenden I, Raboy V, Batten GD (2000) Phytic acid and phosphorus in crop seeds and fruits: a global estimate. *Seed Sci Res* 10 (1):11-33.
- Lynch J, Brown K (2008) Root strategies for phosphorus acquisition. In: White P, Hammond J (eds) *The Ecophysiology of Plant-Phosphorus Interactions*, vol 7. *Plant Ecophysiology*. Springer Netherlands, pp 83-116. doi:10.1007/978-1-4020-8435-5\_5
- MacDonald GK, Bennett EM, Potter PA, Ramankutty N (2011) Agronomic phosphorus imbalances across the world's croplands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (7):3086-3091.
- Maire V (2005) Evaluation expérimentale d'un modèle de prélèvement du phosphore par une culture de maïs irriguée sur le sol sableux landais. . Master 2, "Fonctionnement et modélisation des écosystèmes terrestres" Université de Bordeaux 1, Talence, France, p 43.
- Marschner H, Marschner P (2012) Marschner's mineral nutrition of higher plants. Academic press,
- Marschner P (2012) Marschner's mineral nutrition of higher plants. Academic Press, London, UK, p 651
- Marschner P, Crowley D, Rengel Z (2011) Rhizosphere interactions between microorganisms and plants govern iron and phosphorus acquisition along the root axis - model and research methods. *Soil Biol Biochem* 43 (5):883-894.

- Martinefsky MJ, Assuero SG, Mollier A, Pellerin S (2010) Analysis of the response of two tall fescue cultivars of different origin to P deficiency. *Environ Exp Bot* 69:250-258.
- Mary B, Beaudoin N, Justes E, Mchet JM (1999) Calculation of nitrogen mineralization and leaching in fallow soil using a simple dynamic model. *Eur J Soil Sci* 50 (4):549-566.
- McGechan MB, Lewis DR (2002) Sorption of phosphorus by soil, part 1: Principles, equations and models. *Biosyst Eng* 82 (1):1-24.
- McGill SM (2012) 'Peak' phosphorus? The implications of phosphate scarcity for sustainable investors. *Journal of Sustainable Finance & Investment* 2 (3-4):222-239.
- Mendham DS, Smethurst PJ, Moody PW, Aitken RL (1997) Modelling nutrient uptake: a possible indicator of phosphorus deficiency. *Aust J Soil Res* 35:313-326.
- Messiga AJ, Ziadi N, Mollier A, Parent LE, Schneider A, Morel C (2015) Process-based mass-balance modeling of soil phosphorus availability: Testing different scenarios in a long-term maize monoculture. *Geoderma* 243 (0):41-49.
- Messiga AJ, Ziadi N, Plénet D, Parent LE, Morel C (2010) Long-term changes in soil phosphorus status related to P budgets under maize monoculture and mineral P fertilization. *Soil Use Manage* 26 (3):354-364.
- Michaud A, Mercier V, Rampon J-N, Morvan T, Burban M, Montenach D, Hammel F, Sappin-Didier V, Watteau F, Feder F, Paillat J-M, Masse D, Hien E, Bacheley H, Houot S (2013) SOERE PRO: Long term field experiment network for research on the recycling of organic matters issued of wastes in agriculture. Paper presented at the 15. International Conference RAMIRAN - Recycling of organic residues for agriculture: from waste management to ecosystem services, Versailles,
- Mimura T (1999) Regulation of phosphate transport and homeostasis in plant cells. *International Review of Cytology - a Survey of Cell Biology*, Vol 191 191:149-200.
- Mollier A (2014) La modélisation des relations sol-plante: l'exemple du phosphore. In: Pellerin S, Butler F, Van Lathem C, Recous S (eds) *Fertilisation et Environnement: Quelles pistes pour l'aide à la décision ?* Quae, Paris, pp 202-216
- 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. *Ecol Model* 210 (4):453-464.
- Mollier A, Pellerin S (1999) Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *J Exp Bot* 50 (333):487-497.
- Mollier A, Pellerin S (2006) Are leaf and root expansion rates under P deficiency controlled by P or C content in meristematic zones ? In: 3<sup>rd</sup> International Symposium on Phosphorus Dynamics in the Soil-Plant Continuum, Uberlandia, Brazil, 14-19 May 2006.
- Monteith JL (1977) Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*:281: 277-294.
- Morel C (2002) Caractérisation de la phytodisponibilité du P du sol par la modélisation du transfert des ions phosphate entre le sol et la solution. Habilitation à Diriger des Recherches, Agronomy. INPL-ENSAIA Nancy, p 80
- Morel C, Plenchette C, Fardeau JC (1992) The management of phosphate fertilization in wheat crops. *Agronomie* 12 (8):565-579.

- Morel C, Tunney P, Plenet D, Pellerin S (2000) Transfer of phosphate ions between soil and solution: Perspectives in soil testing. *J Environ Qual* 29 (1):50-59.
- Morel C, Ziadi N, Messiga A, Bélanger G, Denoroy P, Jeangros B, Jouany C, Fardeau J-C, Mollier A, Parent L-E, Proix N, Rabeharisoa L, Sinaj S (2014) Modeling of phosphorus dynamics in contrasting agroecosystems using long-term field experiments. *Can J Soil Sci* 94 (3):377-387.
- Nadeem M, Mollier A, Morel C, Prud'homme L, Vives A, Pellerin S (2014) Remobilization of seed phosphorus reserves and their role in attaining phosphorus autotrophy in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Seed Sci Res* 24 (03):187-194.
- Nadeem M, Mollier A, Morel C, Shahid M, Aslam M, Zia-ur-Rehman M, Wahid MA, Pellerin S (2013) Maize seedling phosphorus nutrition: Allocation of remobilized seed phosphorus reserves and external phosphorus uptake to seedling roots and shoots during early growth stages. *Plant Soil* 371 (1-2):327-338.
- Nadeem M, Mollier A, Morel C, Vives A, Prud'homme L, Pellerin S (2011) Relative contribution of seed phosphorus reserves and exogenous phosphorus uptake to maize (*Zea mays* L.) nutrition during early growth stages. *Plant Soil* 346 (1-2):231-244.
- Nadeem M, Mollier A, Morel C, Vives A, Prud'homme L, Pellerin S (2012a) Seed phosphorus remobilization is not a major limiting step for phosphorus nutrition during early growth of maize. *J Plant Nutr Soil Sci* 175 (6):805-809.
- Nadeem M, Mollier A, Morel C, Vives A, Prud'homme L, Pellerin S (2012b) Maize (*Zea mays* L.) endogenous seed phosphorus remobilization is not influenced by exogenous phosphorus availability during germination and early growth stages. *Plant Soil* 357:13-24.
- Nakamura Y (2013) Phosphate starvation and membrane lipid remodeling in seed plants. *Prog Lipid Res* 52 (1):43-50.
- Nesme T, Brunault S, Mollier A, Pellerin S (2011) An analysis of farmers' use of phosphorus fertiliser in industrial agriculture: a case study in the Bordeaux region (south-western France). *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 91 (1):99-108.
- Nesme T, Toublant M, Mollier A, Morel C, Pellerin S (2012) Assessing phosphorus management among organic farming systems: a farm input, output and budget analysis in southwestern France. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 92 (2):225-236.
- Newman RH, Tate KR (1980) Soil phosphorus characterisation by <sup>31</sup>P nuclear magnetic resonance. *Commun Soil Sci Plant Anal* 11 (9):835-842.
- Niklas KJ, Owens T, Reich PB, Cobb ED (2005) Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecol Lett* 8 (6):636-642.
- Nye PH (1966) The effect of the nutrient intensity and buffering power of a soil, and the absorbing power, size and root hairs of a root, on nutrient absorption by diffusion. *Plant Soil* 25 (1):81-105.
- Nye PH, Marriott FCH (1969) A theoretical study of the distribution of substances around roots resulting from simultaneous diffusion and mass flow. *Plant Soil* 30 (3):459-472.
- O'Dell BL, De Boland AR, Koirtiyohann SR (1972) Distribution of phytate and nutritionally important elements among the morphological components of cereal grains. *J Agr Food Chem* 20 (3):718-723.

- Obersteiner M, Penuelas J, Ciais P, van der Velde M, Janssens IA (2013) The phosphorus trilemma. *Nat Geosci* 6 (11):897-898.
- Ohlrogge J, Browse J (1995) Lipid biosynthesis. *The Plant Cell* 7 (7):957-970.
- Olander LP, Vitousek PM (2004) Biological and geochemical sinks for phosphorus in soil from a wet tropical forest. *Ecosystems* 7 (4):404-419.
- Ozier-Lafontaine H, Lafolie F, Bruckler L, Tournebize R, Mollier A (1998) Modelling competition for water in intercrops: theory and comparison with field experiments. *Plant Soil* 204 (2):183-201.
- Pandey R, Dubey KK, Ahmad A, Nilofar R, Verma R, Jain V, Zinta G, Kumar V (2015a) Elevated CO<sub>2</sub> improves growth and phosphorus utilization efficiency in cereal species under sub-optimal phosphorus supply. *J Plant Nutr* 38 (8):1196-1217.
- Pandey R, Meena S, Krishnapriya V, Ahmad A, Kishora N (2014) Root carboxylate exudation capacity under phosphorus stress does not improve grain yield in green gram. *Plant Cell Reports* 33 (6):919-928.
- Pandey R, Singh B, Nair TVR (2005) Impact of arbuscular-mycorrhizal fungi on phosphorus efficiency of wheat, rye, and triticale. *J Plant Nutr* 28 (10):1867-1876.
- Pandey R, Zinta G, AbdElgawad H, Ahmad A, Jain V, Janssens IA (2015b) Physiological and molecular alterations in plants exposed to high [CO<sub>2</sub>] under phosphorus stress. *Biotechnol Adv* 33 (3-4):303-316.
- Park S, Sung J, Lee S, Park J, Lee J, Jang B, Lee K, Song B, Kim T (2006) Early growth, carbohydrate and phytic acid contents of germinating rice seeds under NaCl stress. *Korean Journal of Crop Science* 51 (2):137-141.
- Pellerin F, Pellerin S, Vilette C, Boiffin J (2000a) Evolution du raisonnement de la fertilisation phosphatée des grandes cultures. Etude par simulation des préconisations de fumure sur un échantillon test représentatif des sols et des successions de culture du nord du Bassin Parisien. *Etude et Gestion des Sols* 7 (1):53-71.
- Pellerin S, Denoroy P, Hinsinger P, Jordan-Meille L, Cadre L, Lineres M, Mollier A, Morel C, Nesme T, Schneider A (2009) Sols et nutrition des plantes: nouvelles recherches sur la biodisponibilité des éléments minéraux. *INRA Mensuel les Dossiers*:94-98.
- Pellerin S, Mollier A, Plenet D (2000b) Phosphorus deficiency affects the rate of emergence and number of maize adventitious nodal roots. *Agron J* 92 (4):690-697.
- Pellerin S, Recous S, Boiffin J (2014) De la fertilisation raisonnée à la maîtrise des cycles biogéochimiques. In: Pellerin S BFVLCRS (ed) *Fertilisation et Environnement : Quelles pistes pour l'aide à la décision ?* Editions Quae, pp 17-41
- Pilu R, Panzeri D, Gavazzi G, Rasmussen SK, Consonni G, Nielsen E (2003) Phenotypic, genetic and molecular characterization of a maize low phytic acid mutant (lpa241). *TAG Theoretical and Applied Genetics* 107 (6):980-987.
- Plenet D, Etchebest S, Mollier A, Pellerin S (2000a) Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency - I. Leaf growth. *Plant Soil* 223 (1-2):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* 224 (2):259-272.

- Raboy V (2009) Approaches and challenges to engineering seed phytate and total phosphorus. *Plant Sci* 177 (4):281-296.
- Raghothama KG (1999) Phosphate acquisition. *Annual Review of Plant Physiology & Plant Molecular Biology* 50:665-693.
- Raghothama KG, Karthikeyan AS (2005) Phosphate acquisition. *Plant Soil* 274 (1-2):37-49.
- Raven JA, Andrews M, Quigg A (2005) The evolution of oligotrophy: implications for the breeding of crop plants for low input agricultural systems. *Ann Appl Biol* 146 (3):261-280.
- Reijnders L (2014) Phosphorus resources, their depletion and conservation, a review. *Resources, Conservation and Recycling* 93 (0):32-49.
- Rengel Z (1993) Mechanistic simulation models of nutrient uptake: a review. *Plant Soil* 152 (2):161-173.
- Richardson A (2009) Regulating the phosphorus nutrition of plants: molecular biology meeting agronomic needs. *Plant Soil* 322 (1):17-24.
- Richardson A, Lynch J, Ryan P, Delhaize E, Smith F, Smith S, Harvey P, Ryan M, Veneklaas E, Lambers H, Oberson A, Culvenor R, Simpson R (2011) Plant and microbial strategies to improve the phosphorus efficiency of agriculture. *Plant Soil* 349 (1):121-156.
- Rodriguez D, Keltjens WG, Goudriaan J (1998a) Plant leaf area expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant Soil* 200 (2):227-240.
- Rodriguez D, Pomar MC, Goudriaan J (1998b) Leaf primordia initiation, leaf emergence and tillering in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under low-phosphorus conditions. *Plant Soil* 202 (1):149-157.
- Rodriguez D, Zubillaga MM, Ploschuk EL, Keltjens WG, Goudriaan J, Lavado RS (1998c) Leaf area expansion and assimilate production in sunflower (*Helianthus annuus* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant Soil* 202 (1):133-147.
- Roose T, Fowler AC (2004) A mathematical model for water and nutrient uptake by plant root systems. *Journal of Theoretical Biology* 228 (2):173-184.
- Rubaek GH, Kristensen K, Olesen SE, Ostergaard HS, Heckrath G (2013) Phosphorus accumulation and spatial distribution in agricultural soils in Denmark. *Geoderma* 209:241-250.
- 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*. John Wiley and Sons, Chichester, pp 27-42
- Russo MA, Quartacci MF, Izzo R, Belligno A, Navari-Izzo F (2007) Long- and short-term phosphate deprivation in bean roots: Plasma membrane lipid alterations and transient stimulation of phospholipases. *Phytochemistry* 68 (11):1564-1571.
- Saltelli A, Ratto M, Andres T, Campolongo F, Cariboni J, Gatelli D, Saisana M, Tarantola S (2008) *Global Sensitivity Analysis. The Primer*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK. doi:10.1002/9780470725184.fmatter
- Saltelli A, Ratto M, Tarantola S, Campolongo F, Commission E, Ispra JRC (2006) Sensitivity analysis practices: Strategies for model-based inference. *Reliab Eng Syst Safe* 91 (10-11):1109-1125.

- Saunders WMH, Williams EG (1955) Observations on the determination of total organic phosphorus in soils. *J Soil Sci* 6 (2):254-267.
- Schneider A, Mollier A, Morel C (2003) Modeling the kinetics of the solution phosphate concentration during sorption and desorption experiments. *Soil Sci* 168 (9):627-636.
- Schnepf A, Leitner D, Klepsch S, Pellerin S, Mollier A (2011) Modelling phosphorus dynamics in the soil-plant system. In: Bünemann E, Oberson A, Frossard E (eds) *Phosphorus in Action*, vol 100. *Soil Biology*. Springer Berlin Heidelberg, pp 113-133. doi:10.1007/978-3-642-15271-9\_5
- Schnepf A, Roose T (2006) Modelling the contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to plant phosphate uptake. *New Phytol* 171 (3):669-682.
- Scholz RW, Wellmer FW (2013) Approaching a dynamic view on the availability of mineral resources: What we may learn from the case of phosphorus? *Global Environ Chang* 23 (1):11-27.
- Senthilkumar K, Mollier A, Delmas M, Pellerin S, Nesme T (2014) Phosphorus recovery and recycling from waste: An appraisal based on a French case study. *Resour Conserv Recy* 87:97-108.
- Senthilkumar K, Nesme T, Mollier A, Pellerin S (2012a) Conceptual design and quantification of phosphorus flows and balances at the country scale: The case of France. *Global Biogeochemical Cycles* 26 (2):GB2008.
- Senthilkumar K, Nesme T, Mollier A, Pellerin S (2012b) Regional-scale phosphorus flows and budgets within France: The importance of agricultural production systems. *Nutr Cycl Agroecosyst* 92 (2):145-159.
- Sharpley A (1995) Identifying sites vulnerable to phosphorus loss in agricultural runoff. *J Environ Qual* 24 (5):947-951.
- Shen J, Yuan L, Zhang J, Li H, Bai Z, Chen X, Zhang W, Zhang F (2011) Phosphorus dynamics: from soil to plant. *Plant Physiol* 156 (3):997-1005.
- Simpson RJ, Oberson A, Culvenor RA, Ryan MH, Veneklaas EJ, Lambers H, Lynch JP, Ryan PR, Delhaize E, Smith FA, Smith SE, Harvey PR, Richardson AE (2011) Strategies and agronomic interventions to improve the phosphorus-use efficiency of farming systems. *Plant Soil* 349 (1-2):89-120.
- Singh S, Sadana US (2002) Prediction of phosphorus uptake by wheat and its depletion in the rhizosphere using a mechanistic model. *J Plant Nutr* 25 (3):623-633.
- Smethurst PJ (2000) Soil solution and other soil analyses as indicators of nutrient supply: a review. *For Ecol Manag* 138 (1-3):397-411.
- Smethurst PJ, Comerford NB (1993) Simulating nutrient uptake by single or competing and contrasting root systems. *Soil Sci Soc Am J* 57 (5):1361-1367.
- Smil V (2000) Phosphorus in the environment: Natural flows and human interferences. *Annual Review of Energy and the Environment* 25:53-88.
- Somerville C, Browse J, Jaworski J, Ohlrogge J (2000) Lipids. In: *Biochemistry and molecular biology of plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, pp 456-527
- Somma F, Hopmans JW, Clausnitzer V (1998) Transient three-dimensional modeling of soil water and solute transport with simultaneous root growth, root water and nutrient uptake. *Plant Soil* 202 (2):281-293.
- Steen I (1998) Phosphorus availability in the 21<sup>st</sup> century. Management of a non-renewable resource. *Phosphorus & Potassium* 217:25-31.

- Stevenson FJ, Cole MA (1999) *Cycles of soils: Carbon, Nitrogen, Phosphorus, Sulfur, Micronutrients*. Wiley,
- Stigter K, Plaxton W (2015) Molecular mechanisms of phosphorus metabolism and transport during leaf senescence. *Plants* 4 (4):773.
- Sverdrup HU, Ragnarsdottir KV (2011) Challenging the planetary boundaries II: Assessing the sustainable global population and phosphate supply, using a systems dynamics assessment model. *Applied Geochemistry* 26:S307-S310.
- Tang X, Ma YB, Hao XY, Li XY, Li JM, Huang SM, Yang XY (2009) Determining critical values of soil Olsen-P for maize and winter wheat from long-term experiments in China. *Plant Soil* 323 (1-2):143-151.
- Tate KR (1984) The biological transformation of P in soil. *Plant Soil* 76 (1-3):245-256.
- Tedeschi LO (2006) Assessment of the adequacy of mathematical models. *Agric Sys* 89 (2-3):225-247.
- Terry N, Rao IM (1991) Nutrients and photosynthesis: iron and phosphorus as case studies. In: Porter JR, Lawlor DW (eds) *Plant growth interactions with nutrition and environment*. Society for Experimental Biology. Cambridge University Press, Cambridge, pp 55-79
- Tessier JT, Raynal DJ (2003) Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology* 40 (3):523-534.
- Thaler P, Pages L (1998) Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture. *Plant Soil* 201 (2):307-320.
- Tiessen H (2008) Phosphorus in the global environment. In: White PJ, Hammond JP (eds) *The ecophysiology of plant-phosphorus interactions*, vol 7. Springer, Netherlands, pp 1-7
- Tjellstrom H, Andersson MX, Larsson KE, Sandelius AS (2008) Membrane phospholipids as a phosphate reserve: the dynamic nature of phospholipid-to-digalactosyl diacylglycerol exchange in higher plants. *Plant Cell Environ* 31 (10):1388-1398.
- Tjellstrom H, Sandelius AS (2008) Lipid asymmetry in root plasma membrane during phosphate limiting conditions. *Chem Phys Lipids* 154:S30-S30.
- Turner BL, Cade-Menun BJ, Condron LM, Newman S (2005) Extraction of soil organic phosphorus. *Talanta* 66 (2):294-306.
- Turner BL, Engelbrecht BMJ (2011) Soil organic phosphorus in lowland tropical rain forests. *Biogeochemistry* 103 (1-3):297-315.
- Turner BL, McKelvie ID, Haygarth PM (2002a) Characterisation of water-extractable soil organic phosphorus by phosphatase hydrolysis. *Soil Biol Biochem* 34 (1):27-35.
- Turner BL, Paphazy MJ, Haygarth PM, McKelvie ID (2002b) Inositol phosphates in the environment. *Philos T Roy Soc B* 357 (1420):449-469.
- Ullrich-Eberius CI, Novacky A, Fischer E, Luttgge U (1981) Relationship between energy-dependent phosphate-uptake and the electrical membrane-potential in *Lemna-gvca* ibba G1. *Plant Physiol* 67 (4):797-801.
- Ulrich AE, Frossard E (2014) On the history of a reoccurring concept: Phosphorus scarcity. *Sci Total Environ* 490 (0):694-707.
- Van Noordwijk M, De Willigen P, Ehlert PAI (1990) A simple model of P uptake by crops as a possible basis for P fertilizer recommendations. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 38 (3A):317-322.

- Van Noordwijk M, Lusiana B (1998) WaNuLCAS, a model of water, nutrient and light capture in agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 43 (1-3):217-242.
- Van Vuuren DP, Bouwman AF, Beusen AHW (2010) Phosphorus demand for the 1970-2100 period: A scenario analysis of resource depletion. *Global Environ Chang* 20 (3):428-439.
- Vance CP, Uhde-Stone C, Allan DL (2003) Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytol* 157 (3):423-447.
- Veneklaas EJ, Lambers H, Bragg J, Finnegan PM, Lovelock CE, Plaxton WC, Price CA, Scheible W-R, Shane MW, White PJ, Raven JA (2012) Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants. *New Phytol* 195 (2):306-320.
- Victorin L (2006) Evaluation d'un modèle de transfert sol plante du phosphore appliqué au cas du maïs (*Zea mays* L.). DEA, ENSAIA, Nancy, France, p 28.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010) Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecol Appl* 20 (1):5-15.
- Wang X, Wang Y, Tian J, Lim BL, Yan X, Liao H (2009) Overexpressing AtPAP15 enhances phosphorus efficiency in soybean. *Plant Physiol* 151 (1):233-240.
- Wang Y-L, Almvik M, Clarke N, Eich-Greatorex S, Øgaard AF, Krogstad T, Lambers H, Clarke JL (2015) Contrasting responses of root morphology and root-exuded organic acids to low phosphorus availability in three important food crops with divergent root traits. *AoB Plants*.
- Wang YP, Law RM, Pak B (2010) A global model of carbon, nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. *Biogeosciences* 7 (7):2261-2282.
- White PJ, Veneklaas EJ (2012) Nature and nurture: the importance of seed phosphorus content. *Plant Soil* 357 (1-2):1-8.
- Wissuwa M, Gamat G, Ismail AM (2005) Is root growth under phosphorus deficiency affected by source or sink limitations? *J Exp Bot* 56 (417):1943-1950.
- Withers PJA, Edwards AC, Foy RH (2001) Phosphorus cycling in UK agriculture and implications for phosphorus loss from soil. *Soil Use Manage* 17 (3):139-149.
- Wuenschel R, Unterfrauner H, Peticzka R, Zehetner F (2015) A comparison of 14 soil phosphorus extraction methods applied to 50 agricultural soils from Central Europe. *Plant Soil Environ* 61 (2):86-96.
- York LM, Galindo-Castañeda T, Schussler JR, Lynch JP (2015) Evolution of US maize (*Zea mays* L.) root architectural and anatomical phenes over the past 100 years corresponds to increased tolerance of nitrogen stress. *J Exp Bot* 66 (8):2347-2358.
- Ziadi N, Whalen JK, Messiga AJ, Morel C (2013) Assessment and modeling of soil available phosphorus in sustainable cropping systems. *Adv Agron* 122:85-126.