

**THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE FRANCHE-COMTE**

**PREPAREE A L'INRAE**

Unité mixte de recherche 1347 (INRAe, Institut Agro, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté)

Ecole doctorale n° 554

environnements-santé (ES)

Doctorat de Biologie des populations et écologie

Par

Madame Laurie Dunn

**Étude et modélisation des impacts des pratiques agricoles sur l'abondance des communautés microbiennes des sols : dynamiques à l'échelle du paysage**

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 27 juin 2022

Composition du Jury :

Madame Sandrine Petit-Michaut  
Monsieur Yvan Capowiez  
Monsieur Luc Abbadie  
Madame Laetitia Bernard  
Monsieur Christophe Le Page  
Monsieur Nicolas Chemidlin Prévost-Bouré  
Monsieur Nicolas Marilleau  
Monsieur Christophe Lang

Directrice de recherche à l'INRAe  
Chargé de recherche à l'INRAe  
Professeur à Sorbonne Université  
Chargée de recherche à l'IRD  
Cadre de recherche au Cirad  
Maître de conférence à Institut Agro  
Ingénieur de recherche à l'IRD  
Maître de conférence à l'Université de Franche-Comté

Présidente  
Rapporteur  
Rapporteur  
Examinateuse  
Examinateur  
Codirecteur de thèse  
Codirecteur de thèse  
Co-encadrant de thèse



---

## Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes directeurs de thèse, Nicolas, Christophe et Nicolas, sans qui toute cette aventure n'aurait jamais vu le jour. Vous m'avez initiée, tels des maîtres Jedi, à des disciplines que je ne connaissais pas, ou peu, et vous m'avez accueillie dans des mondes qui m'étaient inconnus. Bien plus que d'excellents chercheurs, vous êtes d'excellents pédagogues, toujours à l'écoute. Merci infiniment pour votre patience, et toutes ces connaissances que vous avez partagées avec moi, que ce soit l'écologie microbienne comme la modélisation multi-agents. Grâce à vous, j'ai pu repousser mes limites tant au niveau de mes connaissances qu'au niveau personnel et en estime de soi. Votre bonne humeur et votre bienveillance couplées à vos connaissances font de vous des personnes en or. Merci encore, Nicolas, Christophe et Nicolas pour tous ces moments partagés et pour tout ce que vous m'avez appris.

La recherche, c'est également le partage et c'est pour cela que je souhaiterais remercier les membres de l'équipe Biocom au complet, sous sa forme actuelle et passée, qui m'ont aidée à avancer tant sur le plan professionnel que personnel. Je remercie Lionel et PAM, qui sont de bon conseil et dont les remarques pertinentes permettent le bon déroulement des projets. Je souhaite remercier Vivi et Julie qui m'ont appris les bases pour les expériences laboratoires (bien que je n'ai pas mis beaucoup les pieds au labo). Leurs enseignements m'ont permis de comprendre les données que je devais analyser et à souligner les éventuels biais à chaque étape depuis la phase terrain jusqu'à la phase obtention des données. Je souhaite aussi dire un grand merci à Anna qui m'a aidée sur le terrain. Un énorme merci à Solène qui s'est chargée de la partie laboratoire de l'ensemble des échantillons de Fénay et de la campagne MIC-CA-SYS. Merci aussi à Mélanie, Gwendoline et Céline qui ont aussi contribué à l'obtention des données de ma thèse. Je souhaite également remercier les super-héros geek de Biocom Aurélien et Christophe, qui m'ont aidée à réaliser des jolies figures ggplot et m'ont donnée un bon coup de main pour L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X. Merci aussi à Sophie, Sébastien et Samuel pour leur bonne humeur, leurs conseils et leurs appuis techniques et scientifiques. Un grand merci à Walid qui a été de bon conseil au niveau des statistiques et qui m'a donnée l'immense opportunité de pouvoir enseigner les statistiques. Je voudrais également remercier Gaëlle, Rachid et Laurence qui m'ont guidée pour l'enseignement. Merci également aux agents temporaires avec qui ça a été un réel plaisir de partager des moments professionnels comme personnels : Marion, Battle (et son magnifique Atlas), Florian V. (le bricoleur), Florian M. (et ses clins d'œil), Amélie (TIGA un jour, TIGA toujours !), Cyril (qui est maintenant titulaire, félicitations !), Solène, Pierre Manuel, Maëlle (biochar à fond), Daniela (force pour ta thèse), Ali, Christophe, Aurélien, Juliette et enfin, Arthur, un super collègue et co-bureau. Merci également aux stagiaires qui ont fait ou qui font partie de l'équipe Biocom. J'ai une pensée particulière pour Luc, la première personne que j'ai pu co-encadrer avec Nicolas dans le cadre de son stage et ce fut un réel plaisir de travailler avec lui, merci beaucoup ! Je tiens sincèrement à m'excuser pour les oubliers, j'espère que vous ne m'en voudrez pas...

J'adresse également ma reconnaissance à l'ensemble de l'équipe IMR avec qui je me suis

---

très bien entendue ainsi qu'à l'équipe EMFEED et plus particulièrement à Fabrice et à Laurent. Je tiens à exprimer toute ma gratitude aux membres de mon comité de suivi de thèse : Elisabeth D'Oiron, Mario Cannavacciuolo, Jean Villerd et Julien Halska qui m'ont guidée dans mes recherches au cours de ces 3 années. Je souhaite particulièrement remercier Elisabeth, directrice de l'OFSV, grâce à qui la moitié de ma thèse a été financée et qui a m'a donnée de très bons conseils. Merci également à Christopher, Chloé et Paul pour leurs travaux et leurs appuis.

Par ailleurs, une thèse permet également de faire de nouvelles rencontres. Avant toute chose, je tiens à remercier du fond du cœur ma génialissime collègue de bureau et amie, Amélie, avec qui j'ai pu partager d'excellents moments (tu as intérêt à venir me voir sur Toulouse :p). Merci également à Cem pour les giga bonnes soirées et les belles discussions, tu es une très belle personne (toi aussi, tu as intérêt à passer nous voir). Merci aussi à Tristan (ou plutôt D.J. Lurthy) qui mettait la bonne ambiance au bureau. Par ailleurs, un grand merci aux nombreux autres thésards de l'UMR et particulièrement à Dinia, Kévin, Simon, Séverin, Sarah et tant d'autres.

Je m'excuse auprès de mes amis sudistes que j'ai dû quitter assez brusquement pour rejoindre la jolie petite ville de Dijon. Mes amis théâtreux, la distance géographique nous a séparés mais vous étiez constamment avec moi, vous me manquez et j'ai vraiment hâte de vous retrouver : Thomas, Marie-Anne, Camille, Flo, Béber, Manon, ma petite Constance ainsi que Eric et Lise. Je pense également à mes amis nouvellement montalbanais Kévin et Gaëtan. Kévin, juste pour toi, je me dois d'écrire la phrase suivante : les pesticides, c'est mal ! (Et ce n'est pas aussi simple que ça mais tu me dois une bouteille de champ :p). Un gros gros merci à Caro, j'ai trop hâte de retrouver ma binôme de fac et de bêtises ! Évidemment, je me dois aussi de remercier les montpelliérains PA, Ludo et Damien. PA qui n'est jamais venu me voir sur Dijon mais j'ai trop hâte de te retrouver sur Toulouse !

Ces trois années m'ont également permis de faire la connaissance de très belles personnes. Ainsi, je souhaiterais remercier du fond du cœur mes voisins : Sandrine, Philippe, Émeline et Anaïs pour tous les bons moments partagés ensemble, vous êtes de merveilleux voisins et j'espère vraiment que nous nous verrons dans le sud (ou n'importe où d'ailleurs, du moment que nous passons de bons moments ensemble).

Je souhaite avoir une attention toute particulière pour ma belle-famille : Patricia, Vaness, Flo et leurs filles pour les bons moments partagés ensemble (et aussi pour les chouettes vacances et les nombreux jeux de société).

Enfin, je ne serais jamais arrivée à ce stade sans l'aide, le soutien et l'amour de ma famille : merci maman, daddy et Steve de m'avoir accompagnée jusqu'ici et d'avoir cru en moi. Merci aussi à ma grand-mère, qui je pense, serait fière de moi.

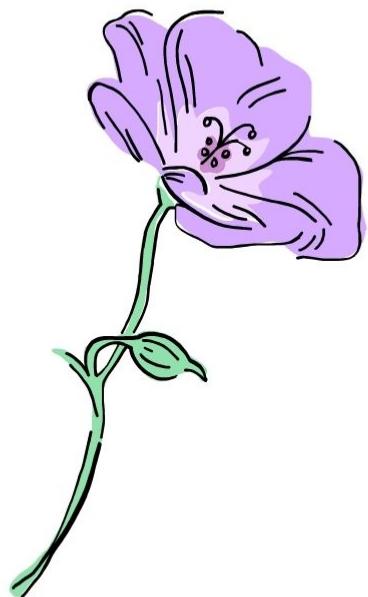
Mes derniers remerciements sont adressés à celui avec qui je partage ma vie depuis un peu plus de 3 ans : Grégory. Merci, mon amour, d'être à mes côtés, de m'avoir soutenue quoi qu'il arrive, de m'avoir donnée la force de croire en moi.





---

*A ma grand-mère, Denise Pardon*





---

"What makes James Bond an agent? He has a clear goal, he is autonomous in his decisions about achieving the goal, and he adapts these decisions to his rapidly changing situation. We are surrounded by such autonomous, adaptive agents : cells of the immune system, plants, citizens, stock market investors, businesses, etc. The agent-based complex systems (ACSSs) around us are made up of myriad interacting agents."

GRIMM et al. 2005 "Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems : Lessons from Ecology", *Science* 310.5750, p. 115-126



---

## Résumé

Les communautés microbiennes des sols sont reconnues comme centrales pour la fertilité des sols et sont des bioindicateurs pour évaluer l'impact des pratiques agricoles sur les sols. L'enjeu est de favoriser leur utilisation pour accompagner / accélérer l'innovation dans le monde agricole. Pour cela, l'objectif était ici de caractériser les dynamiques spatiales et temporelles de l'abondance des communautés microbiennes des sols à l'échelle d'un paysage agricole pour les modéliser et proposer une première version d'outil d'aide à la décision (OAD) aux acteurs du monde agricole. Une approche pluridisciplinaire a été mise en œuvre en mêlant écologie microbienne, évaluation environnementale, modélisation par des systèmes multi-agents, celle-ci combinée à une démarche de modélisation participative permet d'intégrer le savoir-faire des acteurs (chercheurs, conseillers agricoles et agriculteurs). Cette approche s'est appuyée sur le paysage agricole de Fénay (1200 ha, Dijon, 21) où les communautés microbiennes du sol ont été caractérisées pour leur abondance au cours de trois campagnes respectivement en 2011, 2016 et 2019, les pratiques agricoles étant connues depuis 2004. L'analyse des variations d'abondance des communautés microbiennes des sols a permis de mettre en évidence sa dépendance vis-à-vis des variations des caractéristiques physico-chimiques des sols et des changements de pratiques agricoles, mais aussi et surtout l'importance de l'historique de la parcelle tant en termes d'abondance des communautés microbiennes que de pratiques agricoles. A partir de ces connaissances, un modèle basé sur un système multi-agents a été produit afin de prédire l'évolution de la biomasse microbienne des sols face à des changements de pratiques agricoles. Les étapes de calibration ont permis d'évaluer la capacité d'accueil et le taux de croissance des micro-organismes ainsi que la durée d'impact des pratiques agricoles, ceci en fonction de l'occupation du sol, et ainsi d'aboutir à un modèle ayant une bonne capacité prédictive. En s'appuyant sur une interface utilisateurs, des ateliers participatifs ont permis d'évaluer les facilités d'appropriation du modèle par différents types d'acteurs.

**Mots-clés :** Modélisation multi-agents ; Écologie microbienne des sols ; Outil d'aide à la décision (OAD)

## Abstract

Soil Microbial communities play a major role in soil fertility and are important as bioindicators to evaluate the impacts of agricultural practices on soils. The challenge is to promote their use in order to support / accelerate innovation in the agricultural sector. The goal of this thesis was to characterize spatial and temporal dynamics of soil microbial communities at the scale of an agricultural landscape in order to create models and propose a Decision Support Instrument (DSI) for stakeholders in the agricultural communities. For this, a multi-disciplinary approach was used combining microbial ecology, environment assessment, spatial computer modeling, associated to a participatory approach which effectively mobilize stakeholders' knowledge (scientists, agricultural advisors and growers). This study was based on data collected in Fénay agricultural landscape (1200 ha, Dijon, 21, France) where soil microbial biomass was characterized in 2011, 2016 and 2019 and farming practices are known since 2004. The variance of soil microbial community abundance analysis evidenced the impact of soil physico-chemical characteristics variability and the importance of historical plot management in soil microbial community abundance and agricultural practices. Based on this knowledge, a multi-agent model was created in order to predict the evolution of soil microbial community abundance in the face of changing agricultural practices. Calibration steps were required in order to evaluate soil microbial biomass carrying capacity and growth and determine time impact of agricultural practices depending on the land use, and thus result in a model with good predictive capabilities. A graphical user interface was developed in order to conduct participatory workshops and the handling of the model was evaluated by various actors.

**Keywords :** Agent Based Modelling ; Soil Microbial Ecology ; Decision Support Instrument (DSI)



# Table des matières

<b>Introduction générale</b>	<b>2</b>
<b>1 Écologie microbienne des sols et modélisation</b>	<b>6</b>
1.1 Les sols, un milieu de vie rendant de nombreux services écosystémiques aux hommes . . . . .	8
1.1.1 Les constituants d'un sol . . . . .	8
1.1.2 Les organismes vivants du sol . . . . .	9
1.1.3 Fonctions biologiques assurées par les organismes du sol . . . . .	12
1.1.4 Pression sur les ressources du sol et enjeux pour l'agriculture . . . . .	16
1.2 Ecologie microbienne des sols . . . . .	17
1.2.1 La distribution spatiale des micro-organismes . . . . .	18
1.2.2 Des filtres environnementaux à l'origine de la distribution de l'abondance microbienne des sols . . . . .	18
1.2.3 Des processus écologiques et filtres environnementaux impliqués dans la distribution de la diversité des micro-organismes du sol . . . . .	19
1.3 Modélisation en écologie . . . . .	21
1.3.1 Les systèmes et les approches analytiques . . . . .	22
1.3.2 De la modélisation systémique à la modélisation des systèmes complexes	24
1.3.3 Les modèles informatiques et les simulations multi-agents . . . . .	26
<b>2 Problématique et stratégie de recherche</b>	<b>32</b>
<b>3 Revue bibliographique de l'impact des pratiques agricoles sur l'abondance des micro-organismes des sols</b>	<b>40</b>
3.1 Introduction . . . . .	42
3.2 Méthode . . . . .	45
3.2.1 Mots-clés et recherche bibliographique . . . . .	45
3.2.2 Sélection des publications . . . . .	45
3.2.3 Typologie des pratiques agricoles par levier agronomique . . . . .	46
3.2.4 Évaluation de l'impact des modalités sur la biomasse microbienne . . . . .	49
3.3 Résultats . . . . .	49

3.3.1	Description de l'échantillon . . . . .	50
3.3.2	L'usage des sols . . . . .	52
3.3.3	Impact de la composition des rotations culturales . . . . .	55
3.3.4	Le travail du sol . . . . .	56
3.3.5	L'utilisation des produits phytopharmaceutiques . . . . .	57
3.3.6	L'apport de fertilisants minéraux et organiques . . . . .	58
3.4	Discussion . . . . .	59
3.5	Conclusion . . . . .	64
3.5.1	Annexe 1 - Tableaux des publications sélectionnées pour chacune des catégories et sous-catégories de pratiques agricoles . . . . .	65
<b>4</b>	<b>Les communautés microbiennes du sol face à des changements de pratiques agricoles : un cas d'étude à l'échelle d'un paysage agricole en France</b>	<b>88</b>
4.1	Contexte . . . . .	90
4.2	Principaux résultats et discussion . . . . .	93
4.2.1	Distributions spatiales des paramètres physico-chimiques des sols et des pratiques agricoles . . . . .	93
4.2.2	Distributions spatiales et filtres environnementaux de la BMM et de la richesse bactérienne . . . . .	95
<b>5</b>	<b>Un modèle de simulation multi-agents pour prédire les dynamiques de l'abondance des communautés microbiennes des sols</b>	<b>134</b>
5.1	Introduction . . . . .	136
5.2	Description de l'architecture du modèle MAS <sup>2</sup> MIC . . . . .	137
5.2.1	Vue d'ensemble . . . . .	139
5.2.2	Éléments de conception . . . . .	140
5.2.3	Détails . . . . .	142
5.3	Calibration . . . . .	144
5.3.1	Calibration des sous-modèles . . . . .	145
5.3.2	Calibration de la croissance de la biomasse moléculaire microbienne des sols et du temps d'impact des pratiques agricoles . . . . .	147
5.3.3	Affinement des paramètres de croissance de la biomasse moléculaire microbienne des sols et du temps d'impact des pratiques agricoles . . . . .	148
5.4	Evaluation - Validation du modèle . . . . .	148
5.5	Conclusion . . . . .	150
<b>6</b>	<b>Test de généricté du modèle et mise en place d'ateliers participatifs pour tendre vers l'aide à la décision</b>	<b>180</b>
6.1	Évaluation du modèle sur un sous-échantillon des parcelles du REVA . . . . .	182
6.1.1	Présentation du jeu de données . . . . .	183

---

6.1.2	Résultats et discussion . . . . .	183
6.2	Utilisation du modèle : mise en place d'ateliers participatifs . . . . .	186
6.2.1	Préparation des ateliers participatifs . . . . .	186
6.2.2	Déroulement des ateliers . . . . .	188
6.2.3	Résultats obtenus grâce à ces ateliers et discussion . . . . .	191
6.3	Conclusion . . . . .	195
<b>7</b>	<b>Discussion et perspectives</b>	<b>196</b>



# Table des figures

1	Schéma de l'hétérogénéité des habitats au sein des sols. . . . .	9
2	Classification des organismes vivants du sol selon leurs tailles. . . . .	10
3	Abondance et diversité de quelques organismes du sol. . . . .	11
4	Fonctions et services permis par les organismes du sol. . . . .	14
5	Distribution de la richesse bactérienne des sols à plusieurs échelles. . . . .	19
6	Exemple du modèle proie-prédateur en système multi-agents. . . . .	25
7	Schéma du processus de modélisation en science. Les approches analytiques et de simulation de systèmes complexes peuvent être menées en parallèle. . . . .	27
8	Schéma du déroulement global de la thèse. . . . .	36
9	Carte de la zone atelier de Fénay. . . . .	37
10	Logos des différents instituts ayant contribué à ce projet de thèse. . . . .	39
11	Principales méthodes de quantification de l'abondance microbienne des sols. . . . .	44
12	Schéma représentant la différence entre une rotation de culture à trois espèces et une monoculture sur 3 ans. . . . .	47
13	Schéma explicatif des cultures intermédiaires, cultures inter-rangs et cultures associées par rapport aux monocultures. . . . .	47
14	Nombre de publications sélectionnées selon leur année de publication (partie A) et par pays (partie B) sur la période 2010 - 2022. . . . .	51
15	Répartition des impacts des différents usages des sols. . . . .	52
16	Répartition des impacts selon le nombre d'espèces ajoutées dans la rotation de culture. . . . .	54
17	Répartition des impacts pour les différents types de cultures. . . . .	54
18	Répartition des impacts selon les comparaisons de travail du sol. . . . .	56
19	Répartition des impacts des modalités de fertilisation par rapport à aucun usage de fertilisants. . . . .	58
20	Schéma récapitulatif de l'impact de l'usage des sols, des leviers agricoles et des pratiques agricoles sur l'abondance microbienne des sols. . . . .	63

21	Interpolation spatiale du carbone organique, du ratio C/N et du nombre de jours de déficit hydrique des sols en 2011 et 2016. . . . .	92
22	Distribution des types de cultures et des catégories de travail de sol à l'échelle du paysage en 2011 et en 2016. . . . .	94
23	Distribution spatiale de la biomasse moléculaire microbienne des sols et modélisation des filtres environnementaux déterminants. . . . .	96
24	Distribution spatiale de la richesse bactérienne des sols et modélisation des filtres environnementaux déterminants. . . . .	98
25	Diagramme de classe UML du modèle MAS <sup>2</sup> MIC. . . . .	138
26	Schéma théorique de la dynamique de la croissance microbienne en terme de biomasse au cours du temps. . . . .	144
27	Résultats de la 2 <sup>e</sup> étape de calibration des paramètres. . . . .	147
28	Cross-validation sur 30% du jeu de données de Fénay en 2016 and 2019. . . . .	149
29	Comparaisons des valeurs de biomasse moléculaire microbienne observées et simulées sur les différents sites sélectionnés. . . . .	184
30	Schéma de l'infrastructure logicielle utilisée lors des ateliers participatifs. . . . .	188
31	Objectifs des ateliers participatifs. . . . .	189
32	Schéma de la mise en scène des ateliers participatifs. . . . .	189
33	Interface visuelle utilisée lors des ateliers participatifs. . . . .	191
34	Photos illustrant la partie individuelle et la partie collective des ateliers. . . . .	192
35	Partie des résultats montrés au cours des simulations lors des ateliers participatifs. . . . .	193
36	Schéma de la prise en compte de la richesse bactérienne en modélisation multi-agents. . . . .	205

# Liste des tableaux

1	Nombre de publications sélectionnées pour chacune des catégories de pratiques agricoles. . . . .	50
2	Tableau récapitulatif de l'impact de l'apport de produits phytopharmaceutiques sur la biomasse microbienne des sols. . . . .	57
3	Gammes des paramètres calibrés à chaque étape. . . . .	146
4	Synthèse des retours suite aux deux ateliers participatifs. . . . .	192

# Glossaire

**ADN** = acide désoxyribonucléique (acide du noyau des cellules vivantes contenant l'information génétique). Dans ce manuscrit, cette abréviation est également utilisée pour désigner une technique de quantification de la biomasse microbienne des sols

**ARN** = acide ribonucléique

**BMM** = biomasse moléculaire microbienne (obtenue à partir de l'extraction d'ADN du sol), également appelée **SMMB** (soil molecular microbial biomass) dans les parties rédigées en anglais de ce manuscrit

**C** = carbone

**CFE** = chloroforme fumigation-extraction

**FAO** = food and agriculture organization of the United Nations

**GES** = gaz à effet de serre

**INRAe** = Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement

**K** = potassium

**KIDS** = *keep it descriptive, stupid!*, approche utilisée en SMA

**KILT** = *keep it a learning tool*, approche utilisée en SMA

**KISS** = *keep it simple, stupid!*, approche utilisée en SMA

**L** = labour

**Mg** = magnésium

**MO** = matière organique

**N** = azote

**NT** = non travail du sol

**OAD** = outil d'aide à la décision

**P** = phosphore

**PLFA** = phospholipid fatty acid

**PLS PM** = *Partial Least Square Path modeling*

**PPP** = produits phytopharmaceutiques

**RT** = travail réduit du sol

**S** = soufre

**SMA** = simulations multi-agents, également appelées **MAS** (*multi-agent simulations*) dans les parties rédigées en anglais de ce manuscrit

**UCS** = unité cartographique des sols





# **Introduction générale**



A l'échelle de la planète, la pédosphère, ensemble des types de sol, est une interface source d'une extrême diversité d'habitats tant pour les micro-organismes, que pour la faune ou la flore. Ces organismes vivants supportent le fonctionnement des écosystèmes, en particulier des agroécosystèmes, à la base de l'alimentation humaine. Elle offre ainsi des paysages variés. Entre 1950 et 2000, l'utilisation des sols a été marquée par une forte intensification des pratiques agricoles afin de répondre à la demande alimentaire associée à l'accroissement démographique : forte mécanisation, travail du sol intensif, utilisation massive d'intrants de synthèse, forte utilisation de produits phytopharmaceutiques (PPP). Ces pratiques ont contribué à tripler les rendements de 1950 aux années 2000 mais ont eu des conséquences sur l'environnement et plus particulièrement sur les sols (ROSA et al. 2021). Le travail du sol plus régulier et plus profond a mené à l'appauvrissement des sols et à son érosion (FOUCHER et al. 2014). L'usage intensif de fertilisants et de PPP, de par leurs faibles dégradations dans la nature, conduit à une contamination des écosystèmes et à l'eutrophisation de plusieurs masses d'eau , *i.e.* la saturation du milieu en éléments nutritifs qui conduit à l'asphyxie des écosystèmes aquatiques (WITHERS et al. 2014). Ces pratiques entraînent une modification de l'abondance et de la diversité des organismes que ces écosystèmes hébergent (DUDLEY et al. 2017; PONGE et al. 2013 ; NORRIS 2008).

Les sols constituent aujourd'hui un système sous pression. A court terme, les activités anthropiques intenses entraînent des changements drastiques : augmentation du risque érosif, augmentation des surfaces imperméabilisées liée à l'étalement urbain, intensification des activités de production, appauvrissement des sols (baisse de la quantité et la qualité des nutriments) (ROJAS et al. 2016). A moyen et long terme, les sols sont soumis à des pressions liées aux changements climatiques : augmentation des températures annuelles moyennes, modifications quantitatives des précipitations et de leur répartition annuelle, augmentation de l'intensité et de la fréquence des événements extrêmes. Ces pressions conduisent à des modifications des propriétés des sols (réserve en eau, épaisseur) et de leur fonctionnement (cycle des éléments). Elles viennent affecter le fonctionnement des sols et par conséquent la performance et la durabilité des systèmes de production agricole. Plusieurs régions voient leurs rendements diminuer et environ 1% de la productivité est perdue chaque année à cause de la dégradation des sols (DELONG et al. 2015). La performance et la durabilité des agroécosystèmes sont déterminantes pour faire face à l'augmentation de la demande alimentaire liée à l'accroissement démographique. Cette prise de conscience a permis au concept d'agroécologie de voir le jour. Selon le Ministère français de l'Agriculture et de l'Alimentation, l'agroécologie peut se définir comme étant une manière de concevoir un système de production en s'appuyant sur les fonctions offertes par les écosystèmes. Ainsi, le compromis entre la production agricole forte et la préservation des écosystèmes est une notion qui est de plus en plus discutée notamment via l'agroécologie. Pour cela, elle est construite sur plusieurs piliers et plus particulièrement sur la composante biologique des sols car elle permet d'innombrables fonctions essentielles : le recyclage et la qualité des nutriments et de l'eau, le stockage du carbone, la stabilité structurale

des sols et la croissance ainsi que santé des plantes. L'abondance et la diversité des organismes vivants du sol permettent ainsi d'améliorer la performance et la durabilité des systèmes de production. Leur prise en compte dans la conception des systèmes de culture permettrait d'assurer l'avenir de la planète et de l'agriculture. Par ailleurs, pour que la transition vers l'agroécologie puisse être permise, des méthodes de partage de connaissances à l'ensemble des acteurs du monde agricole doivent être développées.

Les présents travaux permettent de faire un rapide état des connaissances sur le fonctionnement des sols et le rôle des organismes vivants au sein de ces écosystèmes puis de se focaliser sur les micro-organismes et les moyens de modéliser et partager les processus gouvernant la dynamique des communautés microbiennes.

Ainsi, dans le **chapitre 1**, un état de l'art des connaissances des organismes et de leurs fonctions dans les sols, de l'écologie microbienne et de sa modélisation informatique est proposé.

Le **chapitre 2** permet de présenter la problématique de la thèse ainsi que la stratégie de recherche mise en place pour y répondre.

Le **chapitre 3** a pour principal objectif de rassembler de nouvelles connaissances et compréhensions sur l'impact des pratiques agricoles sur l'abondance microbienne des sols.

Le **chapitre 4** propose une étude de l'abondance et de la diversité microbienne en fonction des pratiques agricoles à l'échelle d'un paysage suivi depuis plus de 10 ans.

Le **chapitre 5** permet de présenter le modèle multi-agents développé dans le but de prédire la biomasse microbienne des sols en fonction des pratiques agricoles appliquées.

Le **chapitre 6** propose de présenter un premier pas vers le partage de connaissances et l'aide à la décision en présentant la mise en place d'ateliers participatifs et de tester la générnicité du modèle présenté en chapitre 5.

Pour terminer, les résultats de ces travaux sont discutés et des perspectives à ce projet sont proposées.

# **Chapitre 1**

## **Écologie microbienne des sols et modélisation**



## 1.1 Les sols, un milieu de vie rendant de nombreux services écosystémiques aux hommes

Cette partie permet de présenter les sols en tant que système, leur constitution ainsi que la diversité des organismes qui y vivent. Un focus est réalisé sur les micro-organismes des sols, qui sont des organismes à la fois abondants, divers et fortement impliqués dans le fonctionnement des sols et qui rendent ainsi de nombreux services écosystémiques. Les ressources du sol sont soumises à des pressions qui interrogent sur l'avenir de l'agriculture.

### 1.1.1 Les constituants d'un sol

La formation d'un sol implique une combinaison de processus chimiques, biologiques, physiques, principalement à des pas temps longs. Ainsi, sous l'action du vent, de l'eau et des êtres vivants, la roche mère va se dégrader et être mélangée à de la matière organique, ce qui induit un accroissement de l'épaisseur du sol et des processus de transfert de matières conduisant à la différenciation d'horizons. Ces horizons sont constitués de matières :

- d'origine minérale (95% de la masse) : argiles (inférieur à 2 µm), limons (compris entre 2 µm et 20 µm), sables (compris entre 20 µm et 2 mm), graviers (compris entre 2 mm et 20 mm) et roches (supérieur à 20 mm);
- d'origine organique (5% de la masse) : dont 5% d'organismes vivants, 10% de racines de végétaux et 85% de matière végétale et animal en décomposition appelée fraction diverse (FAO).

L'ensemble des constituants des sols et leur agencement dans l'espace permettent une diversité d'habitats pour les organismes. Ces habitats correspondent à l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques offrant un milieu de vie et des ressources en nourriture suffisantes pour permettre à une population d'y vivre et de s'y reproduire (STAMPS 2008). Cette diversité est intrinsèquement liée à la notion de niche écologique qui prend en compte les interactions trophiques notamment de compétition (HUTCHINSON 1957). Différents niveaux d'habitats sont présents au sein des sols selon leur taille (figure 1).

Au sein des agrégats, les différentes fractions du sol (solide, liquide et gazeux) et les propriétés physico-chimiques (pH, teneur en éléments : *e.g.* C, N, P, K, carbonates) s'agencent entre elles et offrent une grande diversité d'habitats (taille, composition physico-chimique) pour les organismes vivants du sol et plus particulièrement les micro-organismes (bactéries, champignons, archées).

L'assemblage de ces agrégats ainsi que d'autres caractéristiques des sols en terme de texture, de couleurs et de propriétés physico-chimiques va permettre de définir des horizons. Au sein d'un même profil pédologique, la diversité des horizons présents offre d'autant plus d'habitats possibles pour les organismes vivants des sols.

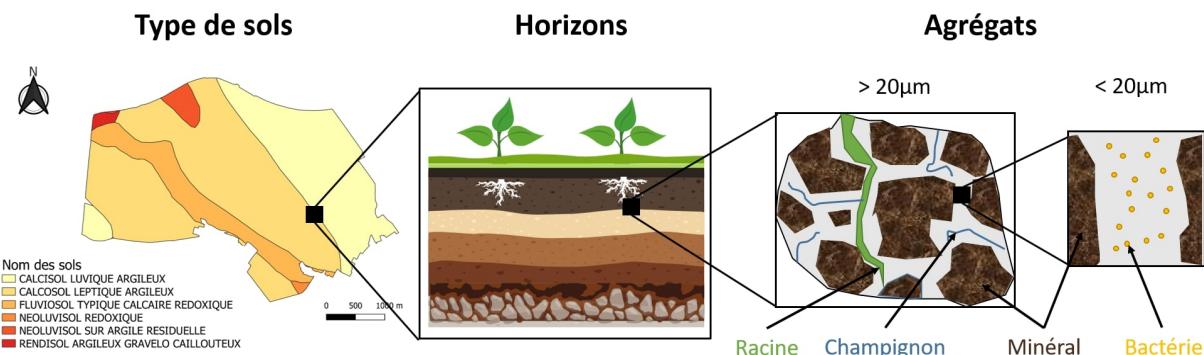


FIGURE 1 – Schéma de l'hétérogénéité des habitats au sein des sols.  
Les types de sols sont déterminés sur la base des UCS (unité cartographique des sols) ; un nom est donné à chaque sol prédominant.

La combinaison des différents horizons et de l'épaisseur du sol (pouvant varier de quelques centimètres à plusieurs mètres) permet de définir le type de sol sur la base de référentiels (Référentiel Pédologique Français, 2008 ; *World Reference Base for Soil Science WRB*). Il existe donc au sein du profil une hétérogénéité d'habitats aux caractéristiques variées.

A des échelles plus globales comme celle du paysage, plusieurs types de sols peuvent être distribués spatialement, ce qui augmente la diversité d'habitats à l'échelle du paysage.

### 1.1.2 Les organismes vivants du sol

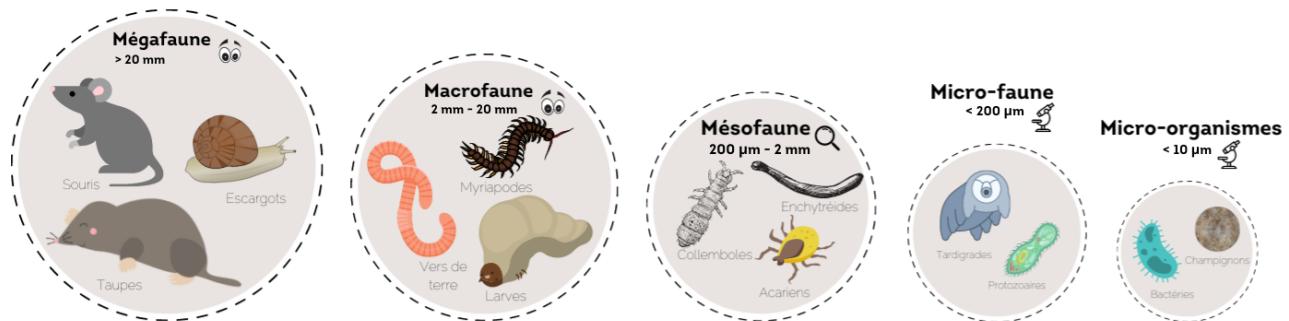
La très forte variabilité des habitats dans les sols depuis l'échelle de l'agrégat jusqu'à celles du profil et du paysage en fait un grand réservoir de biodiversité. Les organismes vivants du sol correspondent aux organismes présents dans le sol pendant tout ou partie (*e.g.* stade larvaire) de leur cycle biologique. Ils peuvent être localisés dans les horizons organiques de surface ou à différentes profondeurs dans le profil du sol en fonction de leurs exigences écologiques en lien avec la composition des horizons et l'épaisseur du sol.

Environ un quart des organismes vivants décrits (23%, EUROPEAN COMMISSION et al. 2016), plus ou moins mobiles, peuvent être identifiés sur et dans les sols. Le plus couramment, ces organismes (en dehors des plantes) sont classés selon leurs tailles (figure 2) :

- la mégafaune (organismes dont la taille est supérieure à 20 mm). Les principaux organismes appartenant à cette classe sont des vertébrés tels que la taupe ou le campagnol. Des invertébrés peuvent également faire partie de cette classe comme certaines araignées ;
- la macrofaune (organismes dont la taille est comprise entre 2 mm et 20 mm). Ces organismes sont encore visibles à l'œil nu : les vers de terre, les myriapodes (mille-pattes), les larves d'insectes et certains mollusques ;

- la mésofaune (organismes dont la taille est comprise entre 2 mm et 200  $\mu\text{m}$ ). Ces organismes sont observables à l'aide d'une loupe binoculaire et comptent notamment des acariens, des collemboles, des oligochètes (vers enchytréides), des insectes ou encore des diploures ;
- la microfaune (organismes dont la taille est inférieure à 200  $\mu\text{m}$ ) est observable au microscope et compte notamment les tardigrades, les nématodes ou les protozoaires ;
- les micro-organismes quant-à eux ne peuvent pas être décrits de manière exhaustive au travers d'observations microscopiques ou de méthodes cultures-dépendantes. Ils sont principalement étudiés par le biais de méthodes moléculaires s'appuyant directement sur l'ADN extrait du sol. Les organismes associés appartiennent aux règnes des bactéries, des archées et des champignons.

Bien qu'elles soient souvent mises de côté, les plantes font partie des organismes des sols au titre de leur système racinaire et de leur implication dans le fonctionnement des sols.



**FIGURE 2 – Classification des organismes vivants du sol selon leurs tailles.**  
La taille des bulles correspond à une échelle de taille des organismes du sol, les plus grands organismes étant compris dans la mégafaune et les plus petits étant les micro-organismes.

Ces organismes sont à la fois abondants et divers au sein des sols. Pour comprendre comment ceux-ci peuvent contribuer au bon fonctionnement des sols, il est nécessaire d'identifier et de quantifier les organismes des sols et leurs caractéristiques (LUCK et al. 2009). L'abondance des organismes peut se quantifier de plusieurs manières. La méthode la plus classique consiste à compter le nombre d'individus sur une surface ou une quantité donnée (par exemple, nombre d'individus par gramme de sol). D'autres méthodes quantifient plutôt la MO ou encore le carbone (C) que contiennent ces individus, le C étant le constituant fondamental de la matière vivante (MA et al. 2018). Ces organismes sont répartis en différentes espèces comprenant plus ou moins d'individus comme indiqué dans la figure 3. L'abondance et la diversité des organismes du sol diminuent en fonction de leur taille. Ainsi, seuls 5 à 100 représentants de la macrofaune tels que les arthropodes ou les oligochètes sont présents dans 1 g de sol. Les nématodes qui ne sont pas visibles à l'œil nu sont légèrement plus nombreux (jusqu'à 2000 individus) et divers (90 espèces). Les protozoaires sont présents dans les sols à hauteur de quelques millions d'individus par gramme de sol, répartis en environ 60 espèces différentes.

Les organismes du sol qui sont à la fois les plus nombreux, les plus divers et impliqués dans un grand nombre de fonctions au sein des sols sont les micro-organismes. D'après CURTIS et al. 2005, 1 gramme de sol peut contenir jusqu'à 1 milliard de bactéries et archées et jusqu'à 3 m d'hyphes (champignons) pouvant être représentant jusqu'à 1 million d'espèces différentes. En plus d'être nombreux et divers, les micro-organismes sont présents partout et dans n'importe quel type de sol.

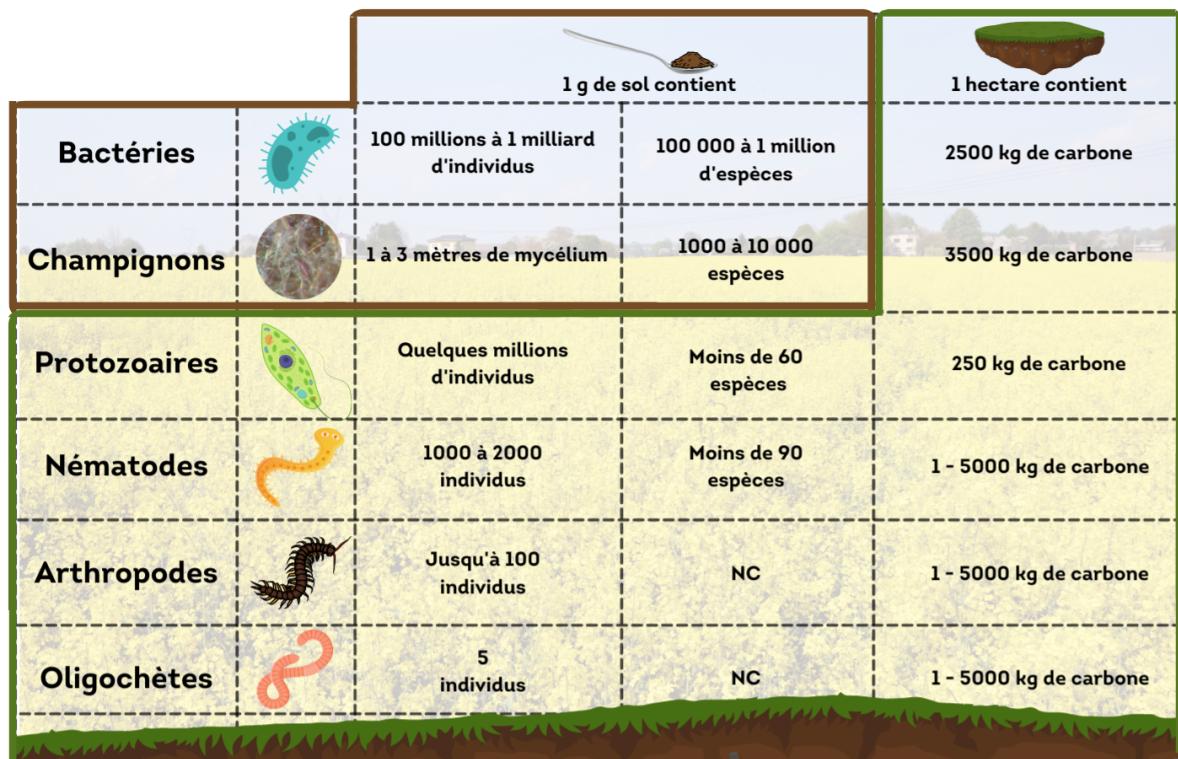


FIGURE 3 – Abondance et diversité de quelques organismes du sol.

En plus de leur diversité taxonomique, les micro-organismes représentent une ressource génétique importante, ce qui permet d'assurer une forte diversité fonctionnelle. Cela est directement lié à leur biologie. Apparus il y a plus de 3,5 milliards d'années, ces micro-organismes ont développé de nombreuses modifications génétiques liées à leur cycle biologique court et leur taux de mutation élevé. Souvent, ces mutations permettent l'adaptation des bactéries à n'importe quel milieu. Par ailleurs, ces mutations peuvent être partagées avec les autres bactéries par des processus génétiques (transformation, recombinaison, conjugaison, transfert horizontal de gène, etc). Ainsi, les bactéries sont souvent considérées comme ayant un haut niveau de redondance fonctionnelle, c'est-à-dire la capacité du système à assurer son fonctionnement et sa stabilité même en cas de perte de diversité. Les micro-organismes sont capables de réaliser énormément de fonctions parmi celles qui sont réalisables au sein des sols.

### 1.1.3 Fonctions biologiques assurées par les organismes du sol

Les habitants du sol (faune, flore et micro-organismes) sont en interaction entre eux et avec leurs habitats. Ils assurent des fonctions écologiques qui permettent à leur tour des services écosystémiques. Les plantes jouent un rôle essentiel et permettent un apport de MO facilement mobilisable par les autres organismes du sol. La faune et les micro-organismes, quant à eux, permettent d'autres types de fonctions :

1. La fragmentation et l'intégration de la MO. Une première dégradation de la MO tombée au sol est rendue possible grâce aux organismes fragmenteurs comme les arthropodes et les vers de terre qui découpent en morceaux la MO, en ingèrent une partie et la redistribuent dans le profil au travers de leurs déjections.
2. Les processus de minéralisation et régulation des cycles biogéochimiques. La minéralisation est la transformation de la MO en matière minérale assimilable par les plantes. C'est par ce processus que les organismes se nourrissent de nutriments tels que le phosphore (P), l'azote (N), le cuivre (Cu), le fer (Fe), le magnésium (Mg), ou encore le calcium (Ca), des éléments nécessaires à la vie. Certains organismes du sol surnommés les ingénieurs chimistes décomposent ces morceaux en éléments nutritifs assimilables. Ils assurent ainsi le recyclage des éléments nutritifs au sein des sols. C'est notamment le cas de la plupart des micro-organismes tels certains champignons qui, à l'aide d'enzymes, provoquent la pourriture blanche qui correspond à une dégradation de la lignine, un élément difficilement assimilable par les autres organismes. Par ailleurs, certaines bactéries sont capables de fixer l'azote atmosphérique pour ensuite le rendre assimilable par les plantes. C'est le cas notamment des bactéries du genre *Rhizobium* qui vivent en symbiose avec certaines plantes notamment celles de la famille des Fabacées (petit pois, haricot, trèfle, soja, luzerne, etc) (GIRAUD et al. 2004). Tous les organismes du sol respirent, ce qui dégage des gaz dans l'atmosphère notamment du dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ), du méthane ( $\text{CH}_4$ ) et du protoxyde d'azote ( $\text{N}_2\text{O}$ ). Les micro-organismes permettent en partie de réguler les émissions de gaz à effet de serre (GES) (SINGH et al. 2010) et plus particulièrement le méthane  $\text{CH}_4$  qui est directement produit par des archées anaérobies, notamment dans les sols marécageux, les océans ou dans les tubes digestifs du bétail ou des termites ou au contraire consommé par certaines bactéries désignées comme étant méthanotrophes (SINGH et al. 2010). De même, les flux de protoxyde d'azote ( $\text{N}_2\text{O}$ ) directement issus des activités de nitrification et de dénitrification des micro-organismes et les flux de dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ) peuvent être régulés, car la moitié des émissions de ( $\text{CO}_2$ ) provenant du sol résulte de la décomposition exercée par les micro-organismes.
3. La structuration du sol, stabilité structurale et filtration. Au niveau de la physique des sols, certains organismes jouent un grand rôle, notamment au sein de la mésofaune. Ils se chargent de renouveler la structure des sols et régulent la distribution spatiale

des ressources en MO qui peut être désignée par le terme bioturbation. Ces fonctions sont principalement réalisées par les vers de terre qui aèrent le sol et les termites qui sélectionnent certains éléments du sol et le remanient. Les micro-organismes et plus particulièrement les champignons ont un rôle important pour la stabilité structurale des sols. C'est le cas des hyphes, structures filamenteuses des champignons, qui stabilisent les micro et macro-agrégats des sols (TISDALL 1994), créant ainsi des habitats pour d'autres organismes. Cela permet également un meilleur drainage et un stockage de l'eau plus efficient dans les pores du sol.

4. La dégradation des polluants. En plus de pouvoir assimiler la MO, certains organismes peuvent aussi dégrader les matières polluantes ou immobiliser les métaux lourds et les produits chimiques, ce qui présente un grand intérêt concernant l'usage de produits phytopharmaceutiques en agriculture. Par ailleurs, la diversité des communautés microbiennes est également liée à la durabilité des systèmes, à leur résistance et à leur résilience face à des stress principalement liés à la pollution ou au climat (TARDY et al. 2014).
5. La régulation des pathogènes / bioagresseurs. Les interactions entre organismes permettent par ailleurs d'autres fonctions principalement de régulation d'espèces qui proliféreraient trop. Par exemple, certains nématodes prédatent des micro-organismes qui pourraient être des pathogènes pour les plantes. En outre, une forte diversité d'espèces dans les sols permet un effet barrière face aux pathogènes. VIVANT et al. 2013 ont d'ailleurs démontré qu'une forte diversité microbienne des sols agissait comme une barrière contre *Listeria monocytogenes*, une bactérie pathogène chez l'homme pouvant être transmise via l'agriculture. Les micro-organismes aident à la croissance et à la santé des plantes. Ils peuvent également les protéger grâce à la production de métabolites (composés organiques sécrétés) qui permettent d'inhiber la croissance d'autres organismes souvent pathogènes de ces mêmes plantes (BRAKHAGE et al. 2011).

Toutes ces fonctions assurées par les organismes du sol, et particulièrement les micro-organismes, contribuent à des fonctions agronomiques (figure 4). Elles permettent d'assurer :

- la fertilité des sols en termes d'accessibilité et de recyclage des nutriments et ainsi de préserver la nutrition des cultures ;
- la structuration des sols et la stabilité structurale en assurant la fertilité physique des sols et en évitant ainsi leur dégradation, ce qui permet de garantir la pérennité de l'agriculture ;
- la régulation de potentiels pathogènes et des bioagresseurs ;
- la facilitation de la dégradation des polluants permettant de garantir un état sanitaire des sols agricoles et donc de préserver la santé et la croissance des plantes.

La présence de ces organismes est donc nécessaire pour assurer un bon fonctionnement et une durabilité de l'agriculture. Par ailleurs, l'abondance et la diversité des organismes per-

mettent la redondance de certaines fonctions parfois essentielles et ainsi la stabilité du fonctionnement du sol. C'est dans cette même idée que YACHI et al. 1999 ont mis en lumière la théorie de l'assurance écologique qui propose que plus la biodiversité d'un écosystème est élevée, plus le fonctionnement des écosystèmes est stable face à des perturbations. Cette théorie a été testée et validée pour les micro-organismes du sol (TARDY et al. 2014) et soutient donc le fait qu'il vaut mieux plus de diversité et d'abondance des bactéries et champignons dans les systèmes pour assurer leur productivité mais aussi leur résistance et leur résilience en cas de perturbation.

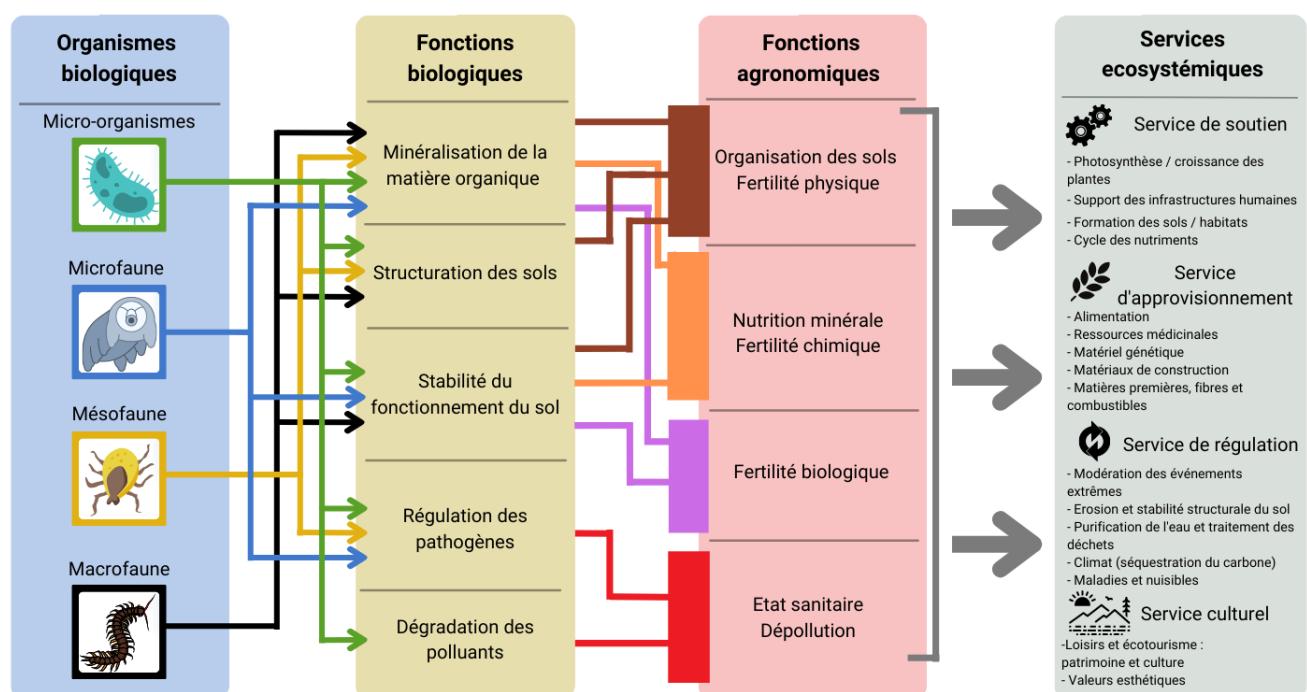


FIGURE 4 – Fonctions et services permis par les organismes du sol.  
Adapté de CHRISTEL et al. 2021.

La diversité des fonctions assurées par les organismes du sol permettent la réalisation de multiples services écosystémiques. Les services écosystémiques sont définis comme étant des bénéfices offerts par la nature pour le bien-être des sociétés et des écosystèmes (Millenium Ecosystem ASSESSMENT 2005). Ces services peuvent être de 4 différents types (FAO) :

- Les services de soutien, notamment *via* le maintien des habitats pour fournir un espace de vie aux organismes ou le maintien de la diversité génétique afin de garder un pool de gènes suffisant pour la mise au point des cultures et de l'élevage. La biomasse des organismes vivants dans les sols est directement liée à certains services de soutien comme

le cycle des nutriments qui permet la croissance et la bonne santé des plantes ainsi que la création d'habitats pour d'autres organismes.

- Les services d'approvisionnement (par exemple la fourniture en eau, nourriture, matériaux etc) ; la production de biomasse est directement liée aux services d'approvisionnement comme par exemple, le rendement des cultures ou l'élevage de certains animaux qui nous permettent de nous nourrir, ou encore l'approvisionnement en matières premières, matériaux de construction, fibres et combustibles pour nos infrastructures et nos modes de vie. Certaines molécules produites par les organismes vivants sur et dans le sol peuvent être utiles en tant que ressource médicinale ou pharmaceutique.
- Les services de régulation notamment des processus écologiques tels que la qualité de l'air, la fertilité des sols, la lutte contre les maladies, etc. De par leur implication dans le cycle de la MO, les organismes du sol contribuent également aux services de régulation, tant en terme de stockage de carbone (effets sur la qualité de l'air et régulation du climat) qu'en terme de recyclage de nombreux éléments et particulièrement azote. La présence de végétaux dans les zones urbaines agit comme des îlots de fraîcheur, régule donc la température et l'humidité et assure par la même occasion une dépollution de l'air. La purification de l'eau et le traitement des contaminants (polluants comme les éléments traces métalliques ou les pesticides) sont dépendants de la MO et donc des organismes capables de la dégrader, ce qui est le cas de certains micro-organismes (WOŁEJKO et al. 2020). Les organismes du sol permettent également la régulation des maladies et des ravageurs notamment grâce aux auxiliaires de culture tels que les carabes ou indirectement via la structuration des sols assurée par des organismes ingénieurs physiques.
- Les services culturels qui se réfèrent à des biens non-matériels et qui peuvent être liés au spirituel, à l'esthétique, au traditionnel, à l'éducatif, etc. Le nombre d'animaux et de végétaux présents dans un endroit donné peut avoir une valeur esthétique et faire partie du patrimoine culturel.

Dans ce continuum organismes - fonctions biologiques - fonctions agronomiques - services écosystémiques, les micro-organismes jouent un rôle central. Leurs extrêmes abondance et diversité supportent l'intensité et la diversité des fonctions biologiques des sols identifiées en figure 4. Par ailleurs, cette diversité des micro-organismes assurent la performance et la stabilité des fonctions agronomiques. Parmi les différents groupes biologiques cités, il s'agit du seul groupe pouvant être impliqué dans l'ensemble des fonctions biologiques et des services écosystémiques des sols.

Des théories sont apparues faisant le lien entre la diversité biologique et les capacités des écosystèmes à être productifs, stables et résilients. L'abondance et la diversité d'organismes présents dans les sols au sein même des différents groupes taxonomiques peuvent avoir une influence sur les services écosystémiques rendus. L'abondance des organismes est liée à la productivité des écosystèmes tandis que leur diversité (nombre d'espèces) est liée à la stabilité des

fonctions, c'est-à-dire la capacité du milieu à revenir à un état stable après une perturbation (résilience) et à sa capacité à résister à cette perturbation (résistance).

D'autre part, des études menées sur les plantes et les micro-organismes ont permis de mettre en évidence une productivité accrue lorsque la diversité biologique augmentait (van der HEIJDEN et al. 2004). Bien que de nombreux micro-organismes partagent des fonctions communes, notamment de minéralisation de la MO, une perte de diversité peut provoquer une perte de productivité et de fonctionnement des écosystèmes. Ainsi, productivité, diversité fonctionnelle et biodiversité semblent fortement liées (LOREAU et al. 2001), ce qui est compréhensible du fait d'une forme de complémentarité dans l'utilisation des ressources (chaînes trophiques).

#### **1.1.4 Pression sur les ressources du sol et enjeux pour l'agriculture**

Le sol est donc un système complexe assurant un grand nombre de fonctions et de services, en grande partie grâce aux organismes qui y habitent et plus particulièrement grâce aux micro-organismes. Partout dans le monde, les sols ont été modifiés par les activités humaines avec des conséquences fortes comme la diminution de la surface cultivable (FERREIRA et al. 2018), la baisse de la productivité des systèmes liée à une baisse de la fertilité des sols (PIERCE et al. 2017), les dérèglements des régimes hydrologiques et biologiques, la déstructuration physique (AMUNDSON et al. 2015), l'érosion, la pollution, la salinisation (DELONG et al. 2015) etc. Ces impacts peuvent être amplifiés par les changements climatiques actuels. Cependant, les modifications apportées par les hommes n'ont pas toujours eu des conséquences négatives. En effet, la fertilité et certaines propriétés physiques des sols ont été améliorées grâce à une gestion raisonnée en agriculture (assolement adapté, gestion attentive de la MO, amendements, irrigation, etc). Ces améliorations techniques permettent de palier à la baisse de fertilité et à l'altération de la structure du sol mais cela augmente la dépendance du système à des ressources externes finies et notamment une dépendance aux énergies fossiles. Par ailleurs, ces pratiques ne permettent pas nécessairement d'augmenter la résistance et la résilience du système face aux aléas, les agroécosystèmes ayant subi de fortes pertes ces dernières années suite à des événements extrêmes (BEN-ARI et al. 2018 ; ABABAEI et al. 2019 ; LI et al. 2019) : sécheresse et / ou excès d'eau, gel, maladies ...

L'enjeu aujourd'hui est d'assurer la durabilité des productions et cela ne semble possible qu'à travers une gestion durable des sols, c'est-à-dire le maintien ou le renforcement des services écosystémiques sans compromettre ni la diversité et les fonctions permettant ces services ni la production végétale (FAO). La qualité des sols, parfois également appelée santé des sols, est définie comme étant la capacité d'un sol à fonctionner et à soutenir une productivité biologique, à maintenir ou à améliorer la qualité de l'environnement et la santé des plantes, des animaux et la santé humaine (DORAN et al. 1994 ; DORAN et al. 1997 ; LARKIN 2015). Vu l'importance de la biologie des sols dans le fonctionnement des agroécosystèmes, cette gestion durable des sols implique à fortiori cette composante biologique, et particulièrement micro-

biologique vu leur position centrale dans le fonctionnement biologique des sols. Ainsi, l'usage pérenne des sols et plus particulièrement l'agriculture durable nécessite de répondre à plusieurs points :

1. Comprendre l'écologie des micro-organismes des sols : distribution, filtres environnementaux.
2. Caractériser leur réponse aux différentes pressions sur les sols, en particulier les pratiques agricoles.
3. Transmettre pour accompagner le conseil en gestion des agroécosystèmes.

## **1.2 Ecologie microbienne des sols**

Longtemps laissés de côté à cause de leur petite taille et des techniques trop peu performantes pour les caractériser, les micro-organismes sont des organismes pouvant être qualifiés de "clé de voûte" pour le fonctionnement des écosystèmes et plus particulièrement dans les sols (SINGH et al. 2018).

Depuis la deuxième moitié du XIX<sup>ème</sup> siècle avec les méthodes pasteuriennes de cultures des bactéries sur des milieux adaptés, les études des micro-organismes ont connu de très grandes avancées. Depuis le début du XXI<sup>ème</sup>, les méthodes d'identification et de quantification des micro-organismes sont de plus en plus performantes notamment grâce aux méthodes de séquençage haut débit et de quantification de l'ADN. La quantification d'ADN extrait à partir d'un échantillon permet de quantifier l'abondance des communautés microbiennes. Les méthodes de séquençage, quant à elles, ciblent un groupe taxonomique particulier grâce à des régions cibles dans l'ADN codant pour l'ARN. Ainsi, les gènes de l'ADN ribosomique 16S sont utilisés pour caractériser les communautés procaryotiques (bactéries et archées), les gènes de l'ADN ribosomique 18S et ITS sont utilisés pour cibler les communautés fongiques. Les résultats de ces méthodes permettent d'identifier des unités taxonomiques opérationnelles appelées OTU (*operational taxonomic unit*) générées à partir de la similarité de leurs séquences d'ADN (souvent à 97%, ce qui correspond à un niveau taxonomique entre le genre et l'espèce). Grâce à ces nouvelles technologies, des études ont permis de grandes avancées dans la compréhension des rôles et de l'écologie des micro-organismes dans le sol. Ainsi, il est possible d'identifier les OTU présentes dans les sols, et de quantifier leurs abondances relatives. Par ailleurs, de plus en plus d'analyses sont menées afin de comprendre les réseaux de co-occurrences et d'interactions de ces micro-organismes (KARIMI et al. 2019). Plus les organismes sont connectés entre eux, plus le système pourra être productif et résilient face à une perturbation. Aussi, il sera prochainement possible de relier les fonctions et donc les services écosystémiques des sols aux différents micro-organismes présents sur la base de ces matrices d'OTU grâce à des méthodes d'inférence (DJEMIEL et al. 2022). L'abondance, la diversité, la composition et les interactions des micro-organismes des sols ne sont pas identiques dans tous les sols de la planète. Leurs

études permettent ainsi de mieux comprendre les processus écologiques qui gouvernent la productivité, la résistance et la résilience de ces systèmes au travers des micro-organismes.

### 1.2.1 La distribution spatiale des micro-organismes

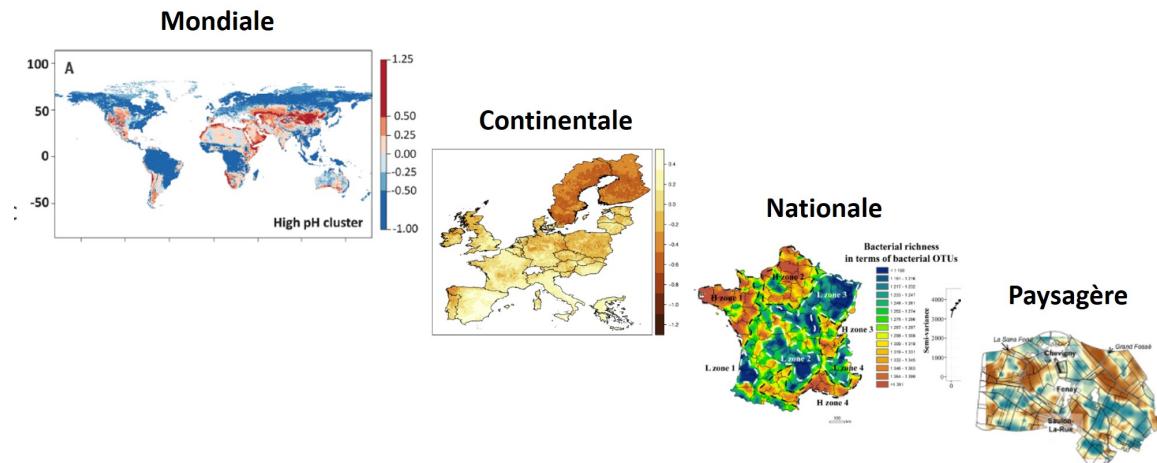
Présents sur tous les sols de la planète, les micro-organismes sont souvent considérés comme des organismes ubiquistes (présents partout) mais l'environnement sélectionne ceux qui sont les plus adaptés : "*everything is everywhere but the environment selects*" (BAAS BECKING 1934). Ce postulat indiquant que les communautés microbiennes des sols sont capables d'exister n'importe où mais sont dépendantes des conditions environnementales locales a été créé sur la base des techniques et des observations de l'époque et est cohérent avec des caractéristiques biologiques des micro-organismes (dispersion rapide par le vent, l'eau et *via* d'autres organismes, capacité à former des structures adaptées à la survie comme les kystes ou les spores, ...). Cependant, certaines études d'écologie microbienne massives sur la distribution spatiale des communautés permises grâce aux développements récents des techniques ont contredit ce postulat en prouvant qu'il existait une influence de la distance géographique sur la distribution de l'abondance et de la diversité des communautés microbiennes.

L'abondance microbienne et la richesse procaryotique des sols ont déjà été étudiées à différentes échelles spatiales dont les principales sont indiquées sur la figure 5 : mondiale (XU et al. 2013 ; DELGADO-BAQUERIZO et al. 2018), continentale (WALDROP et al. 2017 ; GRIFFITHS et al. 2016), nationale (HORRIGUE et al. 2016 ; XUE et al. 2019 ; GRIFFITHS et al. 2011 ; TERRAT et al. 2017), territoriale (SMITH et al. 2021) ou régionale (CLUZEAU et al. 2012), paysagère (LENTZSCH et al. 2005 ; CONSTANCIAS et al. 2015) , parcellaire (TESSIER et al. 1998), ou au niveau des agrégats (CONSTANCIAS et al. 2014).

Ces études ont permis de démontrer que les micro-organismes sont présents dans tous les sols mais que leur distribution spatiale est hétérogène (DEQUIEDT et al. 2011) et structurée. L'un des éléments les plus importants pour mieux comprendre ces distributions spatiales est la prise en compte de l'échelle spatiale utilisée pour examiner ces processus (THAKUR et al. 2020). En utilisant les mêmes méthodes d'identification et de quantification des communautés microbiennes des sols sur différentes échelles, il serait possible de mieux comprendre les processus écologiques gérant la distribution des micro-organismes des sols (RAMETTE et al. 2007 ; HANSON et al. 2012).

### 1.2.2 Des filtres environnementaux à l'origine de la distribution de l'abondance microbienne des sols

La distribution spatiale de la biomasse microbienne des sols est hétérogène et structurée. L'abondance des micro-organismes est dépendant de filtres environnementaux. En effet, il existe une forte corrélation entre la biomasse microbienne et le carbone organique du sol.



**FIGURE 5 – Distribution de la richesse bactérienne des sols à plusieurs échelles.**  
Les cartes proviennent chacune d'études différentes associées à des méthodes spécifiques, ces cartes ne sont donc pas comparables entre elles. Références des études : mondiale (DELGADO-BAQUERIZO et al. 2018); continentale (GRIFFITHS et al. 2016); nationale (TERRAT et al. 2017); paysagère (CONSTANCIAS et al. 2015).

D'autres paramètres physico-chimiques influent sur la biomasse microbienne notamment la texture (principalement le pourcentage d'argiles) et le pH des sols (HORRIGUE et al. 2016). Des éléments géographiques tels que l'altitude entrent également en jeu pour la distribution spatiale de l'abondance microbienne des sols, de même que la latitude et la longitude peuvent être déterminantes mais correspondent plus à un filtre climatique, l'accessibilité à l'eau et donc les précipitations limitant la biomasse microbienne (DRENOVSKY et al. 2010). De plus, l'usage des sols peut avoir un effet significatif sur leur distribution spatiale : ainsi, la biomasse microbienne est en moyenne plus élevée en forêt par rapport aux grandes cultures (DEQUIEDT et al. 2011). Tout particulièrement en terres arables, certaines pratiques agricoles peuvent influencer la biomasse microbienne des sols de manière plus ou moins forte. Le travail du sol perturbe la biomasse microbienne des sols, en particulier le labour (LE GUILLOU et al. 2019; LIENHARD et al. 2013). Ces changements peuvent avoir lieu selon des impacts directs comme indirects (via les paramètres physico-chimiques) sur les micro-organismes (BÜNEMANN et al. 2006).

### 1.2.3 Des processus écologiques et filtres environnementaux impliqués dans la distribution de la diversité des micro-organismes du sol

La distribution spatiale de la diversité des micro-organismes des sols dépend de quatre processus écologiques connus :

- **le processus de sélection** avec notamment des facteurs biotiques (interactions biologiques comme la compétition, la prédation, la facilitation, le mutualisme etc) et les facteurs abiotiques (*i.e.* filtres environnementaux) qui contraignent les communautés microbiennes des sols ce qui a pour effet de sélectionner certains groupes taxonomiques

- **le processus de dispersion** qui implique un déplacement des individus de manière active ou passive d'un endroit vers un autre (ce processus intervient notamment dans le cadre de la colonisation d'un nouvel habitat)
- **le processus de dérive écologique** qui est défini comme des modifications aléatoires au sein des espèces ou des populations (ROSINDELL et al. 2012)
- **le processus de mutation** est une modification arbitraire dans l'information génétique

La diversité des bactéries des sols peut être expliquée par des processus stochastiques et déterministes (sur la base de filtres environnementaux). Afin de déterminer quels processus gouvernent la distribution spatiale des micro-organismes du sol, des études ont été menées sur les relations entre diversité bactérienne de différents sites et la distance géographique ou la similarité environnementale.

- Les processus déterministes ont été identifiés comme les premiers processus expliquant la distribution spatiale des micro-organismes du sol. Ceci est en accord avec la théorie des niches écologiques qui stipule que les paramètres de l'environnement vont sélectionner les organismes du milieu qui seront adaptés aux conditions de l'habitat. Cette théorie est également en accord avec le postulat de BAAS BECKING 1934 "*everything is everywhere but the environment selects*".
- A l'inverse, les processus stochastiques ont abouti à la théorie neutre (HUBBELL 2005). Deux espèces possédant les mêmes caractéristiques et partageant la même niche écologique ont des probabilités égales de se reproduire ou de mourir, c'est donc l'aléatoire qui peut décider du sort de ces espèces. La communauté serait alors principalement influencée par la dispersion des espèces ainsi que la dérive écologique et les mutations.

Les processus écologiques se cachant derrière cette distribution spatiale des communautés microbiennes des sols peuvent être liés aux deux théories énoncées ci-dessus. En effet, les patterns ne peuvent pas être expliqués ni sur la base de la physico-chimie des sols et du climat ni aléatoirement. Les processus déterministes s'appuient sur des filtres environnementaux liés aux caractéristiques physico-chimiques et sur l'utilisation des sols. Les propriétés physico-chimiques du sol qui conditionnent la diversité bactérienne sont principalement le pH, le ratio carbone sur azote (C/N) et la teneur en argile (DEQUIEDT et al. 2011). Le climat peut être également un facteur déterminant de la distribution spatiale des communautés microbiennes du sol (DRENOVSKY et al. 2010). Par ailleurs, cette distribution spatiale de la diversité bactérienne des sols est dépendante de l'usage des sols : la diversité bactérienne est souvent plus élevée en grandes cultures par rapport aux forêts (DEQUIEDT et al. 2011). En terres arables, les pratiques agricoles peuvent avoir des effets sur les micro-organismes des sols et peuvent ainsi être impliquées dans ces processus de sélection. De plus, des variations temporelles des réponses des micro-organismes aux pratiques agricoles peuvent être observées et ainsi intervenir dans l'écologie de ces organismes.

La biomasse comme la richesse microbiennes des sols ont fait l'objet de nombreuses études. Ces dernières ont même permis d'établir des référentiels tels que le RMQS (réseau de mesure de la qualité des sols) en France ou le référentiel européen LUCAS (Land Use and Coverage Area frame Survey) (van LEEUWEN et al. 2017a). D'autres monitoring ont pu être menés à des échelles spatiales plus petites comme le paysage (CONSTANCIAS et al. 2015) ou la région mais n'ont pas nécessairement fait l'objet d'une publication scientifique (référentiel Sâone-et-Loire). Ces études à différentes échelles spatiales ont permis de prendre conscience de l'importance de l'abondance et de la diversité des micro-organismes des sols, ainsi que leur sensibilité aux pratiques agricoles. Les micro-organismes sont très importants pour la gestion des sols et c'est pour cela qu'ils sont considérés comme étant de bons indicateurs de la qualité des sols (CANNAVACCIULO et al. 2017; SCHLoter et al. 2018). Des outils ont pu être créés et utilisés pour le diagnostic de la qualité des sols en parcelles agricoles notamment dans le cadre du projet AgrInnov (CHEMIDLIN PRÉVOST-BOURÉ et al. 2018). Cependant, ces outils à disposition ne sont pour le moment pas en mesure de prendre en compte la variabilité temporelle de la biomasse et de la richesse microbiennes des sols. La modélisation permettrait de mieux comprendre ces dynamiques spatiales et temporelles de l'abondance et de la diversité microbiennes des sols, de pouvoir les prédire et de partager et diffuser ces connaissances à divers publics.

## 1.3 Modélisation en écologie

La modélisation est la conception et l'utilisation d'un modèle, c'est-à-dire une représentation de la réalité de manière simplifiée. La modélisation est de plus en plus utilisée et ce dans de nombreuses disciplines et de nombreux domaines. Bien qu'à l'origine, elle soit souvent associée à la physique et aux mathématiques, elle est de plus en plus présente dans les sciences de la terre, sciences de la vie et sciences de l'homme et de la société. Ses objectifs sont multiples : compréhension, développement technologique, aide à la décision, partage de connaissances, fondements de l'action (SCHMIDT-LAINÉ et al. 2002). Le monde de la recherche, plus particulièrement dans le domaine de l'écologie et de l'environnement, s'en sert de plus en plus. La notion de modèle peut avoir des significations différentes :

- Il peut s'agir notamment d'organismes vivants tels que les porcs dont les organes se rapprochent beaucoup de ceux des hommes. Leur étude permettent des avancées notamment en médecine. Il existe également des plantes modèles comme *Arabidopsis thaliana* dont les caractéristiques (cycle court, plante résistante demandant peu d'entretien) en font un bon cobaye pour contribuer aux avancées en biologie et en génétique. Au niveau des micro-organismes, la bactérie *Escherichia coli* qui se retrouve dans les tubes digestifs de la plupart des organismes à sang chaud est facilement cultivable, assez polyvalente et ubiquiste. Elle a permis des progrès importants dans la compréhension des bactéries et dans la biologie moléculaire et la génétique en général (mise en lumière du code génétique, des principes de réPLICATION et de transcription de l'ADN, etc). Cet

organisme a permis de grandes avancées technologiques notamment dans le domaine de la médecine (synthèse de protéines thérapeutiques comme l'insuline pour lutter contre le diabète, le taxol pour lutter contre le cancer, les interférons  $\beta$  pour soigner les scléroses en plaques etc) comme en écologie et en évolution (relations entre l'évolution du génome et l'adaptation, répétabilité des évolutions, apparition de nouveaux traits, dynamiques de populations proies prédateurs etc) ou encore dans les biotechnologies (production de fuel et de produits chimiques industriels tels que l'éthanol, le phénol ou le mannitol etc) (BLOUNT 2015).

- Il peut s'agir de modèles physiques tels que des objets permettant de reproduire, souvent à des échelles plus petites, une situation ou un problème matériel. Par exemple, les maquettes peuvent être des modèles pour étudier un phénomène physique comme l'aérodynamisme de l'aile d'un avion. En chimie, et notamment dans le cadre de l'enseignement, des boules et des bâtons sont utilisés pour représenter la structure tridimensionnelle des molécules sous forme d'atomes et de liaisons.
- Enfin, les modèles peuvent être abstraits sous forme de système formel (lié à une ou plusieurs formules) ou encore de représentations informatiques (programmation) afin d'obtenir des représentations numériques de ce qui doit être modélisé. Un système peut être défini comme un ensemble d'éléments en interaction. Ce sont ces types de modèles qui vont être employés dans la suite de ce manuscrit.

### 1.3.1 Les systèmes et les approches analytiques

Les modèles s'appuient sur des connaissances souvent disponibles sous forme de données que ce soit pour leur création (mesures du ou des phénomènes à modéliser), leur utilisation (données en entrée pour obtenir des données en sortie) ou pour comparer ou valider un modèle par rapport à des observations. La manière dont le modèle est créé va dépendre de l'objectif recherché. En écologie, de nombreux modèles sont créés dans le but de comprendre des phénomènes, des processus ou des comportements. Avant toutes choses, la notion de modèle en écologie est liée à la notion de système. Un système est défini comme un ensemble d'objets en interaction. Lorsque l'état du système est modifié au cours du temps, il s'agit alors d'un système dynamique. Par ailleurs, les systèmes peuvent eux-même être décomposés en sous-systèmes, l'environnement n'est donc pas toujours facile à délimiter. Si nous prenons l'exemple de la Terre, celle-ci forme à elle seule un système qui est lui-même intégré dans un autre système plus large (le système solaire) et peut être décomposé en une multitude de sous-systèmes (atmosphère, pédosphère, biosphère etc). La modélisation implique de définir les contours du système tant au niveau de l'échelle spatiale que de l'échelle temporelle. Par ailleurs, les objets étudiés au sein de ces systèmes doivent être définis. Dans le but de modéliser un phénomène au sein d'un système, un modèle peut être créé. Ce phénomène peut être défini à différentes résolutions (ou niveau d'observation). L'ensemble des composants du système n'est pas toujours

descriptible de manière exhaustive (objets en interaction entre eux de manière plus ou moins importante), des analyses se focalisent sur les relations entre quelques objets du système : pour ces types de modélisation, nous avons fait le choix dans ce manuscrit de parler de modélisation analytique. Ces types de modèles créés permettent de décrire de manière simple et précise un système en décomposant ses éléments les plus constitutifs et les plus simples souvent grâce à une ou plusieurs équations mathématiques dont les comportements sont connus. Autrement dit, la modélisation analytique vise à expliquer une variable (la variable réponse à expliquer) en fonction d'autres variables qui sont donc explicatives. Le but est de construire un modèle reproduisant au mieux les réponses de la variable à expliquer en fonction des variables explicatives. Pour cela, les chercheurs ont souvent recours aux statistiques. Ces modèles statistiques sont très nombreux et de plus en plus sophistiqués. Ils permettent de prendre en compte à la fois des phénomènes déterministes (évolution identique, pas d'aléatoire possible) et stochastiques (prise en compte de variations aléatoires pouvant être associée à une loi de probabilité). Les modèles les plus courants sont :

- les modèles linéaires (régression linéaire, analyse de variance ou de co-variance)
- les modèles linéaires généralisés (régression logistique, régression de Poisson)
- les modèles non-linéaires (réseaux de neurones, régression non-paramétrique)
- les modèles mixtes comprenant des variables explicatives aléatoires (modèles linéaires gaussiens mixtes, généralisés mixtes ou non-linéaires mixtes)
- les modèles de classification et de décision (méthodes CART, machine learning)
- d'autres modèles plus complexes mélangeant parfois plusieurs méthodes (bagging, boosting, random forest ou encore la méthode PLS qui sera abordée dans le chapitre 4 de ce manuscrit)

Toutes ces méthodes nécessitent souvent des conditions d'application (indépendance des échantillons, normalité des distributions et / ou homoscédasticité des variables ou des résidus) ainsi que des données propres, c'est-à-dire pré-traitées pour que celles-ci soient complètes (sans données manquantes), comparables (même ordre de grandeur ou prise en compte des différences d'ordre si elles existent), et dont les relations entre les variables soient connues (analyse de corrélation pour variables quantitatives, pour les variables qualitatives, ce travail peut être plus délicat). Les liens entre ces différentes variables n'ont pas nécessairement de direction prédéfinie, mais ils peuvent être confrontés à des concepts ou des mécanismes connus afin de pouvoir définir éventuellement des liens de causalité. En plus de l'aspect de compréhension, ces modèles statistiques permettent de prédire une valeur de la variable modélisée. Ainsi, ils apportent souvent des informations statiques du système : qu'il importe le nombre de fois où le modèle sera lancé, la valeur prédictive sera toujours la même (avec les mêmes conditions en entrée). Ces méthodes statistiques sont très performantes pour analyser un phénomène précis ou un système stable dans le temps (MÉRIAN et al. 2018).

### 1.3.2 De la modélisation systémique à la modélisation des systèmes complexes

Parmi ces modèles statistiques, certains sont dits systémiques, c'est-à-dire qu'ils permettent de modéliser un système et de rendre compte des processus au sein de celui-ci. Pour autant, un modèle dit systémique ne prend pas nécessairement en compte l'ensemble des processus et des composants du système. L'un des modèles les plus connus en écologie est le modèle proie-prédateur créé grâce aux équations de prédation Lotka-Volterra proposées indépendamment par Alfred James Lotka en 1925 et Vito Volterra en 1926 (voir encadré 1). Dans le but de comprendre ce système, celui-ci est décomposé en différentes parties (par exemple dans le cas du modèle proie-prédateur, les objets peuvent être des proies ainsi que des prédateurs avec chacun des caractéristiques particulières) qui permettent de reconstituer un fonctionnement d'ensemble. Ainsi, le système est simplifié en restreignant le nombre de paramètres qui sont déterminés et une meilleure compréhension du système est permise. Lorsque ces interactions varient au cours du temps, il s'agit alors de systèmes dynamiques. Cette notion de dynamique est apportée grâce à l'utilisation d'équations structurelles permettant d'identifier la cause de l'organisation du système. Ce modèle est à la fois un modèle analytique s'appuyant sur un ensemble d'équations différentielles mais il est également systémique car il représente un système permettant de connaître la dynamique des proies comme des prédateurs en minimisant le nombre de paramètres.

Lorsque le nombre d'entités en interaction prises en compte au sein d'un même système est élevé, des propriétés émergentes observables uniquement à l'échelle du système sont dévoilées. Il s'agit alors d'un système complexe. Les liens entre les différents constituants du système peuvent être plus ou moins complexes avec notamment des boucles, des rétroactions, des régulations. La modélisation des systèmes complexes *via* des approches analytiques nécessite de nombreuses connaissances et requiert une vue très large des systèmes, ce qui n'est pas toujours simple à mettre en place. Tous les processus attenants ne sont pas toujours connus d'où l'utilisation assez fréquente de boîtes noires. De plus, la complexité des solutions analytiques, le manque de règle de décision, la stochasticité du modèle peuvent limiter la résolution mathématique (HO 2016).

### Encadré 1 : Le modèle proie-prédateur

Principe : modéliser la dynamique des systèmes biologiques dans lesquels des proies et des prédateurs interagissent. Le but est de comprendre comment les proies et les prédateurs interagissent entre eux dans un milieu. Ces études ont été menées en tout premier lieu par Alfred James Lotka et Vito Volterra. Dans cet exemple, les proies sont des moutons et les prédateurs des loups. Les équations différentielles du modèle de Lotka Volterra sont les suivantes :

$$\frac{dx(t)}{dt} = x(t)(\alpha - \beta y(t)) \quad (1.1)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = -y(t)(\delta - \gamma x(t)) \quad (1.2)$$

avec  $x(t)$  = effectif de moutons au temps  $t$ ;  $y(t)$  = effectif de loups au temps  $t$ ;  $t$  = le temps;  $\alpha$  = le taux de reproduction des moutons;  $\beta$  le taux de mortalité lié à la prédation exercée par les loups;  $\delta$  = le taux de mortalité des loups et  $\gamma$  = le taux de reproduction des loups. Les paramètres  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\delta$  et  $\gamma$  dépendent des espèces étudiées. Avec une approche analytique, la résolution de ces équations permet de savoir dans quelles conditions les populations de proies et de prédateurs atteignent un point d'équilibre c'est-à-dire soit à l'extinction de l'une des 2 populations, soit un effectif de loups égal à  $\alpha / \beta$  et un effectif de moutons égal à  $\delta / \gamma$ . Cependant, ces points d'équilibre sont rarement atteints. En modifiant les paramètres en entrée du modèle, une période cyclique se dessine : lorsqu'il n'y a plus assez de proies, les loups voient leur population en déclin ; lorsque les moutons ne sont plus menacés par les prédateurs, leur population se met à croître et ainsi de suite.

Dans le cas d'une approche systémique utilisant une simulation multi-agents, chacun des moutons et loups sont représentés dans l'environnement en tant qu'agents. De nouveaux aspects peuvent être ajoutés notamment l'aspect spatial qui pourra constituer le système de ce modèle. Les équations de Lotka-Volterra sous-entendent des postulats forts (ressources illimitées pour les proies, croissance exponentielle des proies lorsqu'elles ne sont pas prédatées, taux de prédation proportionnel à la rencontre des proies et des prédateurs). Cependant, dans la nature, ces postulats ne sont pas systématiquement justes, les ressources n'étant pas toujours illimitées ou la croissance des deux populations pouvant être soumise à d'autres contraintes (maladies, compétition de niches, etc). D'autres constituants de l'environnement réel pourront être pris en compte grâce au modèle systémique multi-agents : ce que mangent les moutons dans leur environnement, ajout de conditions pour pouvoir se reproduire, besoin d'énergie pour chasser, manger, se reproduire etc). En spatialisant les naissances et morts des moutons comme des loups par la représentation d'agents se déplaçant dans un environnement, la prédation ne sera pas la même selon la localisation dans le système. Il s'agit d'une propriété émergente du modèle puisque cette prédation spatialisée n'a jamais été modélisée directement mais découle de l'ensemble du système et des individus qui le composent.

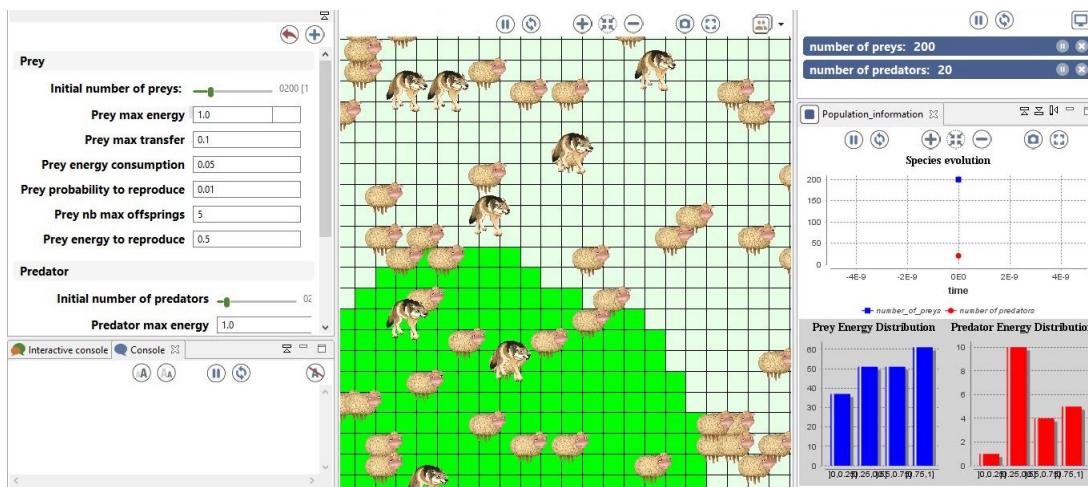


FIGURE 6 – Exemple du modèle proie-prédateur en système multi-agents.

Ce modèle a été créé grâce au logiciel GAMA Platform et est issu des tutoriels d'utilisation du logiciel <https://gama-platform.org/>

Les approches systémiques *via* des méthodes statistiques permettent une meilleure compréhension des systèmes et peuvent être assez performantes, cependant elles ont des limites. Ces modèles sont statiques et sont limités dans la prise en compte des évolutions temporelles des systèmes. Ces méthodes sont également confrontées à une quantité de données pouvant être intégrées de manière subjective. Par ailleurs, le contenu de ces modèles n'est souvent pas propice au partage des connaissances et à l'aide à la décision. Certaines de ces limites peuvent être levées grâce à la modélisation des systèmes complexes par des méthodes informatiques de simulation.

### 1.3.3 Les modèles informatiques et les simulations multi-agents

Les avancées dans le domaine de l'informatique ont permis des améliorations fulgurantes en termes de modélisation. L'augmentation en puissance et la disponibilité croissante des ordinateurs ont permis au monde de la recherche de disposer d'une puissance de calcul phénoménale (TREUIL et al. 2008). Les domaines des mathématiques et de l'informatique, bien que différentes, sont intrinsèquement liés. L'informatique intervient comme outil de mise en œuvre de la modélisation notamment sur base mathématique mais pas seulement. En effet, c'est un moyen propre de modélisation qui s'intéresse à l'aptitude à créer un réseau complexe, dynamique et dont les composants sont en interaction (SCHMIDT-LAINÉ et al. 2002). Elle permet le rassemblement de connaissances sous différentes formes, pouvant même associer plusieurs modèles (système de modèles). L'informatique a facilité l'approche des systèmes complexes, c'est-à-dire le rassemblement de nombreuses composantes de natures diverses, à différentes échelles d'organisations et pouvant être dynamiques dans l'espace comme dans le temps. La notion de simulation informatique est importante puisque c'est grâce aux simulations que le modèle va pouvoir être exécuté et c'est ainsi que les données en sortie (les résultats de simulation) vont pouvoir être obtenues. Grâce à ces simulations, toute une multitude de scenarii vont pouvoir être imaginés et testés. Les résultats de simulations pourront être confrontés à des données expérimentales pour valider le modèle ou au contraire l'inflimer. Lorsque le modèle est spécifié dans un langage compatible avec le simulateur (qui sert à exécuter les simulations), il peut alors être exécuté et interprété directement : le modèle est alors opérationnel (TREUIL et al. 2008). Par ailleurs, la modélisation dans le domaine de l'écologie n'oppose pas nécessairement l'approche analytique à l'approche de simulation des systèmes complexes mais permet plutôt de coupler les deux ou de les mener en parallèle comme l'indique la figure 7. Le processus de modélisation part d'un phénomène ou d'un ensemble de phénomènes à modéliser : l'objectif est alors défini et des connaissances sont utilisées sous la forme de concepts, données, mesures ou observations. Le processus de modélisation passe souvent par la mise en place d'une ou plusieurs formules découlant des connaissances déjà acquises. Dans le cas du processus analytique, la résolution de la formule passe par une étude logique où par exemple, les solutions d'une équation sont trouvées en minimisant les erreurs ou en maximisant la compréhension. Dans le cas de la

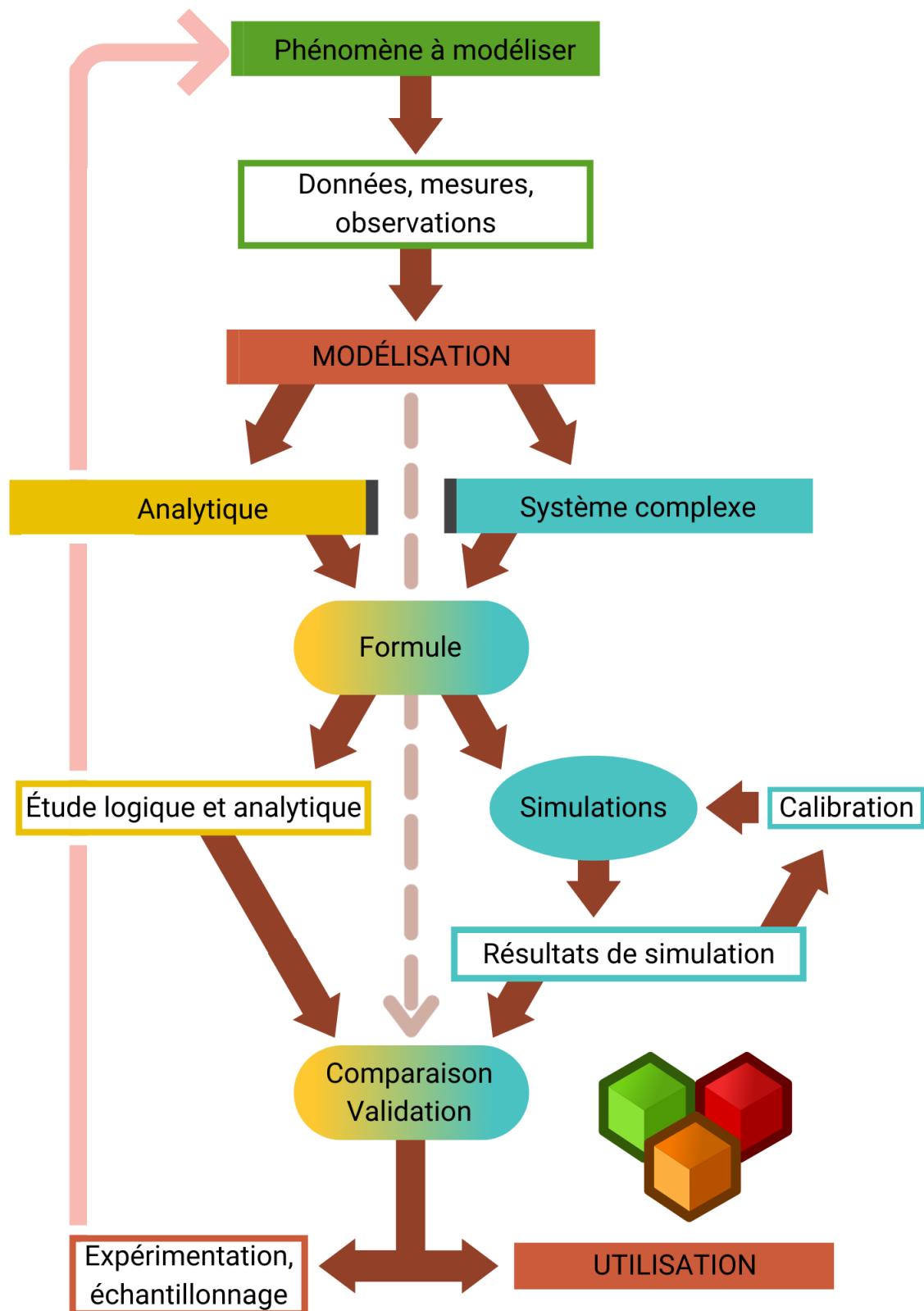


FIGURE 7 – Schéma du processus de modélisation en science. Les approches analytiques et de simulation de systèmes complexes peuvent être menées en parallèle.

Figure modifiée d'après SCHMIDT-LAINÉ et al. 2002

modélisation de systèmes complexes par le biais de simulations, les paramètres sont explorés puis calibrés. Par ailleurs, une dernière étape consiste à confronter le modèle créé à d'autres connaissances pour avoir une première étape de validation. Après cette étape, soit un nouvel échantillonnage ou une nouvelle expérimentation peuvent être menés pour modifier le modèle ou l'améliorer, soit il pourra être utilisé. Les modèles de simulation de systèmes complexes peuvent être composés de plusieurs sous-modèles y compris des modèles analytiques.

Une des méthodes de modélisation informatique permettant d'utiliser diverses approches (y compris l'approche systémique) est la modélisation multi-agents. Au sein de ces modèles, les composants représentés du système sont décrits par des agents évoluant dans un environnement donné et pouvant interagir selon certaines règles définies. La nature de ces composants peut être très variée : animaux, plantes, micro-organismes, hommes, parcelles de terres etc. Ces agents possèdent des attributs qui leurs sont propres, peuvent avoir des comportements définis et peuvent détenir des capacités de perception et de communication. Enfin, ils sont autonomes et ils sont capables d'adapter leurs décisions suite à un changement de situation. L'état des agents peut être ainsi défini par l'ensemble de leurs attributs à un instant donné et l'ensemble des agents présents dans le modèle forme l'état du système. L'émergence des phénomènes qui découlent de ces structures collectives permet ainsi de répondre aux questions scientifiques posées en amont. Ce type de modélisation est utilisé assez fréquemment en science sociale et économique et est de plus en plus connu dans d'autres domaines comme la géographie, la physique, les sciences de l'environnement. Les SMA sont assez génériques puisqu'elles permettent d'appréhender n'importe quel type de système et ce dans de nombreux domaines. Elles rendent possible le couplage de nombreuses techniques de modélisation y compris les méthodes analytiques vues précédemment. Elles permettent également un emboîtement des sous-systèmes dans un système défini avec une hiérarchie dont certains paramètres seront plus importants que d'autres. Cette approche permet de lever des verrous importants auxquels les sciences agro-environnementales sont souvent confrontées : le couplage de processus, les emboîtements d'échelles spatiales comme temporelles et la généricté des modèles. Cependant, le manque de cadre méthodologique et la diversité des disciplines, travaux et méthodes regroupés sous ces mêmes systèmes rendent difficile l'accessibilité et la réutilisation des études et modèles existants.

Pour autant, les SMA facilitent les échanges entre différentes parties prenantes et permettent des perspectives intéressantes quant aux modèles destinés à partager des connaissances et aider aux décisions (TAILLANDIER et al. 2019b). Ils permettent notamment la co-construction de modèles et ainsi de contribuer aux sciences participatives. Les connaissances ne pouvant pas toujours être détenues que par une seule personne, des groupes pluridisciplinaires peuvent être réunis autour d'une thématique commune (mais pouvant avoir des objectifs personnels différents). Cependant, pour que l'ensemble des co-créateurs et utilisateurs de ces modèles puissent s'investir, un compromis doit être choisi entre la simplification du modèle et la diversité des pa-

ramètres permettant sa description. Ainsi, 3 approches permettent de caractériser ces modèles :

- l'approche KISS (*keep it simple, stupid*) qui permet de résumer le plus simplement possible des systèmes complexes grâce à une représentation simplifiée mais permettant une représentation fidèle des comportements et des concepts. Les résultats de ces modèles peuvent être complexes et indiquer bien la notion de dynamique.
- l'approche KIDS (*keep it descriptive, stupid*) qui permet de créer des modèles explicatifs. Dans cette approche, les composants du modèles sont décrits dans toute leur complexité. La représentation graphique peut être très fidèle à l'environnement modélisé grâce notamment aux systèmes d'information géographique (SIG). Cette approche nécessite beaucoup de connaissances et notamment des données pour pouvoir représenter l'ensemble des éléments du système.
- une troisième approche intermédiaire des 2 premières a vu le jour et est plus spécialisée pour les approches participatives : l'approche KILT (*keep it a learning tool!*, LE PAGE et al. 2017). Cette approche permet de réaliser des modèles ni trop simples, ni trop détaillés qui se focalisent sur certaines spécificités uniquement.

La modélisation des processus des sols, des fonctions et des services écosystémiques associés aux organismes vivants dans les sols et particulièrement des micro-organismes est un challenge pour le futur de la gestion des écosystèmes et particulièrement de l'agriculture. De nombreux modèles existent déjà mais sont spécifiques (modélisation d'un seul processus à la fois et souvent dans une seule et unique discipline) (VEREECKEN et al. 2016). Dans le but d'une meilleure compréhension, du partage de connaissances et pour l'aide à la décision, des modèles systémiques interdisciplinaires doivent être développés, mettant en lien tous les acteurs que ce soit les experts des domaines ainsi que les scientifiques et les modélisateurs. C'est dans cette idée qu'un collectif de chercheurs appelé *Commod* (*companion modelling*) s'est mobilisé pour mettre en place une modélisation d'accompagnement. Cette approche permet d'allier modélisation et jeux sérieux afin de permettre une compréhension et une implication de personnes de disciplines différentes. Les SMA sont alors utilisés comme objets de médiation et permettent la discussion entre différents acteurs autour d'une problématique commune. Par ailleurs, de manière un peu plus poussée, les méthodes agiles permettent la collaboration entre plusieurs experts de différentes disciplines. Cette méthode place l'Homme et ses besoins au cœur du processus. Ainsi, cette méthode se veut flexible, et fait souvent appel à un processus itératif sous forme essai-erreur.

Qu'importe la méthode de modélisation utilisée, pour que les modèles créés soient utiles et puissent être utilisés, il est important de passer par des étapes de calibration, de validation et d'exploration du modèle. Toutes ces étapes dépendent de l'objectif du modèle. Il est donc primordial de bien fixer les objectifs du modèle en amont et d'identifier ses utilisateurs (si le modèle est destiné à des personnes autres que les concepteurs). Une fois les objectifs définis et

le modèle construit, la première étape de calibration consiste à ajuster les paramètres du modèle par rapport à des données de référence, par l'usage des statistiques et/ou par expertise. Cette étape de calibration peut être plus ou moins complexe selon le nombre de paramètres à optimiser. Le lancement de multiples simulations avec divers jeux de paramètres sera dans ce cas utile afin de déterminer le ou les jeux de paramètres qui permettent de reproduire le plus fidèlement possible le processus étudié. Une fois le modèle calibré, l'étape suivante est la validation. Elle consiste à savoir si les résultats sont acceptables par rapport au phénomène modélisé. La plupart du temps, ce processus de validation passe par la confrontation de données observées aux données prédictes par le modèle. Ces données d'observations doivent être différentes de celles utilisées pour calibrer les paramètres du modèle. Cependant, cette validation sur un jeu de données n'est pas toujours suffisante pour dire qu'un modèle est "valide" (AMBLARD et al. 2006). Dans le cas particulier des SMA, la validation peut passer par 2 étapes : la validation interne et la validation externe. La validation interne consiste à vérifier si les propriétés du modèle correspondent à ce qu'on attendait de lui. Il est possible de vérifier la robustesse du modèle c'est-à-dire sa capacité à ne pas être complètement perturbé par de petites modifications et la sensibilité du modèle pour savoir si les réponses sont bien différenciées sur l'espace des paramètres. La validation externe consiste à comparer les sorties du modèle avec des données observées. Enfin, explorer le modèle sert à comprendre le système modélisé, et pouvoir le mettre en application pour prédire des valeurs et aider aux décisions. Ainsi, les étapes de validation et d'analyse de sensibilité font partie de cette exploration. Elle passe aussi par le test d'opérationnalité du modèle qui permet de s'assurer que le modèle peut reproduire fidèlement un résultat dans des conditions autres que son champ de validation. Pour les modèles destinés à être intégrés au sein d'outil d'aide à la décision (OAD), cette notion est importante et permet d'éviter des erreurs lors du déploiement de l'outil. Un outil d'aide à la décision est défini comme un support permettant de faire des choix et de proposer une analyse des coûts et des bénéfices d'actions menées. Ces outils s'appuient généralement sur un modèle, qu'il soit conceptuel ou analytique, et sont très utilisés dans le cadre de la recherche appliquée.



## **Chapitre 2**

### **Problématique et stratégie de recherche**



Les sols sont des écosystèmes dont l'hétérogénéité et l'organisation structurée offrent une grande diversité d'habitats pour des organismes d'une extrême abondance et diversité. Ces organismes vivants sont en constantes interactions entre eux et avec leur environnement, faisant des sols des écosystèmes dynamiques à différentes échelles spatiales et temporelles. Au sein de ces écosystèmes, les micro-organismes (bactéries, champignons et archées) sont les plus abondants et les plus diversifiés. Ils assurent de nombreuses fonctions clés pour la vie des sols (dégradation de la MO, nitrification, maintien de l'état structural des sols, dépollution, etc) et contribuent ainsi à divers services écosystémiques rendus par les sols. L'étude et la compréhension des mécanismes qui permettent la diversité et l'abondance de ces micro-organismes peuvent être utilisées comme levier pour la gestion durable des sols en agriculture.

Les 15 dernières années ont connu un essor des études en écologie microbienne des sols aboutissant à des gains de connaissance importants, notamment sur leur distribution et ses déterminants. Ainsi, l'abondance et la richesse des micro-organismes du sol présentent une distribution spatiale hétérogène et structurée à différentes échelles allant de la parcelle (TESSIER et al. 1998) au paysage (CONSTANCIAS et al. 2015), au territoire national (DEQUIEDT et al. 2011 ; GRIFFITHS et al. 2011) et à l'échelle mondiale (DELGADO-BAQUERIZO et al. 2018). Elle est principalement liée aux processus déterministes et stochastiques dont la part peut varier. Les processus stochastiques sont liés à des phénomènes de dispersion spatiale, de mutation et de dérive écologique. Ces phénomènes sont associés à des événements imprévus et parfois indécelables générant des fluctuations plus ou moins fortes au sein des populations microbiennes. Les processus déterministes, quant à eux, sont liés à des filtres environnementaux notamment les paramètres physico-chimiques du sol (pH, carbone organique, ratio C/N, texture des sols, ...), géographiques (altitude) et enfin l'usage des sols (forêts, prairies, vignes et vergers, grandes cultures). Plus particulièrement au sein des grandes cultures, les micro-organismes sont sensibles aux pratiques agricoles (PONGE et al. 2013). Cette sensibilité peut être plus ou moins forte selon la pratique qui est appliquée et le contexte pédo-climatique. Les tendances des impacts de pratiques agricoles sur les communautés microbiennes des sols sont plus ou moins connues. Par exemple, certaines études ont montré que le travail du sol impactait négativement les micro-organismes des sols (CONSTANCIAS et al. 2015 ; LIENHARD et al. 2013 ; KRAUT-COHEN et al. 2020). Cependant, l'impact de certaines pratiques agricoles sur ces micro-organismes n'est pas souvent facile à évaluer avec précision. Un des exemples les plus flagrants est la méconnaissance de l'impact de l'usage de PPP sur l'abondance et la diversité microbienne car cette pratique ajoute diverses substances dans les sols pouvant être délétères et parfois bénéfiques pour les micro-organismes des sols (WOŁEJKO et al. 2020). D'après STEGEN et al. 2012, les processus déterministes et stochastiques influencent simultanément l'assemblage des communautés microbiennes des sols mais leurs poids diffèrent dans le temps et dans l'espace. Les processus déterministes gouvernent la composition des communautés et le renouvellement entre les communautés tandis que les processus stochastiques

ont une forte influence sur les changements au sein des communautés, notamment des modifications de compositions et d'abondances des taxa qui deviennent prédominants par rapport à d'autres. De plus, le renouvellement des communautés microbiennes des sols est fortement lié au renouvellement des habitats disponibles (RANJARD et al. 2013) et donc à des processus déterministes de sélection des micro-organismes selon des filtres environnementaux.

Forts de ces connaissances et de ces développements, il est aujourd'hui reconnu que les micro-organismes du sol sont des bioindicateurs de la qualité des sols (BISPO et al. 2018; CANNAVACCIOUO et al. 2017). Ainsi, ces indicateurs pourraient permettre de gérer les sols de manière durable. Des modèles d'estimation de la biomasse moléculaire microbienne (HORRIGUE et al. 2016) et de la richesse taxonomique bactérienne (TERRAT et al. 2017) sur la base des processus déterministes en fonction des paramètres physico-chimiques du sol ont été développés. Ces modèles sont utilisés pour diagnostiquer la qualité des sols. Cependant, il existe des fluctuations temporelles de la biomasse microbienne des sols au cours du temps. Ces fluctuations sont liées notamment à la gestion des sols et plus particulièrement aux pratiques agricoles. Les impacts des pratiques agricoles dépendent du système de cultures étudié et de la succession des pratiques agricoles dans le temps (itinéraires techniques) pouvant parfois mener à des effets de compensation entre pratiques. Il en est de même pour le climat et plus particulièrement les précipitations qui gèrent l'humidité des sols et qui peuvent impacter la biomasse microbienne (LIU et al. 2009). De même, les saisons dans les régions tempérées peuvent grandement modifier l'abondance des micro-organismes (MCDANIEL et al. 2016; DÍAZ-RAVIÑA et al. 1995). Par ailleurs, la notion de gestion agricole est dépendante de la temporalité qui n'est généralement pas prise en compte dans les modèles analytiques où le système est considéré comme statique. Ainsi, des méthodes de modélisation plus complexes, permettant d'examiner à la fois les dynamiques temporelles et spatiales des communautés microbiennes des sols doivent être appliquées. Ces modèles de prédiction de l'abondance et de la richesse microbiennes des sols permettraient une meilleure compréhension des impacts des pratiques agricoles sur les sols et mèneraient vers l'opérationnalité de ces bioindicateurs de la qualité des sols (CHEMIDLIN PRÉVOST-BOURÉ et al. 2018).

Ainsi, plusieurs verrous ont pu être identifiés en amont de ce travail :

- Certaines connaissances sont manquantes pour comprendre les réponses de l'abondance microbienne des sols aux différentes pratiques agricoles. L'acquisition de données pour quantifier l'impact des différentes pratiques agricoles sur la biomasse semble être nécessaire.
- L'identification d'une échelle spatiale d'étude peut être déterminante pour comprendre l'impact des pratiques agricoles sur les communautés microbiennes, il est donc nécessaire d'identifier une échelle pertinente.
- Des modèles ont déjà permis de grandes avancées sur la compréhension de l'écolologie des micro-organismes des sols. Cependant, les modèles statistiques dits analytiques donnent des résultats statiques et ne prennent pas vraiment en compte la variabilité tem-

porelle de la biomasse microbienne des sols. En outre, plus un modèle est complexe et plus il est difficilement transférable pour les utilisateurs, que ce soit pour un objectif de compréhension, de diagnostic ou d'aide à la décision.

Dans cette étude, les travaux mis en œuvre visent à comprendre et caractériser les dynamiques spatiales et temporelles de l'abondance des micro-organismes dans le sol. La réalisation de ce projet passe par une démarche de modélisation et d'évaluation de la transférabilité du modèle grâce à des ateliers participatifs. Les réponses à ces problématiques passent par plusieurs étapes qui remplissent chacune un objectif :

1. La compréhension et la quantification de l'impact de chacune des pratiques agricoles sur la biomasse microbienne des sols ;
2. La caractérisation de la dynamique spatiale et temporelle de la biomasse microbienne et de la richesse bactérienne face à des changements de pratiques agricoles au cours du temps et les différents filtres environnementaux qui génèrent les patterns observés ;
3. La modélisation de la dynamique spatiale et temporelle de la biomasse microbienne des sols à plusieurs échelles ;
4. Le test d'opérationnalité du modèle et la transférabilité des connaissances acquises à différents publics.

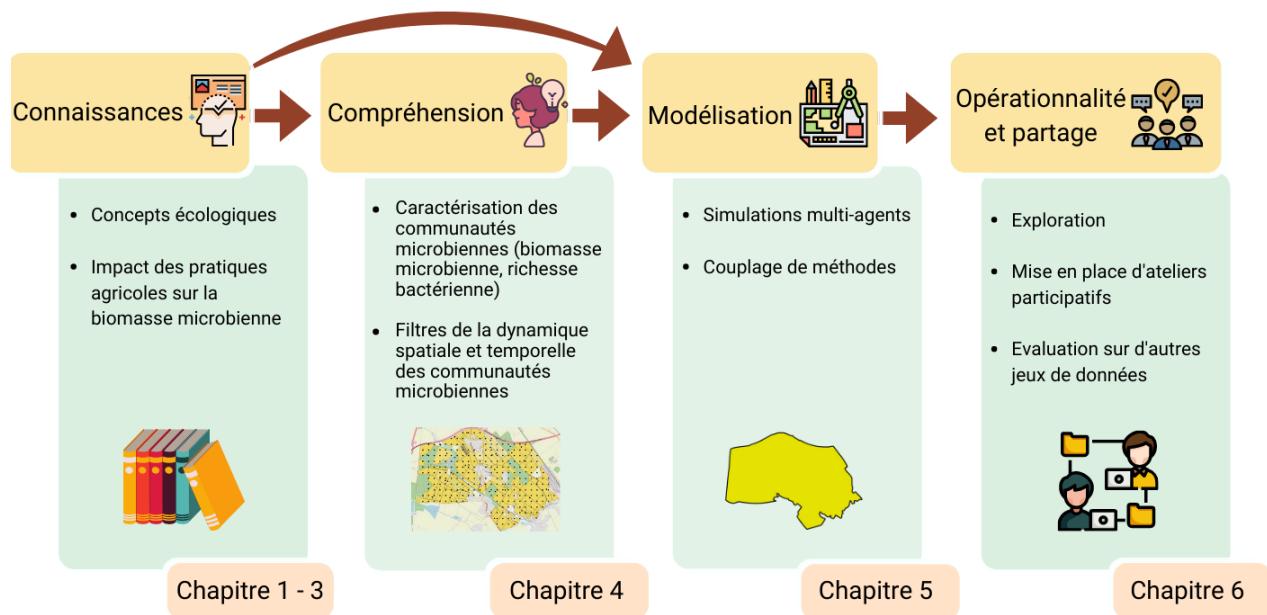


FIGURE 8 – Schéma du déroulement global de la thèse.

Pour répondre à ces objectifs, une stratégie de recherche a été mise en place et a rythmé ces travaux de thèse selon un déroulement décrit en figure 8. Afin de compléter les connaissances déjà acquises sur la compréhension de la dynamique de la biomasse microbienne des sols dans un contexte agricole, la sélection et l'analyse de publications de rang A ont permis de déterminer l'impact de chacune des pratiques agricoles sur la biomasse microbienne des sols. Les résultats de cette analyse sont présentés dans le **chapitre 3** sous le format d'une revue qui pourra faire l'objet d'une publication. L'objet d'étude de chacune de ces publications est souvent l'échelle de la parcelle ou l'échelle du territoire. Cependant, une échelle pertinente pour l'étude de la dynamique des communautés microbiennes des sols dans un contexte agricole est celle du paysage. En effet, le paysage a l'avantage de rassembler de nombreuses parcelles agricoles de différents propriétaires dont les pratiques seront hétérogènes au sein de cet environnement. En revanche, les caractéristiques physico-chimiques des sols ainsi que les conditions climatiques sont souvent peu variables à cette échelle ce qui permet de focaliser l'étude sur les filtres environnementaux liés aux pratiques agricoles. Enfin, c'est une échelle décisionnelle pour les agriculteurs qui souvent possèdent de multiples parcelles plus ou moins dispersées à l'échelle d'un paysage et qui sont souvent soumises aux mêmes lois et politiques de gestion au niveau social.



FIGURE 9 – Carte de la zone atelier de Fénay.

Les polygones de couleur verte indiquent des parcelles forestières, celles en jaune indiquent les parcelles agricoles, les parcelles rouges correspondent à des zones urbaines, les points blancs correspondent aux points d'échantillonnage.

Ainsi, ces travaux s'appuient principalement sur un paysage agricole situé en Bourgogne : la zone atelier de Fénay ( $47^{\circ} 14'37''N$ ,  $5^{\circ}03'36''E$ ). Cette zone est composée de parcelles forestières (environ 30%) et de parcelles agricoles (70%) dont les pratiques sont recensées en détails depuis 2004. Plusieurs sites de prélèvements indiqués dans la figure 9 ont permis de caractériser la physico-chimie et l'abondance et la diversité microbienne des sols à trois périodes d'échantillonnage : septembre 2011, septembre 2016 et septembre 2019. La première campagne d'échantillonnage (2011) a permis de poser les bases concernant la répartition spatiale de la biomasse microbienne et de la richesse bactérienne à l'échelle du paysage et d'identifier les filtres environnementaux impliqués (CONSTANCIAS 2014).

Grâce au monitoring de la zone atelier de Fénay, la répartition spatiale de la biomasse microbienne et de la richesse bactérienne a pu être étudiée au cours du temps en regard de la distribution des variables filtrantes comme la physico-chimie des sols ainsi que les pratiques agricoles. Une approche statistique a permis de mieux comprendre les variations temporelles et spatiales de la biomasse microbienne comme de la richesse bactérienne à l'échelle du paysage. Ces résultats sont présentés dans le **chapitre 4** de ce manuscrit sous son format de publication de rang A dans le journal Plos One en 2021 (DUNN et al. 2021).

Par ailleurs, un des objectifs de ces travaux est d'aboutir à un modèle capable de simuler la biomasse moléculaire microbienne en fonction des pratiques agricoles menées à une échelle pluri-annuelle (de 3 ans à 10 ans). Le modèle ainsi créé permettrait d'aider les agriculteurs à comprendre l'effet des pratiques agricoles sur la biomasse microbienne des sols et tendre vers un outil d'aide à la décision. Au vu des objectifs donnés, une approche de modélisation multi-agents a été mise en œuvre. Les simulations multi-agents (SMA) sont adaptées aux sciences du sol (MARILLEAU et al. 2008). En effet, ces approches sont malléables et permettent une meilleure prise en compte des aspects multi-échelles spatiales et temporelles. Par ailleurs, elles permettent l'utilisation d'un processus de modélisation itératif sous format essai - erreur grâce aux simulations informatiques. Le modèle créé sur la dynamique de la biomasse microbienne en fonction de pratiques agricoles a ainsi été développé en utilisant une approche de couplage de données empiriques avec des données conceptuelles. Ce modèle, sa construction ainsi que sa calibration sont présentés dans le **chapitre 5** sous le format d'une pré-publication qui respecte les exigences de mise en forme du journal Ecological Modelling.

Enfin, les SMA permettent la modélisation des systèmes réels complexes, les rendent intuitifs et permettent le dialogue entre les parties prenantes de différentes disciplines lors d'ateliers participatifs. Le logiciel utilisé dans le cadre de cette étude est d'ailleurs particulièrement adapté aux aspects participatifs puisqu'il propose une visualisation spatiale des données, ce qui nous a permis de mener à bien des ateliers participatifs et ainsi faire le premier pas vers un outil d'aide à la décision. Le principe de ces ateliers, leurs objectifs ainsi que les modèles qui ont été développés sont présentés dans le **chapitre 6**. Le scénario ainsi que les résultats de ces ateliers sont également discutés.

Ce projet de thèse mêle biologie, agronomie et informatique. Elle a été conduite au sein de l'UMR 1347 Agroécologie de l'INRAe de Dijon (Bourgogne) en co-encadrement avec l'UMR 6174 Femto ST de l'Université de Franche-Comté à Besançon et l'UMI 209 UMISCO de l'IRD de Bondy (Île de France). Co-financée à 50% par le métaprogramme INRAe MEM « Méta-omiques et écosystèmes microbiens » et par l'association loi 1901 OFSV (Observatoire Français des Sols Vivants), cette thèse a également bénéficié d'un financement FEDER (projet MICSCAPE, 2019-2021) ainsi que l'acquisition d'un appel d'offre interne de l'UMR (MIC-CA-SYS) pour la validation du modèle sur des données externes. Elle a également bénéficié d'un fort appui technique notamment pour l'acquisition de données sur le paysage de Fénay grâce à l'appui du pôle GESTAD de l'UMR Agroécologie. Cela a concerné le recensement des pratiques agricoles mises en œuvre sur ce paysage ainsi que les données obtenues grâce à la plateforme CA-SYS. L'OFSV a également contribué à l'acquisition de données et à l'avancement du projet grâce à la mise à disposition d'une base de données contenant des informations sur la biomasse microbienne, les pratiques agricoles appliquées et les données de physico-chimie des sols. Cette base de données concerne le suivi de parcelles en France dans le cadre du projet REVA (réseau d'expérimentation et de veille à l'innovation agricole) pour une validation du modèle sur des données dans des contextes pédo-climatiques et agricoles différents. Enfin, ce projet a également impliqué des échanges avec des acteurs du monde agricole notamment la chambre d'agriculture de Côte d'Or (CA21) et plus particulièrement un groupe d'agriculteurs de Côte d'Or ainsi que l'implication de chercheurs notamment d'Agrosup Dijon, de l'université de Bourgogne et de l'INRAe de Dijon.

**Financement**



**Partenaires**



FIGURE 10 – Logos des différents instituts ayant contribué à ce projet de thèse.

## **Chapitre 3**

# **Revue bibliographique de l'impact des pratiques agricoles sur l'abondance des micro-organismes des sols**



Dans ce chapitre, l'objectif est dans un premier temps d'identifier les leviers agronomiques et les pratiques agricoles utilisées au sein des systèmes agricoles qui peuvent avoir un effet sur les sols et notamment sur la biomasse microbienne. Ensuite, à l'aide d'une sélection de revues scientifiques traitant de ces différents leviers agronomiques, l'impact de chacune des pratiques agricoles est quantifié. Une analyse de ces résultats est proposée.

### 3.1 Introduction

L'utilisation des agroécosystèmes pour produire des matières premières à visée alimentaire, énergétique ou de matériaux, s'appuie sur des systèmes de production déployés à l'échelle de l'exploitation agricole. Chaque exploitation décompose sa gestion selon des itinéraires techniques mis en œuvre à l'échelle de chaque parcelle agricole, ces itinéraires techniques étant constitués à partir des principes agronomiques, écologiques, économiques ou encore sociologiques afin d'atteindre les objectifs en termes de rendements, de qualité ou encore de revenus. Avec l'augmentation des besoins alimentaires et les progrès techniques, la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle a été marquée par une transformation des pratiques agricoles pour augmenter les rendements. Ainsi, l'utilisation des agroécosystèmes s'est intensifiée grâce au développement de la mécanisation, à l'agrandissement des parcellaires, à la sélection variétale et à l'augmentation de l'utilisation de produits de synthèse pour la fertilisation des cultures et la lutte contre les adventices, les ravageurs ou les pathogènes des cultures ; ces solutions techniques venant se substituer à des fonctions biologiques remplies initialement par la biodiversité des agroécosystèmes (GILLER et al. 1997 ; AGENCE DE L'ENVIRONNEMENT ET DE LA MAÎTRISE DE L'ÉNERGIE et al. 2017).

Les micro-organismes sont les organismes les plus nombreux et diversifiés dans le sol et jouent un rôle central dans la régulation et la stabilité des processus impliqués dans le fonctionnement biologique du sol (minéralisation de la MO, cycle de l'azote, régulation des bioagresseurs, stabilité structurale des sols ...). A ce titre, l'évaluation de l'impact des pratiques agricoles sur l'abondance et la diversité des communautés microbiennes des sols est un enjeu important pour assurer une utilisation durable des agroécosystèmes. Le développement de méthodes d'estimation de la biomasse microbienne d'un sol basées sur le carbone ou l'azote microbien : méthodes de chloroforme fumigation-extraction (BROOKES et al. 1985 ; VANCE et al. 1987), de chloroforme-extraction (AZAM et al. 1989), de fumigation-incubation (JENKINSON et al. 1976)), des phospholipides membranaires "PLFA" (FROSTEGÅRD et al. 1991 ; JOERGENSEN et al. 2006), ou la méthode basée sur la quantification d'ADN extraite directement du sol "biomasse moléculaire microbienne" (DEQUIEDT et al. 2011) a permis de démontrer précocement l'impact des pratiques agricoles sur l'abondance des micro-organismes du sol. Plus récemment, le développement massif des approches de métagénomique, en particulier le métabarcoding, a permis quant à lui de démontrer la sensibilité de la diversité des communautés microbiennes des sols aux pratiques agricoles (CHRISTEL et al. 2021). Ces connaissances ont permis de valider

des bioindicateurs microbiens basés sur l'abondance et la diversité des micro-organismes pour établir le diagnostic de la qualité microbiologique des sols (CHEMIDLIN PRÉVOST-BOURÉ et al. 2018). Interopérables et complémentaires, d'autres indicateurs (biologiques : vers de terre, nématofaune, microarthropodes ; physiques : structure du sol, granulométrie ; chimiques : teneur en carbone, pH, ...) contribuent aujourd'hui à l'évaluation de la qualité et de la fertilité des sols pour supporter la transition agroécologique (CANNAVACCIULO et al. 2017). Afin de renforcer et d'affiner cette évaluation, l'enjeu réside aujourd'hui dans la hiérarchisation de l'impact relatif des différentes pratiques agricoles sur les indicateurs microbiens, et contribuera à terme à la conception d'itinéraires techniques innovants.

L'objectif de cette revue bibliographique est de réaliser une synthèse des études sur l'impact des pratiques agricoles sur l'abondance des communautés microbiennes des sols. Le choix de cet indicateur microbien est motivé par le fait qu'il présente l'historique le plus long et que son utilisation est fréquente dans un contexte agronomique à l'échelle globale, notamment du fait de son faible coût et de sa forte réactivité (AGENCE DE L'ENVIRONNEMENT ET DE LA MAÎTRISE DE L'ÉNERGIE et al. 2017). Pour réaliser cette revue bibliographique, un ensemble d'environ 300 articles issus de revues à comité de lecture de rang A a été constitué sur la période de janvier 2010 à janvier 2022 sur la base des méthodes de quantification de biomasse microbienne utilisées et des leviers agronomiques considérés : occupation du sol, composition des rotations culturales, fertilisation (minérale et organique), protection phytosanitaire présentant des données quantitatives afin de pouvoir quantifier l'impact d'une ou de plusieurs pratiques agricoles par rapport à une situation de référence issue de la même étude. Sur la base de cette quantification, les différentes pratiques identifiées au sein de chaque levier agronomique ont été hiérarchisées pour leur impact sur la biomasse microbienne des sols.

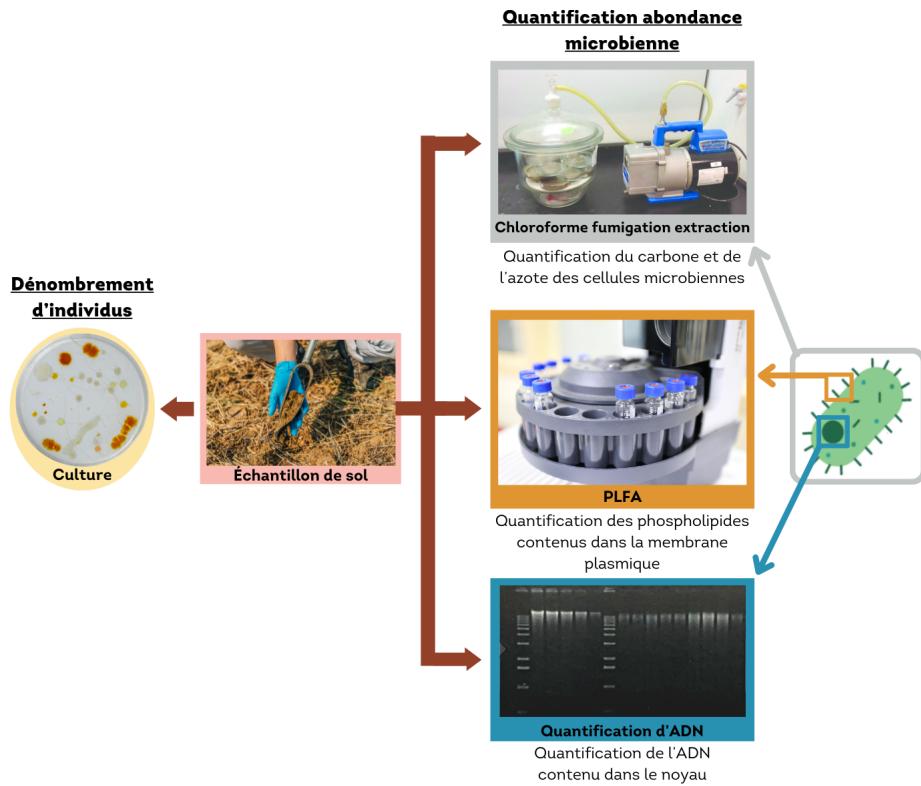
**Encadré 2 : Les différentes méthodes de quantification de l'abondance microbienne des sols**


FIGURE 11 – Principales méthodes de quantification de l'abondance microbienne des sols.

Crédit photo méthode chloroforme fumigation-extraction (MAJEED et al. 2016)

L'abondance des micro-organismes peut se quantifier à partir d'un échantillon de sol selon plusieurs méthodes dont les principales sont identifiées ci-dessous :

- **Méthodes basées sur un dénombrement cellulaire.** Le dénombrement d'individus est réalisé sur boîtes de pétri contenant un milieu adapté aux conditions de vie des micro-organismes. Le nombre de colonies formées (CFU) est comptabilisé grâce à diverses méthodes optiques. Cette méthode est limitante car d'après les estimations de la communauté scientifique, seul 1 à 10% des micro-organismes sont cultivables (WANG et al. 2019; CHAUDHARY et al. 2019).
- **Méthodes basées sur la mesure d'une quantité de C ou de N microbien.** La méthode la plus courante est celle de la chloroforme fumigation-extraction (CFE) (BROOKES et al. 1985; VANCE et al. 1987). Cette méthode consiste à tuer les micro-organismes via les vapeurs de chloroforme et ainsi libérer leurs composés organiques (C, N, ...) sous une forme soluble quantifiable. Plusieurs variantes de cette méthode existent telles que la méthode de chloroforme extraction (AZAM et al. 1989), la méthode de chloroforme fumigation-incubation (JENKINSON et al. 1976) ou une alternative non toxique : *microwave irradiation*.
- **Les méthodes de quantification des constituants de la membrane plasmique.** La méthode PLFA (*phospholipid-derived fatty acids*) consiste à quantifier les constituants de la membrane plasmique des micro-organismes en tant que signature des communautés microbiennes. Elle a l'avantage de pouvoir à la fois quantifier l'abondance des micro-organismes et de différencier la biomasse des procaryotes de celle des champignons.
- **Les méthodes basées sur l'ADN.** Cette méthode utilisée plus récemment consiste à quantifier l'ADN brut contenu dans les échantillons de sol. Cette méthode a été normée et optimisée (TERRAT et al. 2012; PLASSART et al. 2012; BOURGEOIS 2015) afin de pouvoir quantifier l'ADN de manière efficace, reproductible et représentative. Elle a l'avantage de pouvoir être appliquée à moyen débit sur des échantillons conservés à -40°C contrairement aux autres méthodes qui nécessitent généralement de travailler sur les échantillons frais.

## **3.2 Méthode**

L'analyse a été réalisée en plusieurs étapes : une étape de sélection des articles sur la base de mots-clés, puis l'exclusion de certains articles ne traitant pas spécifiquement du sujet ou mettant en œuvre des méthodes ne permettant pas de quantifier une biomasse microbienne. Enfin, pour les articles sélectionnés, les impacts de chacune des pratiques ont été calculés pour une pratique agricole donnée par rapport à une pratique témoin issue de la même étude. Les critères appliqués à chaque étape de sélection sont décrits ci-après.

### **3.2.1 Mots-clés et recherche bibliographique**

Le moteur de recherche Web Of Science (<https://www.webofknowledge.com>) a été utilisé afin d'établir la liste des publications pouvant entrer dans cette étude bibliographique sur la période 2010 - 2022. Pour cela, une équation de recherche a été produite pour chacune des catégories de pratiques agricoles considérées :

**Occupation du sol et composition de la rotation culturale** : "microorganisms OR microbes OR microbial" AND "biomass OR abundance" AND "land use OR crop rotation OR cover crop OR intercropping"

**Travail du sol** : "microorganisms OR microbes OR microbial" AND "biomass OR abundance" AND "tillage OR plowing OR ploughing"

**Utilisation d'intrants minéraux et organiques** : "microorganisms OR microbes OR microbial" AND "biomass OR abundance" AND "fertilization OR fertilisation OR mulching"

**Utilisation de produits phytopharmaceutiques** : "microorganisms OR microbes OR microbial" AND "biomass OR abundance" AND "pesticides" NOT "solarization" NOT "biosolarization"

### **3.2.2 Sélection des publications**

Les revues ont été exclues de l'analyse afin de ne pas utiliser deux fois les résultats d'articles originaux déjà inclus dans la présente analyse. Les articles originaux ne traitant pas explicitement de l'abondance microbienne ou ne présentant pas de données chiffrées ont été exclus. Dans un second temps, l'abondance des communautés microbiennes des sols étant ici considérée sous le prisme de la biomasse microbienne des sols, seules les études utilisant des méthodes de mesure de biomasse microbienne directement à partir de l'échantillon de sol ont été conservées : la biomasse moléculaire microbienne par quantification de l'ADN extrait du sol (BMM), la mesure de biomasse microbienne par la quantification des phospholipides membranaires extraits du sol (PLFA) et la mesure de biomasse microbienne par la méthode de chloroforme

fumigation-extraction (CFE). Au sein de ces études, seules les mesures réalisées sur une profondeur de sol comprise entre 0 et 20 cm ont été retenues. Sur cette base, chaque étude a été référencée pour son titre, les auteurs, l'année de publication, le pays où l'étude a été réalisée, la méthode de mesure de la biomasse microbienne, les pratiques agricoles considérées, la profondeur échantillonnée, les périodes de prélèvements, l'ancienneté du système étudié. Lorsqu'une étude considérait plusieurs pratiques agricoles au sein d'un ou plusieurs leviers agronomiques, une ligne a été créée par levier considéré. Cependant, l'étude n'a été comptabilisée qu'une seule fois dans le nombre total de publications étudiées pour cette analyse bibliographique. A partir des données publiées, l'impact des pratiques agricoles considérées a été évalué en regard d'une référence interne à chaque étude.

### **3.2.3 Typologie des pratiques agricoles par levier agronomique**

Dans un premier temps, les systèmes ont été différenciés sur la base de l'usage des sols. Les niveaux d'usages des sols considérés ont été classés selon le premier niveau de la classification européenne Corine Land Cover (projet européen Copernicus, <https://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover>). Dans les systèmes en grandes cultures, les pratiques agricoles considérées dans cette étude ont été classées au sein de quatre leviers agronomiques :

- la rotation de culture
- la travail du sol
- l'usage d'intrants inorganiques et organiques
- l'usage de produits phytopharmaceutiques (PPP)

Au sein de chaque levier agronomique, les différentes pratiques agricoles ont été comparées, dont une a été considérée comme une référence pour le calcul d'impact.

#### **Rotation de culture**

La rotation de culture schématisée dans la figure 12 peut se définir comme étant une manière dont les espèces cultivées se succèdent sur une parcelle : monoculture (même culture utilisée chaque année) et rotation (cultures différentes d'une année culturale à l'autre). Les rotations suivent un schéma répétitif et peuvent être caractérisées par le nombre d'espèces cultivées dans la rotation : une succession de 2 espèces, 3 espèces ou plus (exemple : la rotation colza / blé / orge schématisée en figure 12).

En plus de cette diversification des cultures de rentes, d'autres espèces végétales peuvent être intégrées dans la rotation (figure 13). Une distinction a alors été faite entre les cultures intermédiaires insérées entre les cultures de rentes, les cultures associées qui sont intégrées à la culture de rente tout ou partie de son cycle et les cultures inter-rangs qui sont implantées entre les rangs de cultures généralement pérennes.

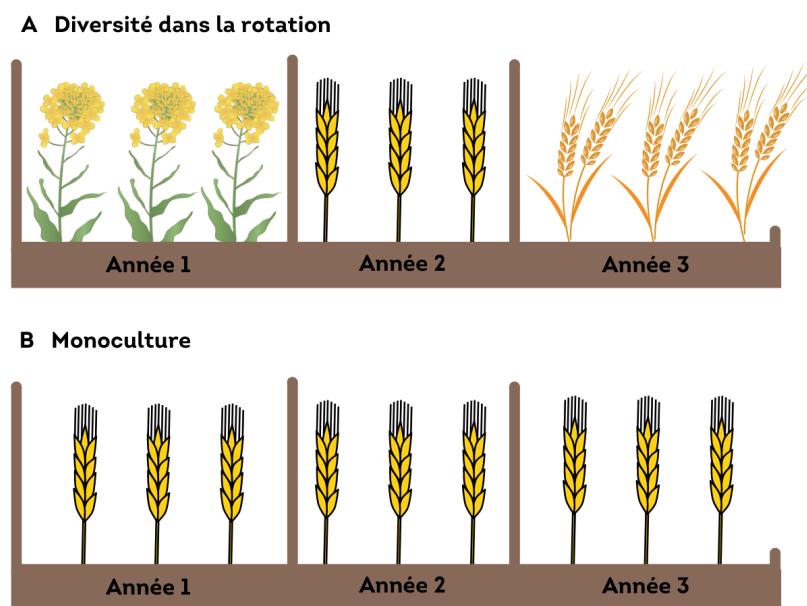


FIGURE 12 – Schéma représentant la différence entre une rotation de culture à trois espèces et une monoculture sur 3 ans.

La rotation de culture en A est composée d'une rotation colza / blé / orge tandis que la monoculture en B est composée uniquement de blé. Les barres marrons servent à différencier les années culturales et indiquent qu'une récolte a eu lieu.

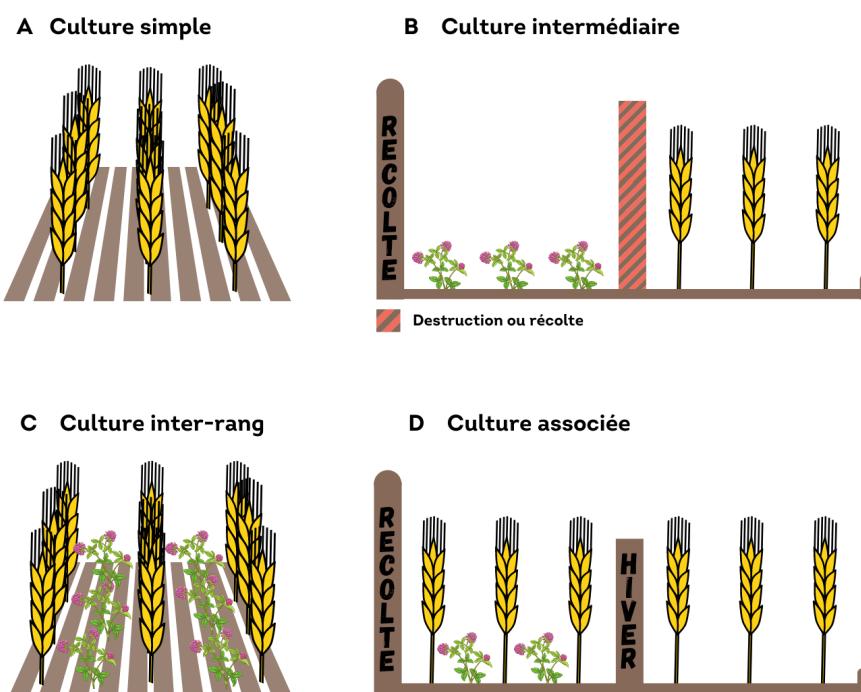


FIGURE 13 – Schéma explicatif des cultures intermédiaires, cultures inter-rangs et cultures associées par rapport aux monocultures.

Dans cette analyse, la diversité d'espèces végétales a été quantifiée en terme de nombres d'espèces ajoutées, qu'il s'agisse de cultures de rentes ou des cultures intermédiaires, associées et inter-rangs. Dans un premier temps, les monocultures (1 seule espèce de plante dans la rotation) ont été utilisées comme référence. Puis au vu du nombre d'études considérant une rotation à 2 espèces et n'intégrant pas de monoculture, cette modalité a également été utilisée comme référence.

### **Espèces cultivées dans la rotation**

Les cultures végétales ont été discriminées en premier lieu sur leurs propriétés agronomiques (sur la base de leurs apports nutritifs dans le cadre de l'alimentation humaine) : les céréales (blé, orge, maïs, seigle, sorgho, ...) relativement riches en glucides, les oléagineux (colza, moutarde, tournesol, soja, arachide, ...) riches en matières grasses et cultivés généralement pour la fabrication d'huile et les protéagineux (pois, féverole, lupin, etc) utilisés comme source de protéines. Par ailleurs, une distinction a été faite sur la base de l'appartenance de ces plantes à certaines familles botaniques (Brassicacées et Fabacées) ainsi que sur leur date de semis (opposition entre les cultures d'hiver qui nécessitent une phase de vernalisation pour pouvoir fleurir et les cultures d'été pour lesquelles cette phase n'est pas requise). Dans cette revue, l'impact de la présence d'une culture par rapport à un sol nu a d'abord été testé puis les cultures ont pu être comparées entre elles.

### **Travail du sol**

Le travail du sol a été caractérisé par sa profondeur et le retournement des horizons du sol. Ainsi, trois modalités ont été comparées pour leur impact sur la biomasse microbienne des sols dans différents contextes pédo-climatiques donnés : le labour (L), le travail réduit (RT) et le non travail (NT)

### **Produits phytopharmaceutiques**

Les PPP considérés ont été classés par catégories : fongicides, herbicides et insecticides ; et une catégorie produits non précisés pour les publications où le type de produit n'était pas spécifié ou présentant des applications combinant plusieurs catégories de PPP a été créé.

### **Fertilisants chimiques et organiques**

Les apports nutritifs ont été séparés en deux grandes catégories :

- Fertilisants minéraux : les engrains d'origine minérale synthétisés chimiquement et pouvant être distingués sur la base des éléments qu'ils apportent : apports azotés sous forme de nitrate  $\text{NO}_3$  ou d'ammoniaque  $\text{NH}_4$ , apports en phosphore sous la forme de phosphates, l'apport de potassium le plus souvent sous la forme de sulfates apportant également du soufre S et parfois du magnésium (Mg).

- Fertilisants organiques : d'origine animale (effluents d'élevage), végétale (résidus végétaux, matières organiques transformées) ou issus des activités humaines (*e.g.* boues de stations d'épuration), plus ou moins évolués (compostage, méthanisation ...).

### **3.2.4 Évaluation de l'impact des modalités sur la biomasse microbienne**

Les publications sélectionnées couvrant une large gamme de contextes pédoclimatiques et de méthodes de mesure de la biomasse microbienne, l'impact d'une pratique agricole a été normalisé pour chaque étude en calculant le rapport entre la valeur de biomasse mesurée pour la pratique agricole testée et la valeur de biomasse mesurée pour la modalité de référence (équation (3.1)).

$$\text{Impact}_{\text{modalité testée}} = \frac{\text{Biomasse}_{\text{modalité testée}}}{\text{Biomasse}_{\text{modalité de référence}}} \quad (3.1)$$

Dans cette approche,  $\text{Impact}_{\text{modalité testée}}$  varie entre 0 et  $+\infty$ . Un impact égal à 1 indique que la pratique agricole testée est équivalente à la modalité de référence ; un impact supérieur à 1 indique que la pratique agricole testée a un impact positif sur la biomasse microbienne comparé à la modalité de référence ; et un impact inférieur à 1 traduit un effet négatif sur la biomasse microbienne de la pratique agricole testée par rapport à la modalité de référence.

Dans les cas où une étude présente un schéma expérimental couplant plusieurs pratiques agricoles ou plusieurs catégories de pratiques, la modalité de référence correspond systématiquement à la modalité ne différant que par la seule pratique agricole considérée. Par ailleurs, lorsqu'une étude présente un très grand nombre de répliques pour une même pratique agricole testée, seuls les impacts minimum et maximum ont été retenus afin que chaque étude ait un poids similaire dans l'analyse (ex : dans le cas où l'effet du labour est comparé à un non travail du sol sur 10 cultures, 10 impacts différents peuvent être estimés et seuls les impacts minimum et maximum sont retenus).

## **3.3 Résultats**

Les publications sélectionnées ont été étudiées en termes de distribution géographique et temporelle puis chaque pratique agricole a été évaluée pour son impact sur la biomasse microbienne des sols, les résultats étant regroupés par leviers agronomiques.

### 3.3.1 Description de l'échantillon

TABLE 1 – Nombre de publications sélectionnées pour chacune des catégories de pratiques agricoles.

n : nombre de publications retenues ; PPP : produits phytopharmaceutiques ; CFE : chloroforme fumigation-extraction ; PLFA : phospholipid-derived fatty acids ; BMM : biomasse moléculaire microbienne calculée via une extraction d'ADN.

Leviers agronomiques et pratiques agricoles	Méthode	n	Total
Rotation de culture : Nombre d'espèces dans la rotation, cultures associées et intercultures	CFE	96	146
	PLFA	43	
	BMM	7	
PPP : herbicides, fongicides, insecticides et produits non précisés	CFE	6	11
	PLFA	4	
	BMM	1	
Fertilisants : apports minéraux (N, P, K, Mg, S) et apports organiques (MO fraîche ou compostée, d'origine animale ou végétale)	CFE	107	151
	PLFA	40	
	BMM	4	
Travail du sol : Labour L, travail réduit RT et non travail NT	CFE	48	71
	PLFA	16	
	BMM	7	
Nombre total de publications retenues			309

NB : le nombre total de publications retenues est différent de la somme de chacun des totaux par leviers agronomiques, certaines publications considérant plusieurs leviers agronomiques à la fois.

L'utilisation des équations de recherche sur Web of Science a permis d'identifier un total de 556 publications. Parmi ces publications, 247 ne remplissaient pas les critères de sélection en termes de méthodes de quantification de la biomasse microbienne et de prélèvement. Ainsi, 309 publications ont été retenues, ces publications couvrant l'ensemble des leviers agronomiques

*Revue bibliographique de l'impact des pratiques agricoles sur l'abondance des micro-organismes des sols*

identifiés et une diversité de pratiques agricoles au sein de ces leviers. Le tableau 1 synthétise le nombre d'articles retenus pour chaque catégorie de pratiques agricoles en identifiant le nombre de publications par la méthode de mesure de biomasse microbienne. Le tableau S1 (3.5.1) identifie les publications sélectionnées pour chaque levier agronomique.

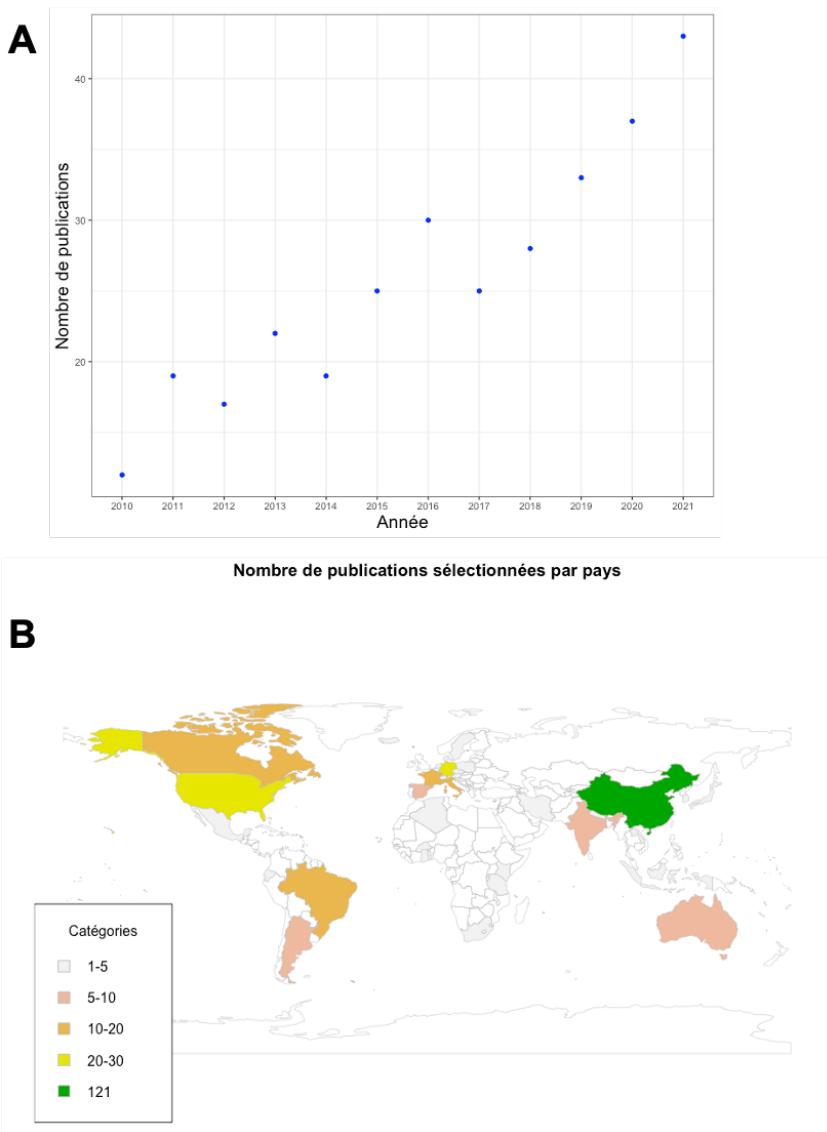


FIGURE 14 – Nombre de publications sélectionnées selon leur année de publication (partie A) et par pays (partie B) sur la période 2010 - 2022.

Le nombre de publications par an portant sur l'impact des pratiques agricoles sur la biomasse microbienne des sols a augmenté entre 2010 et 2021 (12 publications en 2010, 43 publications en 2021) (figure 14A). Les publications sélectionnées sur la période 2010 - 2022 impliquent des études menées dans 38 pays, répartis sur les 5 continents et couvrant une large gamme de contextes pédoclimatiques et de pratiques agricoles (figure 14B). Cette distribution géographique est marquée par un nombre d'études plus important que les autres : la Chine

(121 publications), l'Allemagne (29 publications), les États-Unis (24 publications) et la France (15 publications). Les pays présentant le moins d'études sont principalement ceux d'Afrique et d'Océanie. Cette distribution géographique tend à varier en fonction du levier agronomique (exemple : 74 publications recensées concernent les apports nutritifs pour les cultures contre seulement 18 publications concernant l'usage des sols en Chine). Cette disparité est probablement liée aux particularités locales en termes d'utilisation du sol et de leviers agronomiques mobilisés.

### 3.3.2 L'usage des sols

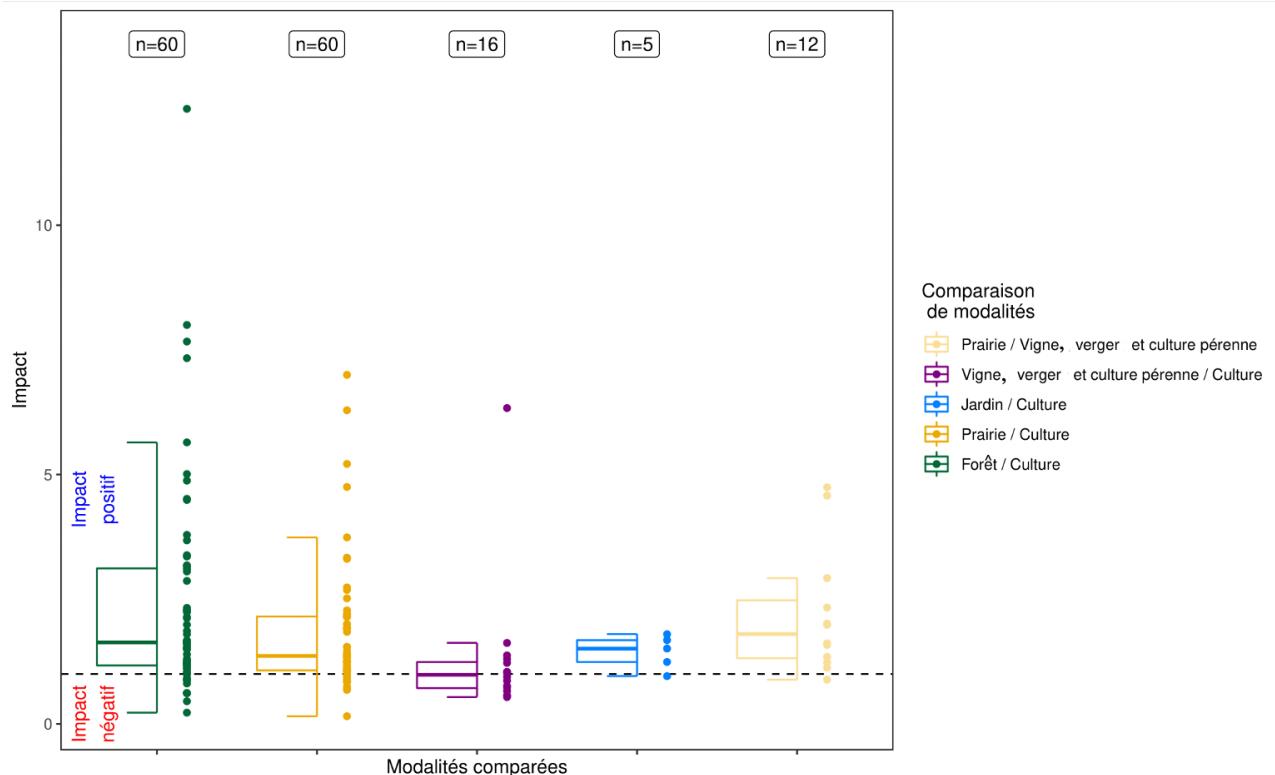


FIGURE 15 – Répartition des impacts des différents usages des sols.

Pour chacune des comparaisons de modalité, un boxplot ainsi qu'un nuage de points sont affichés et permettent de comprendre la répartition des impacts de chaque usage de sol par rapport à la référence utilisée. Dans la légende, la modalité étudiée est située avant le "/" tandis que la modalité de référence est située après le "/". La ligne horizontale en pointillés symbolise un ratio d'impact égal à 1 soit aucune différence entre la modalité observée et la modalité de référence. Les nombres indiqués en haut de la figure indiquent les nombres de comparaisons de modalité pour chaque cas.

L'occupation des sols est le premier levier de gestion des sols. La modalité d'occupation des sols utilisée comme référence correspond aux cultures annuelles. Ainsi, les modalités étudiées étaient 1) les forêts, 2) les prairies, 3) les jardins et parcs urbains et 4) les vignes, vergers et cultures pérennes. Quand il n'y a pas de référence en grandes cultures, les cultures pérennes,

vignes et vergers ont été utilisés comme nouvelle modalité de référence pour évaluer l'impact des prairies sur la biomasse microbienne des sols.

La figure 15 met en évidence que la biomasse microbienne en forêts est en moyenne plus élevée qu'en grandes cultures (impact moyen : 2,45 et médian : 1,63). Ces résultats sont très génériques puisque l'impact est supérieur à 1 dans 83% des cas, et supérieur à 2 dans 40% des cas. Ces résultats indiquent que la biomasse microbienne observée en forêt est souvent doublée par rapport à celle observée en grandes cultures. Un impact négatif de l'occupation forestière par rapport aux grandes cultures a été identifié dans une minorité des cas (17% des comparaisons), cet impact pouvant être fort (impact inférieur à 0,5 dans 3% des cas). Les impacts négatifs forts en forêts correspondent à des forêts de conifères et d'eucalyptus. L'effet des prairies sur la biomasse microbienne du sol est également positif par rapport aux grandes cultures, avec un impact supérieur à 1 dans 82% des études considérées et un impact moyen égal à 1,85 (médian : 1,36). Les études révélant un impact négatif des prairies sur la biomasse microbienne des sols (18% des cas) étaient comparées à une gestion particulière des parcelles agricoles notamment la mise en place d'intercultures. Comme les prairies, les parcs et jardins situés en ville semblent avoir une biomasse microbienne moyenne supérieure à celle des grandes cultures (impact moyen : 1,44 et médian : 1,51). Les cultures pérennes, vignes et vergers sont peu ou pas différents des grandes cultures pour leur impact sur la biomasse microbienne des sols : l'impact moyen est de 1,29 (médian : 0,98) mais 50% des études relèvent un effet négatif. La comparaison entre les prairies et les vignes, vergers et les cultures pérennes permet également de confronter ce classement, les résultats indiquant une biomasse plus élevée en prairie par rapport aux cultures pérennes (moyenne : 2,20, seulement une occurrence où le ratio est inférieur à 1).

Une hiérarchisation de la biomasse microbienne des sols selon l'usage des sols peut être déduite comme suit : forêts > prairies et jardins / parcs urbains > vignes, vergers et cultures pérennes / grandes cultures.

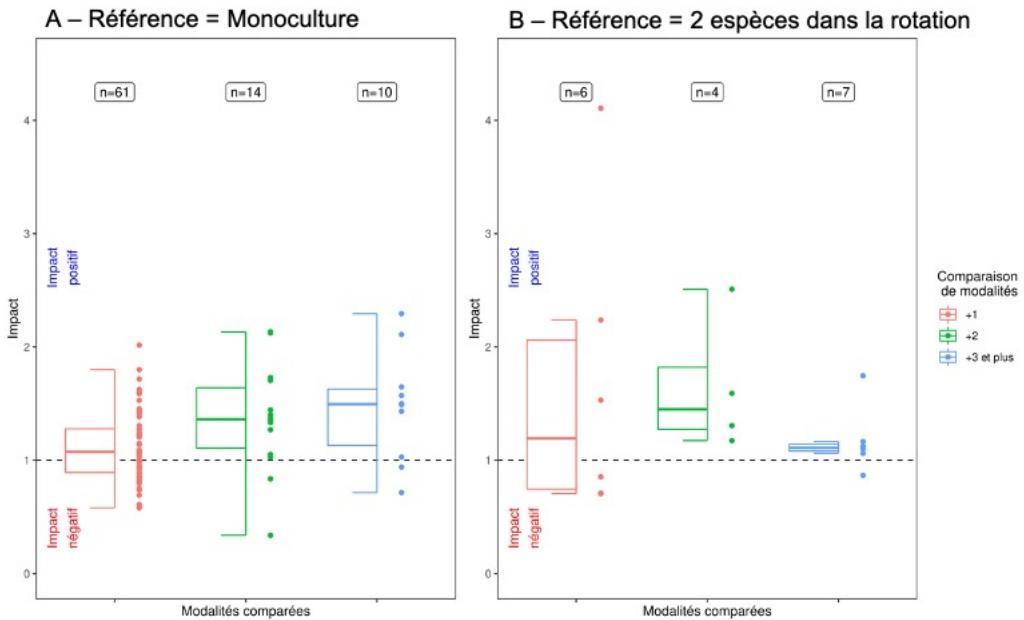


FIGURE 16 – Répartition des impacts selon le nombre d’espèces ajoutées dans la rotation de culture.

La partie A permet d’identifier l’impact de l’augmentation du nombre d’espèces végétales dans la rotation par rapport à la pratique de la monoculture servant de référence tandis que les rotations à 2 espèces servent de référence pour la partie B. La ligne en pointillés symbolise un impact égal à 1 soit aucune différence entre la modalité observée et la modalité de référence. Les nombres indiqués en haut de chaque boxplot et la répartition de points indiquent les nombres de comparaisons de modalités utilisées.

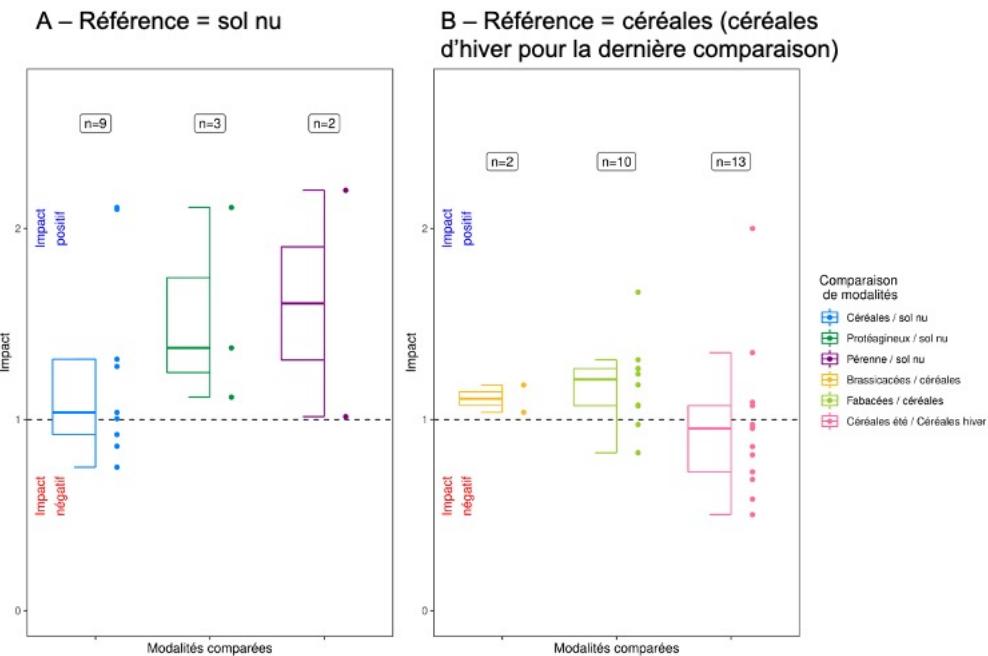


FIGURE 17 – Répartition des impacts pour les différents types de cultures.

Pour la partie A, la modalité de référence est le sol nu tandis que pour la partie B, la modalité de référence est la culture de céréales. Une particularité est à noter pour le dernier boxplot et la dernière répartition de points qui permettent de mesurer l’impact des céréales d’été sur la biomasse microbienne par rapport aux céréales d’hiver qui servent de référence. La ligne en pointillés symbolise un impact égal à 1 soit aucune différence entre la modalité observée et la modalité de référence. Les nombres indiqués en haut de la figure indiquent les nombres de comparaisons de modalités.

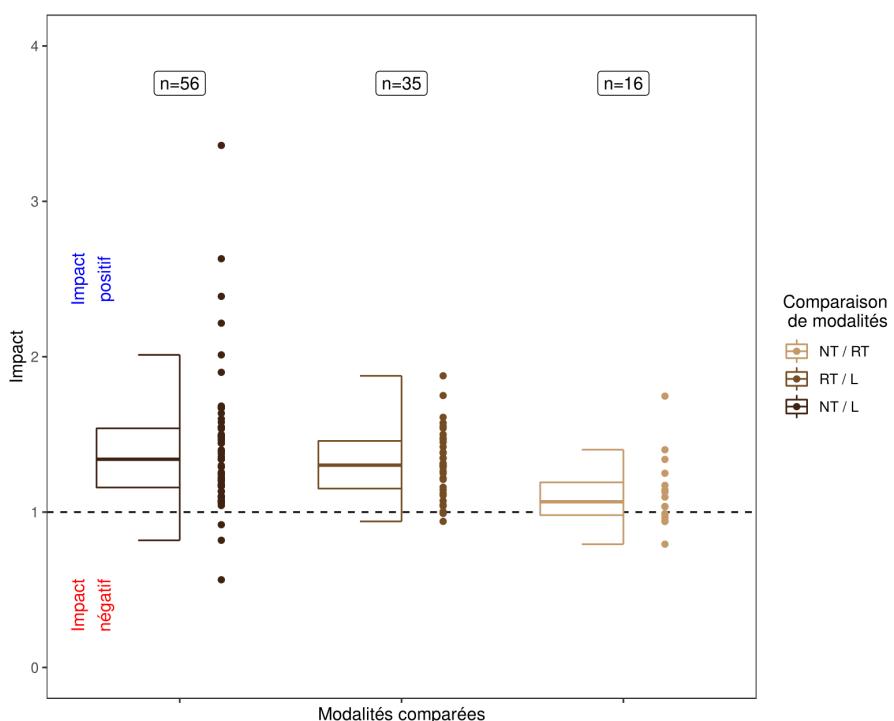
### **3.3.3 Impact de la composition des rotations culturales**

Dans le but de resserrer cette analyse sur les leviers agronomiques, un focus a été fait sur les grandes cultures. Un des premiers leviers identifié est la composition des rotations de cultures. La diversité d'espèces végétales a été quantifiée en termes de nombres d'espèces, qu'il s'agisse de cultures de rentes ou de cultures intermédiaires, associées et inter-rangs. La figure 16 permet de montrer que globalement, l'augmentation de la diversité d'espèces végétales dans la rotation conduit à une augmentation de la biomasse microbienne des sols. Dans la rotation à 2 espèces, l'impact moyen est globalement neutre comparé à une monoculture (impact moyen : 1,12 et médian : 1,07). 39% des observations décrivent un impact négatif de l'ajout d'une espèce et 61% décrivent au contraire un impact positif. Les rotations à trois espèces ont un effet améliorant que ce soit par rapport aux monocultures (impact moyen : 2 et médian : 1,36) avec 86% sont des effets positifs ou par rapport à une rotation à 2 espèces (premier boxplot de la partie B de la figure 16 ; impact moyen : 1,69 et médian : 1,19) avec 50% des observations indiquant un effet positif. Lorsque la pratique de référence correspond à une rotation à 2 espèces, les rotations de cultures à 4 espèces ont eu des effets positifs (impact moyen : 1,65 médian égal à 1,5) avec 100% des observations recensant des impacts positifs. Les rotations de cultures à 4 espèces et plus dans le cadre de la comparaison avec les monocultures et les rotations de 5 espèces ou plus dans le cadre de la comparaison par rapport aux cultures à 2 espèces correspondent uniquement à des études où la diversité dans la rotation a été augmentée grâce à des cultures associées ou intermédiaires. L'ajout des ces espèces améliore la biomasse microbienne des sols avec une moyenne d'impact égale à 1,47 (médian : 1,5) et dont 80% des observations ont obtenu un impact supérieur à 1 lorsqu'elles sont comparées aux monocultures ; l'impact moyen est égal à 1,17 (médian : 1,11) et dont 86% des impacts étaient supérieurs à 1 lorsqu'elles sont comparées aux rotations de culture à 2 espèces. Les résultats dont la pratique agricole de référence est la rotation de culture à 2 espèces doivent être interprétés avec prudence, le nombre d'observations étant relativement faible. Une hiérarchie de la diversification de la rotation de culture peut être déduite comme suit : rotation avec ajout de cultures associées et / ou intermédiaires > rotation à 3 espèces > rotation simple à 2 espèces > monocultures. Cependant, l'ajout d'espèces dans la rotation ne conduit pas systématiquement à une augmentation de la biomasse. Ainsi, il est intéressant d'examiner le type de culture mis en place.

Comme l'indique la figure 17, la présence d'une culture améliore la biomasse microbienne des sols par rapport au sol nu, mais certaines cultures améliorent plus la biomasse microbienne par rapport à d'autres. Ainsi, l'impact moyen des cultures pérennes sur la biomasse microbienne est de 1,61 (médian : 1,61) ; celui des protéagineux est égal à 1,53 (médian : 1,38) ; celui des céréales est égal à 1,26 (médian : 1,04) par rapport à un sol nu. Dans le cas des protéagineux et des cultures pérennes, les impacts sont toujours positifs tandis que dans le cas des céréales, 67% des impacts étaient positifs. Bien que la présence de céréales semble améliorer la biomasse microbienne des sols par rapport à un sol nu, son impact semble moindre par rap-

port à d'autres cultures. Par ailleurs, les Fabacées semblent améliorer la biomasse microbienne des sols par rapport aux céréales (utilisées comme modalité de référence). L'impact moyen des Fabacées sur la biomasse microbienne est de 1,19 (médian : 1,21) et dont 80% des impacts sont positifs. L'impact des Brassicacées, quant à lui, semble ne pas être différent de celui des céréales. Ces plantes ont un impact moyen égal à 1,11 avec 2 comparaisons (médian : 1,11), toutes deux ayant un impact positif. Enfin, une dernière comparaison a été observée entre les céréales d'été par rapport aux céréales d'hiver servant de modalité de référence. Globalement, l'impact des céréales d'été semble être légèrement négatif par rapport aux céréales d'hiver avec un impact moyen égal à 0,97 (médian : 0,95) et 69% des impacts sont inférieurs à 1. Ces effets négatifs sont recensés par plusieurs études. Ainsi, une hiérarchisation de l'impact sur la biomasse microbienne selon les pratiques de culture mises en place peut être décrite comme suit : cultures pérennes > protéagineux > Fabacées et Brassicacées > céréales d'hiver > céréales d'été > sol nu.

### 3.3.4 Le travail du sol



**FIGURE 18 – Répartition des impacts selon les comparaisons de travail du sol.**  
Dans la légende, la modalité étudiée est située avant le "/" tandis que la modalité de référence est située après le "/". NT = pas de travail de sol, RT = travail réduit et L = labour. La ligne en pointillés symbolise un impact égal à 1 soit aucune différence entre la modalité observée et la modalité de référence. Les nombres indiqués en haut de la figure indiquent les nombres de comparaisons de modalités.

Afin de gérer les cultures, le travail du sol semble être un levier agronomique important. La figure 18 met en évidence un impact négatif du travail du sol en général. En effet, dans les cas

où le sol n'est pas travaillé, l'impact moyen est égal à 1,41 (médian : 1,34) lorsque le labour est la modalité de référence et de 1,12 (médian : 1,07) lorsque le travail réduit est la référence. Seulement 5% des comparaisons ont obtenu un impact négatif du non travail du sol par rapport au labour (avec une valeur minimale de 0,56) et 17% des comparaisons ont obtenu un impact négatif du non travail par rapport au travail réduit (avec une valeur minimale de 0,79). Le travail réduit par rapport au labour comme modalité de référence obtient également des ratios supérieurs à 1 avec une moyenne de 1,32 (médian : 1,30) et dont les valeurs minimale et maximale sont respectivement 0,94 et 1,87. Ainsi, une diminution du travail du sol permet d'améliorer la biomasse microbienne des sols. Une hiérarchie de l'impact sur la biomasse microbienne des sols selon le travail du sol peut être déduite comme suit : NT > RT > L.

### **3.3.5 L'utilisation des produits phytopharmaceutiques**

En parallèle du travail du sol, l'usage de PPP constitue également un levier agronomique important. Le nombre relativement faible de publications sélectionnées pour ce levier agronomique permet de donner des éléments de tendance, ceci malgré un nombre important de comparaisons. Dans cet objectif, les impacts minimum, maximum et moyen sont intégrés dans le tableau 2.

	Fongicide	Herbicide	Insecticide	Produits non précisés
Nombre de comparaisons	54	70	18	2
Nombre de publications	3	6	1	2
Min	0,06	0,45	0,35	0,54
Max	1,21	3,03	1,03	0,71
Moyenne	0,73	1,11	0,71	0,62
Erreur standard	0,04	0,05	0,05	0,09

TABLE 2 – Tableau récapitulatif de l'impact de l'apport de produits phytopharmaceutiques sur la biomasse microbienne des sols.

Globalement, l'usage de PPP tend à réduire la biomasse microbienne des sols. L'impact moyen des produits non précisés est de 0,62 (médian : 0,62) avec seulement 2 comparaisons,

toutes les deux ayant un impact inférieur à 1. L'impact moyen des fongicides sur la biomasse microbienne est de 0,73 (médian : 0,82) avec 72% d'impacts négatifs. Les insecticides ont en moyenne eu un impact de 0,71 (médian : 0,72) dont 89% d'impacts négatifs. Contrairement aux autres PPP, les herbicides présentent une forte gamme de variations (impact minimum égal à 0,45 et impact maximum égal à 3,03). Les herbicides ont eu en moyenne un impact légèrement positif égal à 1,11 (médian : 1,04) dont 70% d'impacts positifs. Ainsi, une hiérarchie de la biomasse microbienne des sols en fonction de l'application de PPP peut être déduite comme suit : usage d'herbicides et pas de PPP > fongicides > insecticides > pesticides (mélange, produits non précisés).

### 3.3.6 L'apport de fertilisants minéraux et organiques

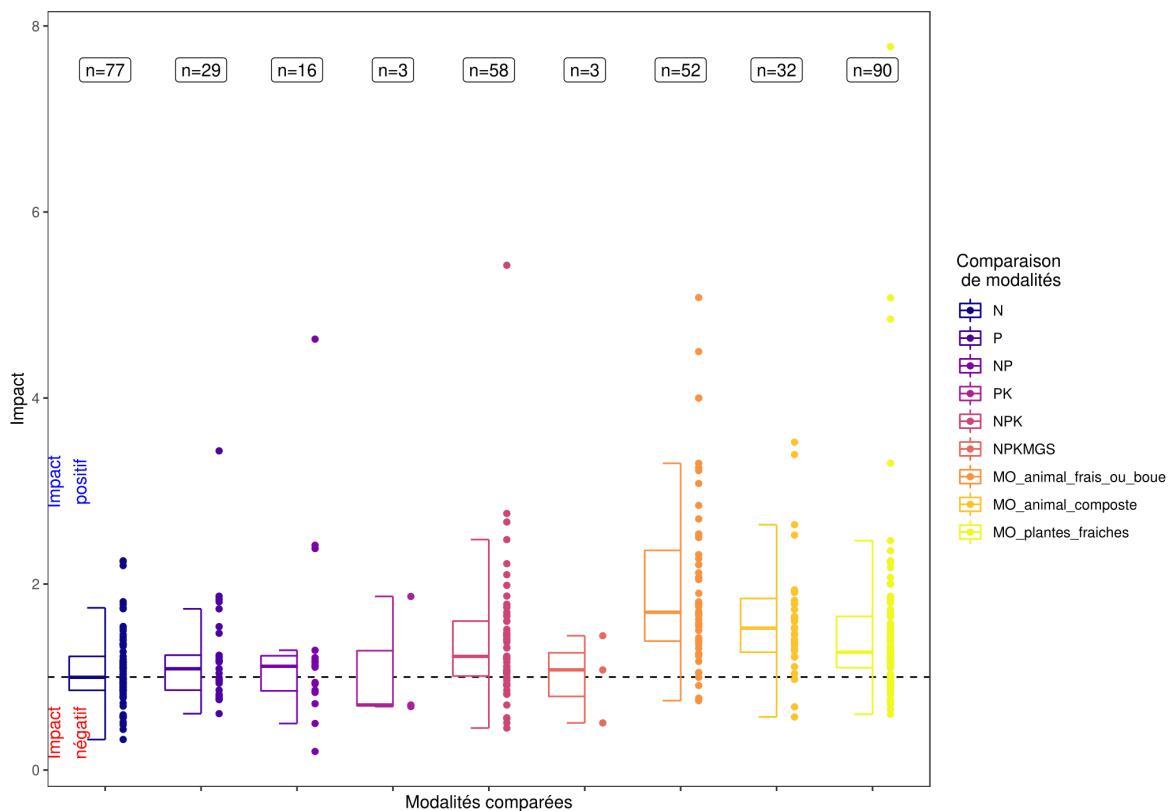


FIGURE 19 – Répartition des impacts des modalités de fertilisation par rapport à aucun usage de fertilisants.

Les modalités étudiées ont toutes été comparées à une référence où aucun apport de fertilisation n'a été effectué. N = azote, P = phosphore, K = potassium, MG = magnésium, S = soufre, MO = matière organique. La ligne en pointillés symbolise un impact égal à 1 soit aucune différence entre la modalité observée et la modalité de référence. Les nombres indiqués en haut de la figure indiquent les nombres de comparaisons de modalités.

Enfin, le dernier levier agronomique identifié dans le cadre de cette analyse concerne les apports de fertilisants minéraux et organiques. Parmi les études pré-sélectionnées, certaines

modalités de fertilisation organique ont pour référence une fertilisation basale (c'est-à-dire un ajout de fertilisants chimiques pour assurer le minimum vital pour la plante). Afin de simplifier la représentation graphique, ces publications n'ont pas été représentées dans la figure 19. Dans cette étude, les modalités ont été distinguées selon les formes de fertilisation (organique vs minérale) et selon la nature des éléments apportés (nature de l'apport dans le cas de la fertilisation minérale et distinction sur la base de l'origine de la MO et de son traitement (compostage ou non) avant apport).

Comme le montre la figure 19, l'ajout de fertilisants minéraux provoque une faible variation de la biomasse microbienne des sols par rapport à aucun apport. En moyenne, l'impact est de 1,07 pour les apports de N (médian : 1), 1,09 pour les apports de P (médian : 1,09), 1,34 pour les apports de N et P (médian : 1,12), 1,08 pour les apports de P et K (médian : 0,7), 1,39 pour les apports de NPK (médian : 1,22). En ce qui concerne les apports organiques, il ressort qu'ils ont un effet positif sur la biomasse microbienne avec un impact moyen de 1,68 tout type d'apport organique confondu avec 86% d'impacts positifs, ceci par rapport à une modalité sans apport ; et de 1,78 ( $\pm 1,32$ ) dans les expérimentations où les apports organiques ont pour référence des apports minéraux avec 100% d'impacts positifs (données non montrées, le nombre de comparaisons est de 11 avec un impact minimum égal à 1,12 et un impact maximum égal à 5,05). L'impact des fertilisants organiques sur la biomasse microbienne semble varier en fonction du type de fertilisants organiques : en moyenne, l'impact est égal à 2 (médian : 1,7) pour l'apport de MO fraîche d'origine animale (lisier / fumier de porc, de vache, de cochon, fientes de poulet, urine humaine et boue de station), soit une biomasse doublée par rapport à une condition sans apport. Pour l'apport de MO animale compostée (principalement du fumier mais aussi des mélanges fumier, lisier, fientes avec des boues de stations d'épuration et des déchets organiques en provenance de composteurs de ville), l'impact moyen est de 1,64 (médian : 1,53) dont 91% d'impacts supérieurs à 1 avec une valeur minimale de 0,57 et une valeur maximale de 3,53. L'apport de matière organique d'origine végétale (paillage, résidus de cultures, etc) montre en moyenne une augmentation plus faible de la biomasse microbienne avec un ratio d'impact moyen de 1,51 (médian : 1,27) dont 81% d'impacts supérieurs à 1 et des valeurs minimale et maximale de 0,60 et 7,77 respectivement. Ainsi, en ce qui concerne les apports nutritifs pour les cultures, la biomasse suit une augmentation de croissance selon le gradient suivant : apports organiques d'origine animale fraîche > apports organiques d'origine animale compostée > apports organiques d'origine végétale > apports minéraux NP ou NPK > pas d'apports et apports minéraux N ou PK ou P ou NPKMgS.

### **3.4 Discussion**

Les sols sont des habitats pour les micro-organismes. La notion d'habitat microbien a été étudié par KARIMI et al. 2020 à une échelle spatiale globale. Elle peut se définir comme l'ensemble des paramètres biotiques et abiotiques déterminant la répartition des micro-organismes.

Ainsi, il est possible de distinguer l'habitat physique gouverné par des paramètres physico-chimiques (pH, texture des sols, ...) des ressources trophiques liées à la quantité et à la qualité des nutriments ainsi qu'aux interactions avec d'autres organismes (plus particulièrement avec la couverture végétale des sols). La diversité des habitats permet le maintien voire l'augmentation du renouvellement des communautés microbiennes des sols (RANJARD et al. 2013). Ainsi, une hétérogénéité d'habitats permettrait d'augmenter la diversité et l'abondance des communautés microbiennes des sols (KARIMI et al. 2020).

Bien que les biomes ne soient pas suffisants pour déterminer les habitats microbiens, ils constituent des unités écologiques caractérisées par des paramètres physico-chimiques particuliers et influent aussi sur la diversité d'habitats microbiens. A un niveau plus fin, l'usage des sols est reconnu pour avoir un effet sur les communautés microbiennes des sols (van LEEUWEN et al. 2017b; TIWARI et al. 2019; LEPCHA et al. 2020). Ainsi, en moyenne, les forêts hébergent presque 2 fois et demi plus de micro-organismes que les grandes cultures. La litière des sols étant plus acide au sein des forêts de conifères (NEINA et al. 2017; JAMES et al. 2019; LAUDICINA et al. 2012), les publications ayant observé un effet négatif de la forêt sur la biomasse microbienne correspondent en réalité à une diminution des ressources disponibles et à une dégradation de leur qualité. Les propriétés physico-chimiques particulières de ces sols déterminent l'accessibilité des micro-organismes aux différentes ressources, y compris les nutriments dont les micro-organismes ont besoin pour croître et se reproduire dans le milieu. En effet, les conifères comme les eucalyptus ont une litière plus acide et moins dégradable que celle apportée par les forêts de feuillus majoritaires dans cette analyse. Le gradient de diminution de la biomasse observé depuis la forêt en passant par les prairies, parcs et jardins urbains, les cultures pérennes et enfin les grandes cultures traduit une dégradation de la diversité d'habitats disponibles pour les micro-organismes liée à une utilisation des sols plus accrue par les hommes ainsi qu'un gradient dégressif de couverture végétale. Ainsi, il existerait un lien entre les végétaux en surface et les micro-organismes dans les sols. Par exemple, des cultures monospécifiques d'arbres tels que les peupleraies entraînent une diminution de la biomasse par rapport aux forêts non gérées et parfois même par rapport aux parcelles agricoles. Les prairies ont en moyenne une biomasse pratiquement doublée par rapport aux grandes cultures. Dans ce genre d'usage des sols, la couverture végétale est assurée tout au long de l'année et peut être plus ou moins diversifiée selon la gestion qui y est appliquée (exemple : prairies semées). Ainsi, les sols sont soumis à des actions anthropiques, et les grandes cultures plus particulièrement dépendent de pratiques agricoles. Cette étude a permis d'identifier au sein des leviers agronomiques une hiérarchie des impacts des pratiques agricoles.

Le travail du sol permet une meilleure implantation des cultures dans le sol. Cependant, les pratiques de travail du sol sont directement liées à l'état physique de ces sols et donc directement liées à la notion d'habitats microbiens. La profondeur de travail et le retournement des horizons du sol *via* la pratique du labour peuvent grandement perturber les habitats et ainsi mener à la réduction de la biomasse microbienne. Le labour est fortement impactant pour les

micro-organismes et notamment pour les champignons dont les hyphes, structures filamenteuses, sont rompus sous l'action des machines (KABIR 2005). Par ailleurs, ces pratiques vont ouvrir le sol et ainsi modifier l'accessibilité des ressources qui sont minéralisées rapidement par les organismes copiotrophes (SROUR et al. 2020). Ainsi, le stock de matière organique peut diminuer dans les sols que ce soit par la minéralisation comme par le lessivage lié aux conditions climatiques (DEBSKA et al. 2020). Cela limite la croissance des micro-organismes oligotrophes dont la résistance aux stress contribue au maintien des écosystèmes. La pratique du non travail du sol préserve ces habitats et permet la présence des organismes oligotrophes. Ainsi, le non travail permet d'améliorer environ de moitié la biomasse microbienne des sols par rapport aux pratiques de labour ou de travail profond.

Il existe des liens entre l'abondance microbienne des sols et la diversité des espèces végétales en surface. En effet, l'ajout de 1, 2 ou 3 espèces ou plus dans une monoculture permet respectivement d'augmenter d'environ 12%, 37% et 47% la biomasse microbienne des sols. Cette diversité d'espèces végétales en surface permet d'assurer une diversité d'habitats pour les micro-organismes en jouant sur les paramètres physico-chimiques (matière organique, pH, azote, carbone, ...) et sur la structuration (racines, agrégats, ...) du sol. Ces espèces végétales vont permettre d'ajouter de la matière organique et des composés sécrétés par les plantes et ainsi mener à l'augmentation de la minéralisation et des ressources mobilisables par les micro-organismes (SPRUNGER et al. 2020). De plus, il existe des interactions trophiques entre les micro-organismes du sol et les cultures. Ainsi, certaines familles végétales telles que les Brassicacées du fait de leur production de glucosinolates, composés glucidiques soufrés à effet biocides peuvent moduler la croissance des bactéries et des champignons (REAU et al. 2005). D'autres familles botaniques comme les Fabacées sont connues pour leur symbioses avec des bactéries du genre *Rhizobium* entraînant des modifications physiques et chimiques de la rhizosphère avec la formation de nodules. Cette famille botanique est d'ailleurs souvent utilisée dans le cadre des pratiques de cultures associées ou des cultures intermédiaires. Ces pratiques permettent la préservation des habitats en limitant les périodes de sol nu et en diversifiant les ressources et leur accessibilité. La quantité et le type de ressources disponibles pour les micro-organismes dépendent de la gestion de la nutrition des cultures.

Les apports nutritifs pour les plantes modifient la composition chimique des sols et influent donc sur les ressources nutritives des micro-organismes. Ces nutriments doivent être facilement mobilisables pour les plantes et sont donc souvent apportés sous la forme d'engrais minéral n'ayant pas ou peu d'effets sur les micro-organismes, les formules chimiques de ces fertilisants étant identiques à ceux issus de la minéralisation. Au contraire, les amendements organiques permettent en moyenne de doubler la biomasse microbienne des sols. La réponse des micro-organismes va dépendre de la nature de ces apports organiques. Ainsi, les matières d'origine animale améliorent plus la biomasse microbienne des sols que les apports d'origine végétale. Tout comme la diversité d'habitats, une diversité de ressources mobilisables par les micro-organismes du sol permettrait d'augmenter leur abondance.

Enfin, les PPP détruisent directement les micro-organismes ainsi que d'autres organismes ciblés ou non par les produits, ce qui a pour conséquence de limiter les interactions trophiques et ainsi rompre le réseau d'interactions. Ces produits peuvent potentiellement mener à l'arrêt de certaines activités enzymatiques. Ainsi, en moyenne, l'utilisation de PPP a diminué de moitié la biomasse microbienne des sols.

Les différents résultats obtenus au cours de cette étude indiquent que globalement, la biomasse microbienne des sols peut être améliorée par plusieurs leviers agronomiques et pratiques agricoles identifiées en figure 20 :

- la diversification des rotations de cultures et l'insertion de cultures associées et intermédiaires
- la réduction du travail du sol
- l'apport de fertilisants organiques
- la diminution ou l'arrêt de l'utilisation de PPP

Ces leviers agronomiques n'ont cependant pas toujours les mêmes niveaux d'impact sur la biomasse microbienne des sols comme l'indique la figure 20. Toutes les pratiques n'ont pas nécessairement d'effets significatifs sur la biomasse microbienne de sols. Ainsi, les effets de certaines pratiques ont été jugés comme neutres. Les impacts positifs identifiés dans cette analyse sont génériques et ont été observés dans plusieurs contextes pédo-climatiques. D'autres effets de pratiques agricoles sont plus difficiles à évaluer et malgré des tendances assez prononcées, les résultats peuvent ne pas être génériques. C'est par exemple le cas pour l'usage de PPP (voir figure 20). Comme la gestion d'une culture est réalisée par une succession de pratiques agricoles qui forment ensemble l'itinéraire technique, des études se sont focalisées sur des systèmes de production ou des systèmes de cultures (CHRISTEL et al. 2021 ; YANG et al. 2021). La somme des impacts de chaque pratique agricole ne permet pas de refléter l'effet du système de culture. Il est possible que l'effet d'une ou de plusieurs pratiques annule ou inverse les effets d'autres. C'est notamment le cas de l'arrêt du travail du sol qui efface les effets probablement négatifs de l'utilisation d'herbicides. Par ailleurs, certaines combinaisons de pratiques peuvent être utilisées pour améliorer l'abondance microbienne du sol. C'est le cas de l'usage de plantes d'interculture combinée à la pratique de non travail du sol (JACOBS et al. 2022).

L'abondance des communautés microbiennes des sols suit un gradient :

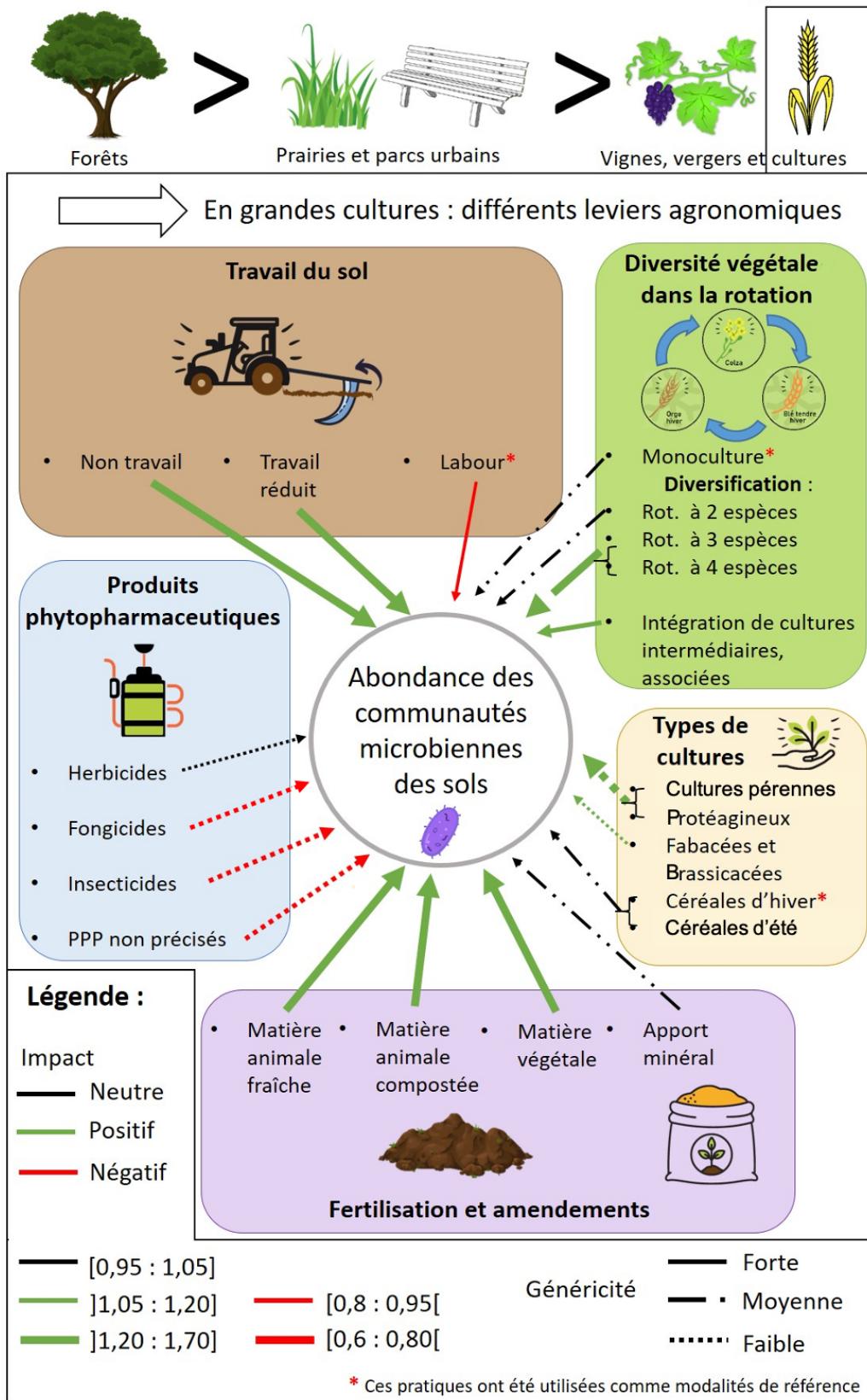


FIGURE 20 – Schéma récapitulatif de l'impact de l'usage des sols, des leviers agronomiques et des pratiques agricoles sur l'abondance microbienne des sols.

Le signe de l'impact est défini à l'aide des impacts médians. La généricité dépend du nombre d'occurrences pour chaque comparaison ainsi que des potentiels contradictions entre les résultats.

Les résultats de cette présente étude permettent de décortiquer les impacts des pratiques et de les quantifier afin d'identifier de manière plus claire les leviers agronomiques pour augmenter la biomasse microbienne des sols. Une hiérarchisation a été faite pour chacun des leviers identifiés mais une hiérarchisation entre ces leviers et leurs effets sur l'écologie microbienne des sols permettrait de mieux comprendre comment certaines combinaisons de pratiques peuvent influer sur la durabilité des sols.

### 3.5 Conclusion

Ainsi, l'usage des sols et les leviers de gestion agronomiques en terres agricoles influencent l'écologie et ainsi l'abondance des micro-organismes des sols. Certaines pratiques peuvent avoir des répercussions plus ou moins fortes sur les habitats microbiens en restructurant l'habitat physique, en modifiant la quantité et la qualité des ressources disponibles ou en interférant sur les interactions trophiques entre les micro-organismes et leur environnement, notamment avec les cultures végétales. Cette étude a permis de quantifier les impacts de pratiques agricoles et ainsi de les hiérarchiser au sein de chaque levier agricole. Les connaissances quant à la gestion des sols via les systèmes de cultures ont besoin d'être approfondies afin de mieux comprendre les impacts de combinaisons de pratiques et leurs mécanismes sous-jacents sur l'abondance microbienne des sols.

### 3.5.1 Annexe 1 - Tableaux des publications sélectionnées pour chacune des catégories et sous-catégories de pratiques agricoles

Liste des publications	Usage des sols	Type de culture	Diversification de la rotation
	[Aco+10]; [Ara+14]; [ASR11]; [Bau+13]; [Ber+11]; [Bra+13]; [Bra+12]; [Car+14]; [CCF16]; [CP20]; [Che+20b]; [Chu+12]; [Con+15]; [Cui+21]; [DAc+15]; [Deq+11]; [Din+13]; [Dre+10]; [FB16]; [Fer+15]; [Fra+14]; [GG11]; [GCF20]; [Guo+18]; [Han+18]; [Hay+10]; [HS11]; [Hu+16]; [Jam+19]; [Jan+11]; [Ji+20]; [Kan+19]; [Yag+19]; [Lag+14]; [Lag+11]; [Lat+17]; [Le+19]; [Li+16]; [Li+15a]; [Liu+14]; [MMK18]; [MR21]; [MK14]; [MK18]; [Moo+18]; [NBJ17]; [Nov+14]; [Pab+16]; [Pau+17]; [Pel+11]; [Pon+13]; [Sat+17]; [Sha+12]; [Sin+21a]; [Sou+20]; [Tar+15]; [TDS10]; [TBH14]; [TBH15]; [VLee+17]; [Veg+18]; [Vin+12]; [WSW17]; [Wan+17]; [Wan+21c]; [Was+19]; [Wol+20]; [Won+15]; [Wu+21a]; [Xia+18]; [Yan+14]; [Yu+13]; [Yu+12]; [Zha+13b]; [Zhe+19]; [Zub+18]	Fongicides	Herbicides
Rotation de culture		[Car+20]; [Fra+16a]; [Gar+18]; [Kar+14]; [Lan+12]; [Sah+15]	Insecticides
PPP	[HMS11]; [Muñ+11]; [SCP16]	[Fra+16a]	Produits non précisés [Chu+12]; [Le+19]

Liste des publications	Inorganique	Organique
	<p>[Ash+20]; [Ake+20]; [Bea+10]; [Bil+21]; [Bin+13]; [Bol+21]; [Bör+12]; [Che+17]; [Che+20a]; [Che+20b]; [Chr+21]; [Chu+10]; [Clu+12]; [Cur+20]; [Din+13]; [EDM19]; [FB16]; [Far+17]; [Fra+17]; [Fro+16]; [FMK19]; [GWJ15]; [Ge+17]; [Gon+21]; [Gsc+16]; [Gu+19]; [HMS11]; [He+13]; [Hu+17a]; [Hu+21]; [Hu+18]; [Hu+17b]; [Hua+17]; [Hua+19]; [Hyd+17]; [Jia+18]; [Jin+18]; [Kas+10]; [KJ15]; [KJ12]; [Kha+20]; [Kot+17]; [Kot+19]; [Kou+20]; [Li+21]; [Li+20a]; [Li+16]; [Li+15b]; [Li+17]; [Li+12]; [Li+18a]; [Li+21a]; [Liu+10]; [Liu+18b]; [Liu+19]; [LZ15]; [Lu+14]; [Luo+20]; [Ma+20]; [Mar+21a]; [Mel+14]; [Ngo+10]; [Nie+21]; [Pou+13a]; [Que+19]; [Ros+16]; [Sam+20]; [Sat+17]; [Sek+20]; [She+21a]; [She+14]; [She+21b]; [Shi+13]; [Shi+15]; [Shi+20]; [Sug+12]; [Tan+16]; [Tei+19]; [Thi+19]; [Tia+14]; [Tra+16]; [Wan+16]; [Wu+21b]; [Xu+20b]; [Yan+21]; [Yao+21]; [Yu+13]; [Yua+13]; [ZWK16]; [Zeh+15]; [Zha+16a]; [Zha+12b]; [Zha+19a]; [Zha+16b]; [Zha+15c]; [Zha+19b]; [Zhe+20a]; [Zhe+16]; [Zhe+20b]</p> <p>[Bol+21]; [Cam+16]; [Clu+12]; [Con+15]; [Cou+16]; [dVri+15]; [Don+17]; [dVri+17]; [Ess+18]; [Fau+19]; [Fer+15]; [Fur+17] [GPG13]; [Var+11]; [Hal+21]; [Hao+19]; [HWG10]; [Hou+16]; [Hsi+18]; [Hu+18]; [Hyd+17]; [Jan+11]; [Jia+16]; [Jia+11a] [Jia+11b]; [JSW13]; [Jia+11c]; [Jia+20]; [KRG16]; [Kau+15]; [Kau+18]; [Yag+20]; [Kun+13]; [LBP11]; [Le+19]; [Leh+15]; [Lie+13] [Lu+19]; [Man+21b]; [Mas+20]; [Moh+13]; [Oke+16]; [Pau+21]; [Qm+10]; [Sam+20]; [Sau+16]; [She+13]; [Shi+15]; [Sun+20] [Sun+16]; [Sum+21]; [Tre+10]; [Vaz+19]; [WSW17]; [Wan+12]; [Wan+14]; [Wu+21a]; [Xia+19]; [YWS13]; [Zeh+15]; [Zha+14]; [Zha+13a]; [Zha+15b]; [Zha+18]; [Zhu+19]; [Zub+18]</p>	<p>[Abi+21]; [Ash+20]; [Ate+20]; [BBD16]; [Bör+12]; [Bra+13]; [BA17]; [Cam+16]; [Car+20]; [CJJ19]; [Cha+21]; [Che+17]; [Che+20a]; [Chi+12]; [Con+20]; [Cur+20]; [dVri+11]; [Din+13]; [EDM19]; [Ess+18]; [Fis+19]; [Far+17]; [Fis+15]; [Fon+12]; [Fra+17]; [Fro+16]; [GWJ15]; [Ge+11]; [He+20]; [Hu+18]; [Hua+17]; [JJB14]; [Jin+18]; [KJ12]; [Kha+20]; [Kou+20]; [Kra+13]; [Kun+13]; [LBP11]; [Le+19]; [Li+21]; [Li+20a]; [Li+16]; [Li+15a]; [Li+15b]; [Li+19]; [Li+20b]; [Li+17]; [Liu+17]; [Liu+21b]; [Luo+20]; [Ma+20]; [Mac+15]; [Mar+18]; [Mar+13]; [NN12]; [Nav+21]; [Ngo+10]; [Oke+16]; [Pau+18]; [PMK11]; [Pou+13a]; [Pou+13b]; [Rot+15]; [Sad+18]; [Sad+19]; [Sam+20]; [Sat+17]; [Sau+16]; [Sch+12]; [She+13]; [She+18]; [Som+20]; [Sig+12]; [Tei+19]; [Tra+16]; [Tre+10]; [Vaz+19]; [Wan+21a]; [Wan+14]; [Wu+21b]; [Xu+20b]; [Yan+21]; [Yi+18]; [Yu+13]; [Yua+13]; [ZCT21]; [ZTL17]; [Zha+16a]; [Zha+12b]; [Zha+15a]; [Zha+19a]; [Zha+16b]; [Zha+16b]; [Zha+19b]; [Zhe+20a]; [Zhe+16]; [Zhe+20b]</p>
Travail du sol		

## References

- [Abi+21] Letizia Abis et al. "Short-Term Effect of Green Waste and Sludge Amendment on Soil Microbial Diversity and Volatile Organic Compound Emissions". In: *Applied Microbiology* 1.1 (June 9, 2021), pp. 123–141. ISSN: 2673-8007. DOI: 10.3390/app1010010.
- [Aco+10] V. Acosta-Martínez et al. "Soil Microbial Communities and Function in Alternative Systems to Continuous Cotton". In: *Soil Science Society of America Journal* 74.4 (July 2010), pp. 1181–1192. ISSN: 03615995. DOI: 10.2136/sssaj2008.0065.
- [Ara+14] Hironori Arai et al. "Land Use Change Affects Microbial Biomass and Fluxes of Carbon Dioxide and Nitrous Oxide in Tropical Peatlands". In: *Soil Science and Plant Nutrition* 60.3 (May 4, 2014), pp. 423–434. ISSN: 0038-0768, 1747-0765. DOI: 10.1080/00380768.2014.903576.
- [Ash+20] Muhammad Nadeem Ashraf et al. "Soil and Microbial Biomass Stoichiometry Regulate Soil Organic Carbon and Nitrogen Mineralization in Rice-Wheat Rotation Subjected to Long-Term Fertilization". In: *Journal of Soils and Sediments* 20.8 (Aug. 2020), pp. 3103–3113. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-020-02642-y.
- [ASR11] M. A. Arshad, Y. K. Soon, and J. A. Ripmeester. "Quality of Soil Organic Matter and C Storage as Influenced by Cropping Systems in Northwestern Alberta, Canada". In: *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 89.1 (Jan. 2011), pp. 71–79. ISSN: 1385-1314, 1573-0867. DOI: 10.1007/s10705-010-9377-1.
- [Ate+20] Cornelius Talade Atere et al. "Organic Matter Stabilization in Aggregates and Density Fractions in Paddy Soil Depending on Long-Term Fertilization: Tracing of Pathways by <sup>13</sup>C Natural Abundance". In: *Soil Biology and Biochemistry* 149 (Oct. 2020), p. 107931. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.107931.
- [BA17] Eric B. Brennan and Veronica Acosta-Martinez. "Cover Cropping Frequency Is the Main Driver of Soil Microbial Changes during Six Years of Organic Vegetable Production". In: *Soil Biology and Biochemistry* 109 (June 2017), pp. 188–204. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2017.01.014.
- [Bau+13] C. Baum et al. "Impact of Poplar on Soil Organic Matter Quality and Microbial Communities in Arable Soils"; in: *Plant, Soil and Environment* 59 (No. 3 Jan. 19, 2013), pp. 95–100. ISSN: 12141178, 18059368. DOI: 10.17221/548/2012-PSE.
- [BBG16] A. Barreiro, E. Bååth, and M. Díaz-Ravíña. "Bacterial and Fungal Growth in Burnt Acid Soils Amended with Different High C/N Mulch Materials". In: *Soil Biology and Biochemistry* 97 (June 2016), pp. 102–111. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2016.03.009.
- [Bea+10] M. S. Beauregard et al. "Long-Term Phosphorus Fertilization Impacts Soil Fungal and Bacterial Diversity but Not AM Fungal Community in Alfalfa". In: *Microbial Ecology* 59.2 (Feb. 2010), pp. 379–389. ISSN: 0095-3628, 1432-184X. DOI: 10.1007/s00248-009-9583-z.
- [Ber+11] Doreen Berner et al. "Land-Use Intensity Modifies Spatial Distribution and Function of Soil Microorganisms in Grasslands". In: *Pedobiologia* 54.5-6 (Oct. 2011), pp. 341–351. ISSN: 00314056. DOI: 10.1016/j.pedobi.2011.08.001.
- [Bil+21] Nataliya Bilyera et al. "Microbial Tradeoffs in Internal and External Use of Resources Regulated by Phosphorus and Carbon Availability". In: *European Journal of Soil Biology* 106 (Sept. 2021), p. 103353. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2021.103353.
- [Bin+13] Daniel Bini et al. "Eucalyptus Grandis and Acacia Mangium in Monoculture and Intercropped Plantations: Evolution of Soil and Litter Microbial and Chemical Attributes during Early Stages of Plant Development". In: *Applied Soil Ecology* 63 (Jan. 2013), pp. 57–66. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2012.09.012.
- [Bol+21] Peter Bolo et al. "Application of Residue, Inorganic Fertilizer and Lime Affect Phosphorus Solubilizing Microorganisms and Microbial Biomass under Different Tillage and Cropping Systems in a Ferralsol". In: *Geoderma* 390 (May 2021), p. 114962. ISSN: 00167061. DOI: 10.1016/j.geoderma.2021.114962.

- [Bör+12] Gunnar Börjesson et al. “Soil Microbial Community Structure Affected by 53 Years of Nitrogen Fertilisation and Different Organic Amendments”. In: *Biology and Fertility of Soils* 48.3 (Apr. 2012), pp. 245–257. ISSN: 0178-2762, 1432-0789. DOI: 10.1007/s00374-011-0623-8.
- [Bra+12] Robert L. Bradley et al. “Interactions between Land-Use History and Earthworms Control Gross Rates of Soil Methane Production in an Overwintering Pasture”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 53 (Oct. 2012), pp. 64–71. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2012.04.025.
- [Bra+13] Richard Brackin et al. “Microbial Function in Adjacent Subtropical Forest and Agricultural Soil”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 57 (Feb. 2013), pp. 68–77. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2012.07.015.
- [Bra+21] Luca Bragazza et al. “Nutrient Stoichiometry of a Plant-Microbe-Soil System in Response to Cover Crop Species and Soil Type”. In: *Plant and Soil* 461.1-2 (Apr. 2021), pp. 517–531. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-021-04853-9.
- [Cam+16] Samanta B. Campos et al. “Soil Suppressiveness and Its Relations with the Microbial Community in a Brazilian Subtropical Agroecosystem under Different Management Systems”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 96 (May 2016), pp. 191–197. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2016.02.010.
- [Car+14] Alessandra Cardinali et al. “Design of Riparian Buffer Strips Affects Soil Quality Parameters”. In: *Applied Soil Ecology* 80 (Aug. 2014), pp. 67–76. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2014.04.003.
- [Car+20] María José Carpio et al. “Soil Microbial Community Changes in a Field Treatment with Chlorotoluron, Flufenacet and Diflufenican and Two Organic Amendments”. In: *Agronomy* 10.8 (Aug. 8, 2020), p. 1166. ISSN: 2073-4395. DOI: 10.3390/agronomy10081166.
- [CCF16] T.R. Cavagnaro, S.C. Cunningham, and S. Fitzpatrick. “Pastures to Woodlands: Changes in Soil Microbial Communities and Carbon Following Reforestation”. In: *Applied Soil Ecology* 107 (Nov. 2016), pp. 24–32. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2016.05.003.
- [Cha+21] Dibyendu Chatterjee et al. “Effect of Long-Term Organic Fertilization in Flooded Rice Soil on Phosphorus Transformation and Phosphate Solubilizing Microorganisms”. In: *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 21.2 (June 2021), pp. 1368–1381. ISSN: 0718-9508, 0718-9516. DOI: 10.1007/s42729-021-00446-8.
- [Che+17] Danmei Chen et al. “Long-Term Application of Manures plus Chemical Fertilizers Sustained High Rice Yield and Improved Soil Chemical and Bacterial Properties”. In: *European Journal of Agronomy* 90 (Oct. 2017), pp. 34–42. ISSN: 11610301. DOI: 10.1016/j.eja.2017.07.007.
- [Che+20a] Jie Chen et al. “Composition, Predicted Functions, and Co-Occurrence Networks of Fungal and Bacterial Communities\_ Links to Soil Organic Carbon under Long-Term Fertilization in a Rice-Wheat Cropping System”. In: *European Journal of Soil Biology* 100 (Sept. 2020), p. 103226. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2020.103226.
- [Che+20b] Xu Chen et al. “Land Use and Mineral Fertilization Influence Soil Microbial Biomass and Residues: A Case Study of a Chinese Mollisol”. In: *European Journal of Soil Biology* 100 (Sept. 2020), p. 103216. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2020.103216.
- [Chr+21] Julie T. Christensen et al. “Effect of Soil P Status on Barley Growth, P Uptake, and Soil Microbial Properties after Incorporation of Cover Crop Shoot and Root Residues”. In: *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 184.6 (Dec. 2021), pp. 657–667. ISSN: 1436-8730, 1522-2624. DOI: 10.1002/jpln.202100046.
- [Chu+10] Carolyn Churchland et al. “Soil Microbial and Plant Community Responses to Single Large Carbon and Nitrogen Additions in Low Arctic Tundra”. In: *Plant and Soil* 334.1-2 (Sept. 2010), pp. 409–421. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-010-0392-4.
- [CJJ19] Martha Isabel León Castaño, Ramia Jannoura, and Rainer Georg Joergensen. “Coffee Mucilage Impact on Young Coffee Seedlings and Soil Microorganisms”. In: *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 182.5 (Oct. 2019), pp. 782–790. ISSN: 1436-8730, 1522-2624. DOI: 10.1002/jpln.201900139.

- [Clu+12] D. Cluzeau et al. “Integration of Biodiversity in Soil Quality Monitoring: Baselines for Microbial and Soil Fauna Parameters for Different Land-Use Types”. In: *European Journal of Soil Biology* 49 (Mar. 2012), pp. 63–72. ISSN: 11645563. doi: 10.1016/j.ejsobi.2011.11.003.
- [Con+15] Florentin Constancias et al. “Mapping and Determinism of Soil Microbial Community Distribution across an Agricultural Landscape”. In: *MicrobiologyOpen* 4.3 (June 2015), pp. 505–517. ISSN: 20458827. doi: 10.1002/mbo3.255.
- [Con+20] Ping Cong et al. “Changes in Soil Organic Carbon and Microbial Community under Varying Straw Incorporation Strategies”. In: *Soil and Tillage Research* 204 (Oct. 2020), p. 104735. ISSN: 01671987. doi: 10.1016/j.still.2020.104735.
- [Cou+16] Valérie Coudrain et al. “Temporal Differentiation of Soil Communities in Response to Arable Crop Management Strategies”. In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 225 (June 2016), pp. 12–21. ISSN: 01678809. doi: 10.1016/j.agee.2016.03.029.
- [CP20] Wei-Bin Chen and Shao-Lin Peng. “Land-Use Legacy Effects Shape Microbial Contribution to N<sub>2</sub>O Production in Three Tropical Forests”. In: *Geoderma* 358 (Jan. 2020), p. 113979. ISSN: 00167061. doi: 10.1016/j.geoderma.2019.113979.
- [CUA21] Yufita Dwi Chinta, Yoshitaka Uchida, and Hajime Araki. “Roles of Soil Bacteria and Fungi in Controlling the Availability of Nitrogen from Cover Crop Residues during the Microbial Hot Moments”. In: *Applied Soil Ecology* 168 (Dec. 2021), p. 104135. ISSN: 09291393. doi: 10.1016/j.apsoil.2021.104135.
- [Cui+21] Jiwen Cui et al. “Effects of Long-Term Cropping Regimes on SOC Stability, Soil Microbial Community and Enzyme Activities in the Mollisol Region of Northeast China”. In: *Applied Soil Ecology* 164 (Aug. 2021), p. 103941. ISSN: 09291393. doi: 10.1016/j.apsoil.2021.103941.
- [Cur+20] Maddalena Curci et al. “Short-Term Effects of Sewage Sludge Compost Amendment on Semi-arid Soil”. In: *Soil Systems* 4.3 (Aug. 5, 2020), p. 48. ISSN: 2571-8789. doi: 10.3390-soilsystems4030048.
- [DAc+15] L. P. D’Acqui et al. “Living and Dead Soil Organic Matter under Different Land Uses on a Mediterranean Island: Living and Dead Soil Organic Matter”. In: *European Journal of Soil Science* 66.2 (Mar. 2015), pp. 298–310. ISSN: 13510754. doi: 10.1111/ejss.12219.
- [Deq+11] S. Dequiedt et al. “Biogeographical Patterns of Soil Molecular Microbial Biomass as Influenced by Soil Characteristics and Management: Biogeography of Soil Microbial Biomass”. In: *Global Ecology and Biogeography* 20.4 (July 2011), pp. 641–652. ISSN: 1466822X. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00628.x.
- [Di +20] Giuseppe Di Rauso Simeone et al. “Soil Microbial Biomass and Community Composition as Affected by Cover Crop Diversity in a Short-term Field Experiment on a Podzolized Stagnosol-Cambisol”. In: *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 183.4 (Aug. 2020), pp. 539–549. ISSN: 1436-8730, 1522-2624. doi: 10.1002/jpln.201900526.
- [Din+13] Xueli Ding et al. “Effects of Contrasting Agricultural Management on Microbial Residues in a Mollisol in China”. In: *Soil and Tillage Research* 130 (June 2013), pp. 13–17. ISSN: 01671987. doi: 10.1016/j.still.2013.02.001.
- [Don+17] Wenyi Dong et al. “Impact of No Tillage vs. Conventional Tillage on the Soil Bacterial Community Structure in a Winter Wheat Cropping Succession in Northern China”. In: *European Journal of Soil Biology* 80 (May 2017), pp. 35–42. ISSN: 11645563. doi: 10.1016/j.ejsobi.2017.03.001.
- [Dre+10] Rebecca E. Drenovsky et al. “Land Use and Climatic Factors Structure Regional Patterns in Soil Microbial Communities: Biogeography of Soil Microbial Communities”. In: *Global Ecology and Biogeography* 19.1 (Jan. 2010), pp. 27–39. ISSN: 1466822X. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00486.x.
- [Dru+21] Craig F. Drury et al. “Diverse Rotations Impact Microbial Processes, Seasonality and Overall Nitrous Oxide Emissions from Soils”. In: *Soil Science Society of America Journal* 85.5 (Sept. 2021), pp. 1448–1464. ISSN: 0361-5995, 1435-0661. doi: 10.1002/saj2.20298.
- [dVri+11] Franciska T. de Vries et al. “Nitrogen Losses from Two Grassland Soils with Different Fungal Biomass”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 43.5 (May 2011), pp. 997–1005. ISSN: 00380717. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.01.016.

- [dVri+15] Maria de Vries et al. "Metagenomic Analyses Reveal No Differences in Genes Involved in Cellulose Degradation under Different Tillage Treatments". In: *FEMS Microbiology Ecology* 91.7 (July 2015). Ed. by Wietse de Boer, fiv069. ISSN: 1574-6941. DOI: 10.1093/femsec/fiv069.
- [DW21] Sadikshya Dangi and Dong Wang. "Soil Microbial Community Characteristics in a Vineyard Ten Years after Fumigation". In: *Soil Science Society of America Journal* 85.3 (May 2021), pp. 619–635. ISSN: 0361-5995, 1435-0661. DOI: 10.1002/saj2.20186.
- [EDM19] Kehinde O. Erinle, Ashlea Doolittle, and Petra Marschner. "P Pools in Barley Detritusphere Are Influenced by N and P Addition to the Soil". In: *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 19.2 (June 2019), pp. 463–468. ISSN: 0718-9508, 0718-9516. DOI: 10.1007/s42729-019-00060-9.
- [EPK15] Jinu Eo, Kee-Choon Park, and Myung-Hyun Kim. "Plant-Specific Effects of Sunn Hemp (Crotalaria Juncea) and Sudex (Sorghum Bicolor × Sorghum Bicolor Var. Sudanense) on the Abundance and Composition of Soil Microbial Community". In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 213 (Dec. 2015), pp. 86–93. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2015.07.025.
- [Ess+18] Eunice Essel et al. "Evaluation of Bacterial and Fungal Diversity in a Long-Term Spring Wheat – Field Pea Rotation Field under Different Tillage Practices". In: *Canadian Journal of Soil Science* 98.4 (Dec. 1, 2018). Ed. by Newton Lupwayi, pp. 619–637. ISSN: 0008-4271, 1918-1841. DOI: 10.1139/cjss-2017-0155.
- [Ess+19] Eunice Essel et al. "Bacterial and Fungal Diversity in Rhizosphere and Bulk Soil under Different Long-Term Tillage and Cereal/Legume Rotation". In: *Soil and Tillage Research* 194 (Nov. 2019), p. 104302. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2019.104302.
- [Far+17] John Farmer et al. "Long-Term Effect of Plastic Film Mulching and Fertilization on Bacterial Communities in a Brown Soil Revealed by High through-Put Sequencing". In: *Archives of Agronomy and Soil Science* 63.2 (Jan. 28, 2017), pp. 230–241. ISSN: 0365-0340, 1476-3567. DOI: 10.1080/03650340.2016.1193667.
- [Fau+19] Sibylle Faust et al. "Response of Maize Leaf Decomposition in Litterbags and Soil Bags to Different Tillage Intensities in a Long-Term Field Trial". In: *Applied Soil Ecology* 141 (Sept. 2019), pp. 38–44. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2019.05.006.
- [FB16] Nicolas Fanin and Isabelle Bertrand. "Aboveground Litter Quality Is a Better Predictor than Belowground Microbial Communities When Estimating Carbon Mineralization along a Land-Use Gradient". In: *Soil Biology and Biochemistry* 94 (Mar. 2016), pp. 48–60. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2015.11.007.
- [FBK17] D.M. Finney, J.S. Buyer, and J.P. Kaye. "Living Cover Crops Have Immediate Impacts on Soil Microbial Community Structure and Function". In: *Journal of Soil and Water Conservation* 72.4 (2017), pp. 361–373. ISSN: 0022-4561, 1941-3300. DOI: 10.2489/jswc.72.4.361.
- [Fer+15] Laura Alejandra Ferreras et al. "Sensitivity of Soil Biological Indicators in an Argiudoll from the Argentinean Pampas". In: *Spanish Journal of Soil Science* 5 (Nov. 9, 2015), p. 1273. ISSN: 2253-6574. DOI: 10.3232/SJSS.2015.V5.N3.04.
- [Fis+15] L.M. Fisk et al. "Root Exudate Carbon Mitigates Nitrogen Loss in a Semi-Arid Soil". In: *Soil Biology and Biochemistry* 88 (Sept. 2015), pp. 380–389. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2015.06.011.
- [FMK19] Kazuki Fujita, Yuichi Miyabara, and Takashi Kumoto. "Microbial Biomass and Ecoenzymatic Stoichiometries Vary in Response to Nutrient Availability in an Arable Soil". In: *European Journal of Soil Biology* 91 (Mar. 2019), pp. 1–8. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2018.12.005.
- [Fon+12] M.T. Fontúrbel et al. "Effects of an Experimental Fire and Post-Fire Stabilization Treatments on Soil Microbial Communities". In: *Geoderma* 191 (Dec. 2012), pp. 51–60. ISSN: 00167061. DOI: 10.1016/j.geoderma.2012.01.037.
- [Fra+14] Davide Francioli et al. "Land Use and Seasonal Effects on a Mediterranean Soil Bacterial Community". In: *JOURNAL OF SOIL SCIENCE AND PLANT NUTRITION* 14.3 (2014), pp. 710–722.

- [Fra+16a] Luis Franco-Andreu et al. “Behavior of Two Pesticides in a Soil Subjected to Severe Drought. Effects on Soil Biology”. In: *Applied Soil Ecology* 105 (Sept. 2016), pp. 17–24. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2016.04.001.
- [Fra+16b] Ileana Frasier et al. “High Quality Residues from Cover Crops Favor Changes in Microbial Community and Enhance C and N Sequestration”. In: *Global Ecology and Conservation* 6 (Apr. 2016), pp. 242–256. ISSN: 23519894. DOI: 10.1016/j.gecco.2016.03.009.
- [Fra+17] Felipe J.C. Fracetto et al. “Effect of Agricultural Management on N<sub>2</sub>O Emissions in the Brazilian Sugarcane Yield”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 109 (June 2017), pp. 205–213. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2017.02.004.
- [Fra+19] Felipe José Cury Fracetto et al. “Free-Living Diazotrophs Drive Castor Bean Nitrogen Input in Tropical Semiarid Soils”. In: *Ciência Rural* 49.12 (2019), e20190446. ISSN: 1678-4596, 0103-8478. DOI: 10.1590/0103-8478cr20190446.
- [Fre+21] Lucas Freund et al. “Species Identity, Rather than Species Mixtures, Drives Cover Crop Effects on Nutrient Partitioning in Unfertilized Agricultural Soil”. In: *Plant and Soil* 460.1-2 (Mar. 2021), pp. 149–162. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-020-04782-z.
- [Fro+16] Emmanuel Frossard et al. “Soil Properties and Not Inputs Control Carbon : Nitrogen : Phosphorus Ratios in Cropped Soils in the Long Term”. In: *SOIL* 2.1 (Feb. 29, 2016), pp. 83–99. ISSN: 2199-398X. DOI: 10.5194/soil-2-83-2016.
- [Fur+17] Karolina Furtak et al. “Effects of Maize and Winter Wheat Grown under Different Cultivation Techniques on Biological Activity of Soil”. In: *Plant, Soil and Environment* 63 (No. 10 Nov. 2, 2017), pp. 449–454. ISSN: 12141178, 18059368. DOI: 10.17221/486/2017-PSE.
- [Gar+18] C. García-Delgado et al. “Simultaneous Application of Two Herbicides and Green Compost in a Field Experiment: Implications on Soil Microbial Community”. In: *Applied Soil Ecology* 127 (June 2018), pp. 30–40. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2018.03.004.
- [GCF20] Chantelle Girgan, Sarina Claassens, and Hendrika Fourie. “Nematode Assemblages and Soil Microbial Communities in Soils Associated with Glyphosate-Resistant Soybean”. In: *South African Journal of Plant and Soil* 37.1 (Jan. 1, 2020), pp. 11–22. ISSN: 0257-1862, 2167-034X. DOI: 10.1080/02571862.2019.1640297.
- [Ge+11] Tida Ge et al. “Chemical Properties, Microbial Biomass, and Activity Differ between Soils of Organic and Conventional Horticultural Systems under Greenhouse and Open Field Management: A Case Study”. In: *Journal of Soils and Sediments* 11.1 (Jan. 2011), pp. 25–36. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-010-0293-4.
- [Ge+17] Tida Ge et al. “Rice Rhizodeposition and Its Utilization by Microbial Groups Depends on N Fertilization”. In: *Biology and Fertility of Soils* 53.1 (Jan. 2017), pp. 37–48. ISSN: 0178-2762, 1432-0789. DOI: 10.1007/s00374-016-1155-z.
- [Gen+20] Norman Gentsch et al. “Catch Crop Diversity Increases Rhizosphere Carbon Input and Soil Microbial Biomass”. In: *Biology and Fertility of Soils* 56.7 (Oct. 2020), pp. 943–957. ISSN: 0178-2762, 1432-0789. DOI: 10.1007/s00374-020-01475-8.
- [GG11] Ana María Gamboa and Leopoldo Galicia. “Differential Influence of Land Use/Cover Change on Topsoil Carbon and Microbial Activity in Low-Latitude Temperate Forests”. In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 142.3-4 (Aug. 2011), pp. 280–290. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2011.05.025.
- [Gon+21] Xiangwei Gong et al. “Interspecific Competition and Nitrogen Application Alter Soil Ecoenzymatic Stoichiometry, Microbial Nutrient Status, and Improve Grain Yield in Broomcorn Millet/Mung Bean Intercropping Systems”. In: *Field Crops Research* 270 (Aug. 2021), p. 108227. ISSN: 03784290. DOI: 10.1016/j.fcr.2021.108227.
- [GPG13] A.M. Gajda, B. Przewloka, and K. Gawryjolek. “Changes in Soil Quality Associated with Tillage System Applied”. In: *International Agrophysics* 27.2 (Mar. 1, 2013), pp. 133–141. ISSN: 0236-8722. DOI: 10.2478/v10247-012-0078-7.
- [Gsc+16] Silvia Gschwendtner et al. “Nitrogen Fertilization Affects Bacteria Utilizing Plant-Derived Carbon in the Rhizosphere of Beech Seedlings”. In: *Plant and Soil* 407.1-2 (Oct. 2016), pp. 203–215. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-016-2888-z.

- [Gu+19] Xiao-Bo Gu et al. “Effects of Film Mulching and Nitrogen Fertilization on Rhizosphere Soil Environment, Root Growth and Nutrient Uptake of Winter Oilseed Rape in Northwest China”. In: *Soil and Tillage Research* 187 (Apr. 2019), pp. 194–203. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2018.12.009.
- [Guo+18] Jianxin Guo et al. “Analysis of Soil Microbial Dynamics at a Cropland-Grassland Interface in an Agro-Pastoral Zone in a Temperate Steppe in Northern China”. In: *CATENA* 170 (Nov. 2018), pp. 257–265. ISSN: 03418162. DOI: 10.1016/j.catena.2018.06.019.
- [GWJ15] Hikal Gad, Christine Wachendorf, and Rainer Georg Joergensen. “Response of Maize and Soil Microorganisms to Decomposing Poplar Root Residues after Shallow or Homogenous Mixing into Soil”. In: *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 178.3 (June 2015), pp. 507–514. ISSN: 1436-8730, 1522-2624. DOI: 10.1002/jpln.201400593.
- [Hal+21] Moritz Hallama et al. “Interactions between Cover Crops and Soil Microorganisms Increase Phosphorus Availability in Conservation Agriculture”. In: *Plant and Soil* 463.1-2 (June 2021), pp. 307–328. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-021-04897-x.
- [Ham+21] Ute Hamer et al. “Soil Microbial Biomass and Enzyme Kinetics for the Assessment of Temporal Diversification in Agroecosystems”. In: *Basic and Applied Ecology* 53 (June 2021), pp. 143–153. ISSN: 14391791. DOI: 10.1016/j.baae.2021.03.014.
- [Han+18] Cheng-Long Han et al. “Responses of Soil Microorganisms, Carbon and Nitrogen to Freeze–Thaw Cycles in Diverse Land-Use Types”. In: *Applied Soil Ecology* 124 (Mar. 2018), pp. 211–217. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2017.11.012.
- [Hao+19] Minmin Hao et al. “Shifts in Microbial Community and Carbon Sequestration in Farmland Soil under Long-Term Conservation Tillage and Straw Returning”. In: *Applied Soil Ecology* 136 (Apr. 2019), pp. 43–54. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2018.12.016.
- [Hay+10] Helen L. Hayden et al. “The Abundance of Nitrogen Cycle Genes amoA and nifH Depends on Land-Uses and Soil Types in South-Eastern Australia”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 42.10 (Oct. 2010), pp. 1774–1783. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2010.06.015.
- [He+13] Yan He et al. “Profiling of Microbial PLFAs: Implications for Interspecific Interactions Due to Intercropping Which Increase Phosphorus Uptake in Phosphorus Limited Acidic Soils”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 57 (Feb. 2013), pp. 625–634. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2012.07.027.
- [He+20] Hong-Bin He et al. “Effects of Italian Ryegrass Residues as Green Manure on Soil Properties and Bacterial Communities under an Italian Ryegrass (*Lolium Multiflorum* L.)-Rice (*Oryza Sativa* L.) Rotation”. In: *Soil and Tillage Research* 196 (Feb. 2020), p. 104487. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2019.104487.
- [HMS11] Merian Skouw Haugwitz, Anders Michelsen, and Inger Kappel Schmidt. “Long-Term Microbial Control of Nutrient Availability and Plant Biomass in a Subarctic-Alpine Heath after Addition of Carbon, Fertilizer and Fungicide”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 43.1 (Jan. 2011), pp. 179–187. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2010.09.032.
- [HO21] Sofia Hydbom and Pål Axel Olsson. “Biochemical Signatures Reveal Positive Effects of Conservation Tillage on Arbuscular Mycorrhizal Fungi but Not on Saprotophrophic Fungi and Bacteria”. In: *Applied Soil Ecology* 157 (Jan. 2021), p. 103765. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2020.103765.
- [Hou+16] Ruixing Hou et al. “Lasting Effect of Soil Warming on Organic Matter Decomposition Depends on Tillage Practices”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 95 (Apr. 2016), pp. 243–249. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2015.12.008.
- [HS11] Zabed Hossain and Shu-ichi Sugiyama. “Geographical Structure of Soil Microbial Communities in Northern Japan: Effects of Distance, Land Use Type and Soil Properties”. In: *European Journal of Soil Biology* 47.2 (Mar. 2011), pp. 88–94. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2010.11.007.
- [Hsi+18] Che-Jen Hsiao et al. “Vertical Changes of Soil Microbial Properties in Claypan Soils”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 121 (June 2018), pp. 154–164. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2018.03.012.

- [Hu+16] Jing Hu et al. “Nitrous Oxide Production and Reduction in Seasonally-Flooded Cultivated Peatland Soils”. In: *Soil Science Society of America Journal* 80.3 (May 2016), pp. 783–793. ISSN: 03615995. doi: 10.2136/sssaj2015.10.0381.
- [Hu+17a] Jing Hu et al. “Fertilization Influences the Nematode Community through Changing the Plant Community in the Tibetan Plateau”. In: *European Journal of Soil Biology* 78 (Jan. 2017), pp. 7–16. ISSN: 11645563. doi: 10.1016/j.ejsobi.2016.11.001.
- [Hu+17b] Zhengkun Hu et al. “Responses of Rice Paddy Micro-Food Webs to Elevated CO<sub>2</sub> Are Modulated by Nitrogen Fertilization and Crop Cultivars”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 114 (Nov. 2017), pp. 104–113. ISSN: 00380717. doi: 10.1016/j.soilbio.2017.07.008.
- [Hu+18] Xiaojing Hu et al. “Soil Bacterial Communities Under Different Long-Term Fertilization Regimes in Three Locations Across the Black Soil Region of Northeast China”. In: *Pedosphere* 28.5 (Oct. 2018), pp. 751–763. ISSN: 10020160. doi: 10.1016/S1002-0160(18)60040-2.
- [Hu+21] Jialin Hu et al. “Soil Health Management Enhances Microbial Nitrogen Cycling Capacity and Activity”. In: *mSphere* 6.1 (Feb. 24, 2021). Ed. by Katherine McMahon, e01237–20. ISSN: 2379-5042. doi: 10.1128/mSphere.01237-20.
- [Hua+17] Xiaolei Huang et al. “Carbon Sequestration Potential Promoted by Oxalate Extractable Iron Oxides through Organic Fertilization”. In: *Soil Science Society of America Journal* 81.6 (Nov. 2017), pp. 1359–1370. ISSN: 03615995. doi: 10.2136/sssaj2017.02.0068.
- [Hua+19] Xingran Huang et al. “Foliage Application of Nitrogen Has Less Influence on Soil Microbial Biomass and Community Composition than Soil Application of Nitrogen”. In: *Journal of Soils and Sediments* 19.1 (Jan. 2019), pp. 221–231. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. doi: 10.1007/s11368-018-2027-y.
- [Hua+21] Qiaoyi Huang et al. “Higher Economic Benefits and Changes in Soil Fertility Due to Intensifying Winter Crop Rotation in Double-Rice Cropping Systems”. In: *Applied Soil Ecology* 157 (Jan. 2021), p. 103773. ISSN: 09291393. doi: 10.1016/j.apsoil.2020.103773.
- [HWG10] B.L. Helgason, F.L. Walley, and J.J. Germida. “No-till Soil Management Increases Microbial Biomass and Alters Community Profiles in Soil Aggregates”. In: *Applied Soil Ecology* 46.3 (Nov. 2010), pp. 390–397. ISSN: 09291393. doi: 10.1016/j.apsoil.2010.10.002.
- [Hyd+17] Sofia Hydbom et al. “Reduced Tillage Stimulated Symbiotic Fungi and Microbial Saprotrophs, but Did Not Lead to a Shift in the Saprotrophic Microorganism Community Structure”. In: *Applied Soil Ecology* 119 (Oct. 2017), pp. 104–114. ISSN: 09291393. doi: 10.1016/j.apsoil.2017.05.032.
- [itFW18] Dina in 't Zandt, Christian Fritz, and Florian Wichern. “In the Land of Plenty: Catch Crops Trigger Nitrogen Uptake by Soil Microorganisms”. In: *Plant and Soil* 423.1-2 (Feb. 2018), pp. 549–562. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. doi: 10.1007/s11104-017-3540-2.
- [Jam+19] Jason N. James et al. “Land Use Change Alters the Radiocarbon Age and Composition of Soil and Water-Soluble Organic Matter in the Brazilian Cerrado”. In: *Geoderma* 345 (July 2019), pp. 38–50. ISSN: 00167061. doi: 10.1016/j.geoderma.2019.03.019.
- [Jan+11] Kamlesh Jangid et al. “Land-Use History Has a Stronger Impact on Soil Microbial Community Composition than Aboveground Vegetation and Soil Properties”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 43.10 (Oct. 2011), pp. 2184–2193. ISSN: 00380717. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.06.022.
- [Ji+20] Li Ji et al. “Effect of Land Uses on Soil Microbial Community Structures among Different Soil Depths in Northeastern China”. In: *European Journal of Soil Biology* 99 (July 2020), p. 103205. ISSN: 11645563. doi: 10.1016/j.ejsobi.2020.103205.
- [Jia+11a] X. Jiang et al. “Long-Term Tillage Effects on the Distribution Patterns of Microbial Biomass and Activities within Soil Aggregates”. In: *CATENA* 87.2 (Nov. 2011), pp. 276–280. ISSN: 03418162. doi: 10.1016/j.catena.2011.06.011.
- [Jia+11b] X. Jiang et al. “Tillage-Induced Changes in Fungal and Bacterial Biomass Associated with Soil Aggregates: A Long-Term Field Study in a Subtropical Rice Soil in China”. In: *Applied Soil Ecology* 48.2 (June 2011), pp. 168–173. ISSN: 09291393. doi: 10.1016/j.apsoil.2011.03.009.

- [Jia+11c] Xianjun Jiang et al. "Kinetics of Net Nitrification Associated with Soil Aggregates under Conventional and No-Tillage in a Subtropical Rice Soil". In: *Plant and Soil* 347.1-2 (Oct. 2011), pp. 305–312. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-011-0849-0.
- [Jia+16] Shuxia Jia et al. "Long-Term Conservation Tillage Influences the Soil Microbial Community and Its Contribution to Soil CO<sub>2</sub> Emissions in a Mollisol in Northeast China". In: *Journal of Soils and Sediments* 16.1 (Jan. 2016), pp. 1–12. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-015-1158-7.
- [Jia+18] S. X. Jia et al. "Effects of N Fertilization on Soil Microbial Respiration in Larix Gmelini Plantation". In: *Applied Ecology and Environmental Research* 16.5 (2018), pp. 5921–5932. ISSN: 15891623, 17850037. DOI: 10.15666/aeer/1605\_59215932.
- [Jia+20] Yishan Jiang et al. "Radiocarbon Evidence of the Impact of Forest-to-Plantation Conversion on Soil Organic Carbon Dynamics on a Tropical Island". In: *Geoderma* 375 (Oct. 2020), p. 114484. ISSN: 00167061. DOI: 10.1016/j.geoderma.2020.114484.
- [Jin+18] Xinxin Jin et al. "Enhanced Conversion of Newly-Added Maize Straw to Soil Microbial Biomass C under Plastic Film Mulching and Organic Manure Management". In: *Geoderma* 313 (Mar. 2018), pp. 154–162. ISSN: 00167061. DOI: 10.1016/j.geoderma.2017.10.036.
- [JJB14] Ramia Jannoura, Rainer Georg Joergensen, and Christian Bruns. "Organic Fertilizer Effects on Growth, Crop Yield, and Soil Microbial Biomass Indices in Sole and Intercropped Peas and Oats under Organic Farming Conditions". In: *European Journal of Agronomy* 52 (Jan. 2014), pp. 259–270. ISSN: 11610301. DOI: 10.1016/j.eja.2013.09.001.
- [JSW13] Xianjun Jiang, Xiuli Shi, and Alan L. Wright. "Seasonal Variability of Microbial Biomass Associated with Aggregates in a Rice-Based Ecosystem". In: *European Journal of Soil Biology* 56 (May 2013), pp. 84–88. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2013.03.004.
- [JY19] Yujie Jiao and Ling Yuan. "Positive Effects of Increasing Crop Diversity in Land Use on Soil Microbial Biomass, Enzyme Activity and Bacterial Community Composition". In: *Soil Research* 57.7 (2019), p. 779. ISSN: 1838-675X. DOI: 10.1071/SR18240.
- [Kan+19] Ellen Kandeler et al. "The Mineralosphere – Succession and Physiology of Bacteria and Fungi Colonising Pristine Minerals in Grassland Soils under Different Land-Use Intensities". In: *Soil Biology and Biochemistry* 136 (Sept. 2019), p. 107534. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2019.107534.
- [Kar+14] D.G. Karpouzas et al. "A Tiered Assessment Approach Based on Standardized Methods to Estimate the Impact of Nicosulfuron on the Abundance and Function of the Soil Microbial Community". In: *Soil Biology and Biochemistry* 75 (Aug. 2014), pp. 282–291. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2014.04.022.
- [Kaš+10] Eva Kaštovská et al. "Direct Effect of Fertilization on Microbial Carbon Transformation in Grassland Soils in Dependence on the Substrate Quality". In: *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 173.5 (Oct. 2010), pp. 706–714. ISSN: 1436-8730, 1522-2624. DOI: 10.1002/jpln.200900013.
- [Kau+15] Anela Kaurin et al. "Consequences of Minimum Soil Tillage on Abiotic Soil Properties and Composition of Microbial Communities in a Shallow Cambisol Originated from Fluvioglacial Deposits". In: *Biology and Fertility of Soils* 51.8 (Nov. 2015), pp. 923–933. ISSN: 0178-2762, 1432-0789. DOI: 10.1007/s00374-015-1037-9.
- [Kau+18] A. Kaurin et al. "Resilience of Bacteria, Archaea, Fungi and N-cycling Microbial Guilds under Plough and Conservation Tillage, to Agricultural Drought". In: *Soil Biology and Biochemistry* 120 (May 2018), pp. 233–245. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2018.02.007.
- [KH17] Alison E. King and Kirsten S. Hofmockel. "Diversified Cropping Systems Support Greater Microbial Cycling and Retention of Carbon and Nitrogen". In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 240 (Mar. 2017), pp. 66–76. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2017.01.040.
- [Kha+20] Muhammad Israr Khan et al. "Short Term Effects of Different Green Manure Amendments on the Composition of Main Microbial Groups and Microbial Activity of a Submerged Rice Cropping System". In: *Applied Soil Ecology* 147 (Mar. 2020), p. 103400. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2019.103400.

- [KJ12] Khalid Saifullah Khan and Rainer Georg Joergensen. “Compost and Phosphorus Amendments for Stimulating Microorganisms and Growth of Ryegrass in a Ferralsol and a Luvisol”. In: *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 175.1 (Feb. 2012), pp. 108–114. ISSN: 1436-8730, 1522-2624. DOI: 10.1002/jpln.201100127.
- [KJ15] Khalid Saifullah Khan and Rainer Georg Joergensen. “Response of White Mustard (*Sinapis Alba*) and the Soil Microbial Biomass to P and Zn Addition in a Greenhouse Pot Experiment”. In: *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 178.6 (Dec. 2015), pp. 834–840. ISSN: 1436-8730, 1522-2624. DOI: 10.1002/jpln.201500129.
- [Kot+17] Petr Kotas et al. “Linking Above- and Belowground Responses to 16 Years of Fertilization, Mowing, and Removal of the Dominant Species in a Temperate Grassland”. In: *Ecosystems* 20.2 (Mar. 2017), pp. 354–367. ISSN: 1432-9840, 1435-0629. DOI: 10.1007/s10021-016-0031-x.
- [Kot+19] Petr Kotas et al. “Interaction of Fertilization and Soil Water Status Determine C Partitioning in a Sedge Wetland”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 135 (Aug. 2019), pp. 85–94. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2019.03.031.
- [Kou+20] Xinchang Kou et al. “Exploring N Fertilizer Reduction and Organic Material Addition Practices: An Examination of Their Alleviating Effect on the Nematode Food Web in Cropland”. In: *Land Degradation & Development* 31.18 (Dec. 2020), pp. 2952–2961. ISSN: 1085-3278, 1099-145X. DOI: 10.1002/ldr.3685.
- [Kra+13] Susanne Kramer et al. “Temporal Variation in Surface and Subsoil Abundance and Function of the Soil Microbial Community in an Arable Soil”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 61 (June 2013), pp. 76–85. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2013.02.006.
- [KRG16] Vida Kabiri, Fayeza Raiesi, and Mohammad Ali Ghazavi. “Tillage Effects on Soil Microbial Biomass, SOM Mineralization and Enzyme Activity in a Semi-Arid Calcixerpts”. In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 232 (Sept. 2016), pp. 73–84. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2016.07.022.
- [Kum+21] Amit Kumar et al. “Gone and Forgotten: Facilitative Effects of Intercropping Combinations Did Not Carry over to Affect Barley Performance in a Follow-up Crop Rotation”. In: *Plant and Soil* 467.1-2 (Oct. 2021), pp. 405–419. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-021-05104-7.
- [Kun+13] M. Kuntz et al. “Influence of Reduced Tillage on Earthworm and Microbial Communities under Organic Arable Farming”. In: *Pedobiologia* 56.4-6 (July 2013), pp. 251–260. ISSN: 00314056. DOI: 10.1016/j.pedobi.2013.08.005.
- [Lag+11] Alessandra Lagomarsino et al. “Soil Organic C Variability and Microbial Functions in a Mediterranean Agro-Forest Ecosystem”. In: *Biology and Fertility of Soils* 47.3 (Apr. 2011), pp. 283–291. ISSN: 0178-2762, 1432-0789. DOI: 10.1007/s00374-010-0530-4.
- [Lag+14] Jan Lagerlöf et al. “Land-Use Intensification and Agroforestry in the Kenyan Highland: Impacts on Soil Microbial Community Composition and Functional Capacity”. In: *Applied Soil Ecology* 82 (Oct. 2014), pp. 93–99. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2014.05.015.
- [Lan+12] Matthew Lane et al. “The Effect of Glyphosate on Soil Microbial Activity, Microbial Community Structure, and Soil Potassium”. In: *Pedobiologia* 55.6 (Nov. 2012), pp. 335–342. ISSN: 00314056. DOI: 10.1016/j.pedobi.2012.08.001.
- [Lat+17] Mourad Latati et al. “Intercropping Maize and Common Bean Enhances Microbial Carbon and Nitrogen Availability in Low Phosphorus Soil under Mediterranean Conditions”. In: *European Journal of Soil Biology* 80 (May 2017), pp. 9–18. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2017.03.003.
- [Lau+12] Vito Armando Laudicina et al. “Effects of Afforestation with Four Unmixed Plant Species on the Soil–Water Interactions in a Semiarid Mediterranean Region (Sicily, Italy)”. In: *Journal of Soils and Sediments* 12.8 (Sept. 2012), pp. 1222–1230. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-012-0522-0.

- [LBP11] Vito Armando Laudicina, Luigi Badalucco, and Eristanna Palazzolo. "Effects of Compost Input and Tillage Intensity on Soil Microbial Biomass and Activity under Mediterranean Conditions". In: *Biology and Fertility of Soils* 47.1 (Jan. 2011), pp. 63–70. ISSN: 0178-2762, 1432-0789. DOI: 10.1007/s00374-010-0502-8.
- [Le +19] Cédric Le Guillou et al. "Tillage Intensity and Pasture in Rotation Effectively Shape Soil Microbial Communities at a Landscape Scale". In: *MicrobiologyOpen* 8.4 (Apr. 2019), e00676. ISSN: 2045-8827, 2045-8827. DOI: 10.1002/mbo3.676.
- [Leh+15] Taru Lehtinen et al. "Aggregation and Organic Matter in Subarctic Andosols under Different Grassland Management". In: *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science* 65.3 (Apr. 3, 2015), pp. 246–263. ISSN: 0906-4710, 1651-1913. DOI: 10.1080/09064710.2014.1001778.
- [Li+12] Ya-Juan Li et al. "Effects of Irrigation Patterns and Nitrogen Fertilization on Rice Yield and Microbial Community Structure in Paddy Soil". In: *Pedosphere* 22.5 (Oct. 2012), pp. 661–672. ISSN: 10020160. DOI: 10.1016/S1002-0160(12)60051-4.
- [Li+15a] Na Li et al. "Fungi Contribute More than Bacteria to Soil Organic Matter through Necromass Accumulation under Different Agricultural Practices during the Early Pedogenesis of a Mollisol". In: *European Journal of Soil Biology* 67 (Mar. 2015), pp. 51–58. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2015.02.002.
- [Li+15b] Na Li et al. "Separation of Soil Microbial Community Structure by Aggregate Size to a Large Extent under Agricultural Practices during Early Pedogenesis of a Mollisol". In: *Applied Soil Ecology* 88 (Apr. 2015), pp. 9–20. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2014.12.003.
- [Li+16] Na Li et al. "Development of Soil Food Web of Microbes and Nematodes under Different Agricultural Practices during the Early Stage of Pedogenesis of a Mollisol". In: *Soil Biology and Biochemistry* 98 (July 2016), pp. 208–216. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2016.04.011.
- [Li+17] Xiao Gang Li et al. "Nitrogen Fertilization Decreases the Decomposition of Soil Organic Matter and Plant Residues in Planted Soils". In: *Soil Biology and Biochemistry* 112 (Sept. 2017), pp. 47–55. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2017.04.018.
- [Li+19] Hui Li et al. "Variations in Soil Bacterial Taxonomic Profiles and Putative Functions in Response to Straw Incorporation Combined with N Fertilization during the Maize Growing Season". In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 283 (Nov. 2019), p. 106578. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2019.106578.
- [Li+20a] Meng Li et al. "Long-term Fertilization Alters Microbial Community but Fails to Reclaim Soil Organic Carbon Stocks in a Land-use Changed Soil of the Tibetan Plateau". In: *Land Degradation & Development* 31.4 (Feb. 28, 2020), pp. 531–542. ISSN: 1085-3278, 1099-145X. DOI: 10.1002/lrd.3469.
- [Li+20b] Weicheng Li et al. "Response of Bacterial Compositions to Soil Biochemical Properties under Mulching-Intensive Management in a Phyllostachys Edulis Forest". In: *Applied Soil Ecology* 150 (June 2020), p. 103436. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2019.103436.
- [Li+21] Huitong Li et al. "Film Mulching, Residue Retention and N Fertilization Affect Ammonia Volatilization through Soil Labile N and C Pools". In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 308 (Mar. 2021), p. 107272. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2020.107272.
- [Lie+13] Pascal Lienhard et al. "No-till and Cover Crops Shift Soil Microbial Abundance and Diversity in Laos Tropical Grasslands". In: *Agronomy for Sustainable Development* 33.2 (Apr. 2013), pp. 375–384. ISSN: 1774-0746, 1773-0155. DOI: 10.1007/s13593-012-0099-4.
- [Liu+10] Weixing Liu et al. "Interannual Variability of Soil Microbial Biomass and Respiration in Responses to Topography, Annual Burning and N Addition in a Semiarid Temperate Steppe". In: *Geoderma* 158.3-4 (Sept. 2010), pp. 259–267. ISSN: 00167061. DOI: 10.1016/j.geoderma.2010.05.004.
- [Liu+14] Dong Liu et al. "Variability in Soil Microbial Biomass and Diversity Among Different Aggregate-Size Fractions of Different Land Use Types". In: *Soil Science* 179.5 (May 2014), pp. 242–249. ISSN: 0038-075X. DOI: 10.1097/SS.0000000000000064.

- [Liu+17] Ming Liu et al. "Improved Nutrient Status Affects Soil Microbial Biomass, Respiration, and Functional Diversity in a Lei Bamboo Plantation under Intensive Management". In: *Journal of Soils and Sediments* 17.4 (Apr. 2017), pp. 917–926. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-016-1603-2.
- [Liu+18a] Jia Liu et al. "Soil pH Rather than Nutrients Drive Changes in Microbial Community Following Long-Term Fertilization in Acidic Ultisols of Southern China". In: *Journal of Soils and Sediments* 18.5 (May 2018), pp. 1853–1864. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-018-1934-2.
- [Liu+18b] Yuhuai Liu et al. "Intensive Fertilization (N, P, K, Ca, and S) Decreases Organic Matter Decomposition in Paddy Soil". In: *Applied Soil Ecology* 127 (June 2018), pp. 51–57. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2018.02.012.
- [Liu+19] Yalong Liu et al. "Initial Utilization of Rhizodeposits with Rice Growth in Paddy Soils: Rhizosphere and N Fertilization Effects". In: *Geoderma* 338 (Mar. 2019), pp. 30–39. ISSN: 00167061. DOI: 10.1016/j.geoderma.2018.11.040.
- [Liu+21a] Jianliang Liu et al. "Soil Microbial Community and Network Changes after Long-Term Use of Plastic Mulch and Nitrogen Fertilization on Semi-arid Farmland". In: *Geoderma* 396 (Aug. 2021), p. 115086. ISSN: 00167061. DOI: 10.1016/j.geoderma.2021.115086.
- [Liu+21b] Sen Liu et al. "Effect of Long-term Fertilization on Soil Microbial Activities and Metabolism in *Paulownia* Plantations". In: *Soil Use and Management* (Aug. 6, 2021), sum.12742. ISSN: 0266-0032, 1475-2743. DOI: 10.1111/sum.12742.
- [Lu+14] Weiwei Lu et al. "Biochar Suppressed the Decomposition of Organic Carbon in a Cultivated Sandy Loam Soil: A Negative Priming Effect". In: *Soil Biology and Biochemistry* 76 (Sept. 2014), pp. 12–21. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2014.04.029.
- [Lu+18] Sheng Lu et al. "Increased Rice Yield in Long-Term Crop Rotation Regimes through Improved Soil Structure, Rhizosphere Microbial Communities, and Nutrient Bioavailability in Paddy Soil". In: *Biology and Fertility of Soils* 54.8 (Nov. 2018), pp. 909–923. ISSN: 0178-2762, 1432-0789. DOI: 10.1007/s00374-018-1315-4.
- [Lu+19] Jie Lu et al. "Tillage Systems Influence the Abundance and Composition of Autotrophic CO<sub>2</sub>-fixing Bacteria in Wheat Soils in North China". In: *European Journal of Soil Biology* 93 (July 2019), p. 103086. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2019.103086.
- [Luo+20] Shasha Luo et al. "Long-Term Fertilization and Residue Return Affect Soil Stoichiometry Characteristics and Labile Soil Organic Matter Fractions". In: *Pedosphere* 30.5 (Oct. 2020), pp. 703–713. ISSN: 10020160. DOI: 10.1016/S1002-0160(20)60031-5.
- [LZ15] Weiwei Lu and Hailin Zhang. "Response of Biochar Induced Carbon Mineralization Priming Effects to Additional Nitrogen in a Sandy Loam Soil". In: *Applied Soil Ecology* 96 (Nov. 2015), pp. 165–171. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2015.08.002.
- [Ma+20] Qiang Ma et al. "Changes in N Supply Pathways under Different Long-Term Fertilization Regimes in Northeast China". In: *Soil and Tillage Research* 201 (July 2020), p. 104609. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2020.104609.
- [Mac+15] K.A. Mackie et al. "The Effects of Biochar and Compost Amendments on Copper Immobilization and Soil Microorganisms in a Temperate Vineyard". In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 201 (Mar. 2015), pp. 58–69. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2014.12.001.
- [Man+21a] Meiling Man et al. "Altered Soil Organic Matter Composition and Degradation after a Decade of Nitrogen Fertilization in a Temperate Agroecosystem". In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 310 (Apr. 2021), p. 107305. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2021.107305.
- [Man+21b] Meiling Man et al. "Long-Term Crop Rotation and Different Tillage Practices Alter Soil Organic Matter Composition and Degradation". In: *Soil and Tillage Research* 209 (May 2021), p. 104960. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2021.104960.
- [Mar+18] Laura B. Martínez-García et al. "Organic Management and Cover Crop Species Steer Soil Microbial Community Structure and Functionality along with Soil Organic Matter Properties". In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 263 (Aug. 2018), pp. 7–17. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2018.04.018.

- [Mas+20] Luisa Massaccesi et al. "Soil Functions Are Affected by Transition from Conventional to Organic Mulch-Based Cropping System". In: *Applied Soil Ecology* 153 (Sept. 2020), p. 103639. ISSN: 09291393. doi: 10.1016/j.apsoil.2020.103639.
- [Mel+14] Christiane Melo et al. "Microbial Activity of Soil Cultivated with Corn in Association with Weeds under Different Fertility Management Systems". In: *Chilean journal of agricultural research* 74.4 (Dec. 2014), pp. 477–484. ISSN: 0718-5839. doi: 10.4067/S0718-58392014000400015.
- [MG16] Marshall D. McDaniel and A. Stuart Grandy. "Soil Microbial Biomass and Function Are Altered by 12 Years of Crop Rotation". In: *SOIL* 2.4 (Nov. 2, 2016), pp. 583–599. ISSN: 2199-398X. doi: 10.5194/soil-2-583-2016.
- [MK14] K.Z. Mganga and Y. Kuzyakov. "Glucose Decomposition and Its Incorporation into Soil Microbial Biomass Depending on Land Use in Mt. Kilimanjaro Ecosystems". In: *European Journal of Soil Biology* 62 (May 2014), pp. 74–82. ISSN: 11645563. doi: 10.1016/j.ejsobi.2014.02.015.
- [MK18] K.Z. Mganga and Y. Kuzyakov. "Land Use and Fertilisation Affect Priming in Tropical Andosols". In: *European Journal of Soil Biology* 87 (May 2018), pp. 9–16. ISSN: 11645563. doi: 10.1016/j.ejsobi.2018.04.001.
- [MMK18] Menuka Maharjan, Deejay Maranguit, and Yakov Kuzyakov. "Phosphorus Fractions in Sub-tropical Soils Depending on Land Use". In: *European Journal of Soil Biology* 87 (May 2018), pp. 17–24. ISSN: 11645563. doi: 10.1016/j.ejsobi.2018.04.002.
- [Moh+13] Khosro Mohammadi et al. "Soil Microbial Response to Tillage Systems and Fertilization in a Sunflower Rhizosphere". In: *Archives of Agronomy and Soil Science* 59.7 (July 2013), pp. 899–910. ISSN: 0365-0340, 1476-3567. doi: 10.1080/03650340.2012.688197.
- [Moo+18] Leah M. Moore et al. "Soil Gas Efflux in Perennial Bioenergy and Conventional Agricultural Crops in the Lower Mississippi Alluvial Valley". In: *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 49.12 (July 4, 2018), pp. 1455–1473. ISSN: 0010-3624, 1532-2416. doi: 10.1080/00103624.2018.1464185.
- [MR21] Archana Meena and K. S. Rao. "Assessment of Soil Microbial and Enzyme Activity in the Rhizosphere Zone under Different Land Use/Cover of a Semi-arid Region, India". In: *Ecological Processes* 10.1 (Dec. 2021), p. 16. ISSN: 2192-1709. doi: 10.1186/s13717-021-00288-3.
- [Muñ+11] Borja Muñoz-Leoz et al. "Tebuconazole Application Decreases Soil Microbial Biomass and Activity". In: *Soil Biology and Biochemistry* 43.10 (Oct. 2011), pp. 2176–2183. ISSN: 00380717. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.07.001.
- [Mur+13] Rajasekaran Murugan et al. "Specific Response of Fungal and Bacterial Residues to One-Season Tillage and Repeated Slurry Application in a Permanent Grassland Soil". In: *Applied Soil Ecology* 72 (Oct. 2013), pp. 31–40. ISSN: 09291393. doi: 10.1016/j.apsoil.2013.05.018.
- [Nav+21] Deisi Navroski et al. "Soil Attributes and Microbial Diversity on 28 Years of Continuous and Interrupted for 12 Months of Pig Slurry Application". In: *Chilean journal of agricultural research* 81.1 (Mar. 2021), pp. 27–38. ISSN: 0718-5839. doi: 10.4067/S0718-58392021000100027.
- [NBJ17] Dora Neina, Andreas Buerkert, and Rainer Georg Joergensen. "Effects of Land Use on Microbial Indices in Tantalite Mine Soils, Western Rwanda". In: *Land Degradation & Development* 28.1 (Jan. 2017), pp. 181–188. ISSN: 1085-3278, 1099-145X. doi: 10.1002/ldr.2515.
- [Ngo+10] Christopher Ngosong et al. "The Impact of Farming Practice on Soil Microorganisms and Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Crop Type versus Long-Term Mineral and Organic Fertilization". In: *Applied Soil Ecology* 46.1 (Sept. 2010), pp. 134–142. ISSN: 09291393. doi: 10.1016/j.apsoil.2010.07.004.
- [Nie+21] Matthew A. Nieland et al. "Differential Resilience of Soil Microbes and Ecosystem Functions Following Cessation of Long-Term Fertilization". In: *Ecosystems* 24.8 (Dec. 2021), pp. 2042–2060. ISSN: 1432-9840, 1435-0629. doi: 10.1007/s10021-021-00633-9.
- [Niu+20] Yining Niu et al. "Continuous Monoculture of Alfalfa and Annual Crops Influence Soil Organic Matter and Microbial Communities in the Rainfed Loess Plateau of China". In: *Agronomy* 10.7 (July 21, 2020), p. 1054. ISSN: 2073-4395. doi: 10.3390/agronomy10071054.

- [NN12] Ajay Nair and Mathieu Ngouajio. "Soil Microbial Biomass, Functional Microbial Diversity, and Nematode Community Structure as Affected by Cover Crops and Compost in an Organic Vegetable Production System". In: *Applied Soil Ecology* 58 (July 2012), pp. 45–55. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2012.03.008.
- [Nov+14] Agata Novara et al. "Dynamics of Soil Organic Carbon Pools after Agricultural Abandonment". In: *Geoderma* 235–236 (Dec. 2014), pp. 191–198. ISSN: 00167061. DOI: 10.1016/j.geoderma.2014.07.015.
- [Nya+19] Shadreck O. Nyawade et al. "Short-Term Dynamics of Soil Organic Matter Fractions and Microbial Activity in Smallholder Potato-Legume Intercropping Systems". In: *Applied Soil Ecology* 142 (Oct. 2019), pp. 123–135. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2019.04.015.
- [Oke+16] Jeremiah M. Okeyo et al. "Impact of Reduced Tillage and Crop Residue Management on Soil Properties and Crop Yields in a Long-Term Trial in Western Kenya". In: *Soil Research* 54.6 (2016), p. 719. ISSN: 1838-675X. DOI: 10.1071/SR15074.
- [OME21] Maren Oelbermann, Svenja Morgan, and Laura Echarte. "Elevated Carbon Dioxide and Temperature Effects on Soil Properties from Sole Crops and Intercrops". In: *Soil Use and Management* (Aug. 20, 2021), sum.12752. ISSN: 0266-0032, 1475-2743. DOI: 10.1111/sum.12752.
- [Pab+16] Holger Pabst et al. "Land Use and Precipitation Affect Organic and Microbial Carbon Stocks and the Specific Metabolic Quotient in Soils of Eleven Ecosystems of Mt. Kilimanjaro, Tanzania". In: *Land Degradation & Development* 27.3 (Apr. 2016), pp. 592–602. ISSN: 1085-3278, 1099-145X. DOI: 10.1002/ldr.2406.
- [Pau+17] Ranjan Paul et al. "Phosphorus Dynamics and Solubilizing Microorganisms in Acid Soils under Different Land Uses of Lesser Himalayas of India". In: *Agroforestry Systems* (Dec. 4, 2017). ISSN: 0167-4366, 1572-9680. DOI: 10.1007/s10457-017-0168-4.
- [Pau+18] Johanna Pausch et al. "Carbon Budgets of Top- and Subsoil Food Webs in an Arable System". In: *Pedobiologia* 69 (July 2018), pp. 29–33. ISSN: 00314056. DOI: 10.1016/j.pedobi.2018.06.002.
- [Pau+21] Chanyarat Paungfoo-Lonhienne et al. "Effects of Different Rotational Legume Crops and Residue Management Regimes on Soil Microbial Properties and Functions in a Sugarcane Farming System". In: *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 184.3 (June 2021), pp. 398–408. ISSN: 1436-8730, 1522-2624. DOI: 10.1002/jpln.202000535.
- [Pel+11] Elisa Pellegrino et al. "Impact on Soil Quality of a 10-Year-Old Short-Rotation Coppice Poplar Stand Compared with Intensive Agricultural and Uncultivated Systems in a Mediterranean Area". In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 140.1-2 (Jan. 2011), pp. 245–254. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2010.12.011.
- [Pih+19] Evelin Pihlap et al. "Initial Soil Formation in an Agriculturally Reclaimed Open-Cast Mining Area - the Role of Management and Loess Parent Material". In: *Soil and Tillage Research* 191 (Aug. 2019), pp. 224–237. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2019.03.023.
- [PMK11] P. Pengthamkeerati, P.P. Motavalli, and R.J. Kremer. "Soil Microbial Activity and Functional Diversity Changed by Compaction, Poultry Litter and Cropping in a Claypan Soil". In: *Applied Soil Ecology* 48.1 (May 2011), pp. 71–80. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2011.01.005.
- [Pon+13] Jean-François Ponge et al. "The Impact of Agricultural Practices on Soil Biota: A Regional Study". In: *Soil Biology and Biochemistry* 67 (Dec. 2013), pp. 271–284. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2013.08.026.
- [Pou+13a] Pernille Hasse Busk Poulsen et al. "Effects of Fertilization with Urban and Agricultural Organic Wastes in a Field Trial – Waste Imprint on Soil Microbial Activity". In: *Soil Biology and Biochemistry* 57 (Feb. 2013), pp. 794–802. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2012.02.031.
- [Pou+13b] Pernille Hasse Busk Poulsen et al. "Effects of Fertilization with Urban and Agricultural Organic Wastes in a Field Trial – Waste Imprint on Soil Microbial Activity". In: *Soil Biology and Biochemistry* 57 (Feb. 2013), pp. 794–802. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2012.02.031.

- [Qin+10] Shuping Qin et al. "Soil Organic Carbon, Nutrients and Relevant Enzyme Activities in Particle-Size Fractions under Conservational versus Traditional Agricultural Management". In: *Applied Soil Ecology* 45.3 (July 2010), pp. 152–159. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2010.03.007.
- [Qiu+17] Husen Qiu et al. "Weaker Priming and Mineralisation of Low Molecular Weight Organic Substances in Paddy than in Upland Soil". In: *European Journal of Soil Biology* 83 (Nov. 2017), pp. 9–17. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2017.09.008.
- [Que+19] Miguel Quemada et al. "Residual Effect of Synthetic Nitrogen Fertilizers and Impact on Soil Nitrifiers". In: *European Journal of Agronomy* 109 (Sept. 2019), p. 125917. ISSN: 11610301. DOI: 10.1016/j.eja.2019.125917.
- [Ros+16] Terry J. Rose et al. "Removal of Phosphorus in Residues of Legume or Cereal Plants Determines Growth of Subsequently Planted Wheat in a High Phosphorus Fixing Soil". In: *Biology and Fertility of Soils* 52.8 (Nov. 2016), pp. 1085–1092. ISSN: 0178-2762, 1432-0789. DOI: 10.1007/s00374-016-1143-3.
- [Rot+15] Eyal Roth et al. "Fertilization and Irrigation Practice as Source of Microorganisms and the Impact on Nematodes as Their Potential Vectors". In: *Applied Soil Ecology* 90 (June 2015), pp. 68–77. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2015.02.002.
- [Sad+18] S. Sadet-Bourgetteau et al. "Lasting Effect of Repeated Application of Organic Waste Products on Microbial Communities in Arable Soils". In: *Applied Soil Ecology* 125 (Apr. 2018), pp. 278–287. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2018.02.006.
- [Sad+19] Sophie Sadet-Bourgetteau et al. "Microbial Communities from Different Soil Types Respond Differently to Organic Waste Input". In: *Applied Soil Ecology* 143 (Nov. 2019), pp. 70–79. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2019.05.026.
- [Sah+15] Ajoy Saha et al. "Behaviour of Pendimethalin and Oxyfluorfen in Peanut Field Soil: Effects on Soil Biological and Biochemical Activities". In: *Chemistry and Ecology* 31.6 (Aug. 18, 2015), pp. 550–566. ISSN: 0275-7540, 1029-0370. DOI: 10.1080/02757540.2015.1039526.
- [Sam+20] Marie-Elise Samson et al. "Management Practices Differently Affect Particulate and Mineral-Associated Organic Matter and Their Precursors in Arable Soils". In: *Soil Biology and Biochemistry* 148 (Sept. 2020), p. 107867. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.107867.
- [Sat+17] Thales Meinl Schmiedt Sattolo et al. "Soil Carbon and Nitrogen Dynamics as Affected by Land Use Change and Successive Nitrogen Fertilization of Sugarcane". In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 247 (Sept. 2017), pp. 63–74. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2017.06.005.
- [Sau+16] Marie Sauvadet et al. "Comparing the Effects of Litter Quantity and Quality on Soil Biota Structure and Functioning: Application to a Cultivated Soil in Northern France". In: *Applied Soil Ecology* 107 (Nov. 2016), pp. 261–271. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2016.06.010.
- [Sch+12] Anika Scharroba et al. "Effects of Resource Availability and Quality on the Structure of the Micro-Food Web of an Arable Soil across Depth". In: *Soil Biology and Biochemistry* 50 (July 2012), pp. 1–11. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2012.03.002.
- [SCP16] Sławomir Sułowicz, Mariusz Cycoń, and Zofia Piotrowska-Seget. "Non-Target Impact of Fungicide Tetraconazole on Microbial Communities in Soils with Different Agricultural Management". In: *Ecotoxicology* 25.6 (Aug. 2016), pp. 1047–1060. ISSN: 0963-9292, 1573-3017. DOI: 10.1007/s10646-016-1661-7.
- [Sec+14] Valentina Sechi et al. "Collembola Feeding Habits and Niche Specialization in Agricultural Grasslands of Different Composition". In: *Soil Biology and Biochemistry* 74 (July 2014), pp. 31–38. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2014.02.019.
- [Sek+20] Udayakumar Sekaran et al. "Intercropping of Kura Clover (*Trifolium Ambiguum M. Bieb*) with Prairie Cordgrass (*Spartina Pectinata Link.*) Enhanced Soil Biochemical Activities and Microbial Community Structure". In: *Applied Soil Ecology* 147 (Mar. 2020), p. 103427. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2019.103427.

- [Sha+12] Zhanhuan Shang et al. “Effects of Cultivation and Abandonment on Soil Carbon Content of Subalpine Meadows, Northwest China”. In: *Journal of Soils and Sediments* 12.6 (June 2012), pp. 826–834. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-012-0512-2.
- [She+13] Sara Sheibani et al. “Soil Bacteria and Archaea Found in Long-Term Corn (*Zea Mays L.*) Agroecosystems in Quebec, Canada”. In: *Canadian Journal of Soil Science* 93.1 (Feb. 2013), pp. 45–57. ISSN: 0008-4271, 1918-1841. DOI: 10.4141/cjss2012-040.
- [She+14] Rui-Chang Shen et al. “Soil Microbial Responses to Experimental Warming and Nitrogen Addition in a Temperate Steppe of Northern China”. In: *Pedosphere* 24.4 (Aug. 2014), pp. 427–436. ISSN: 10020160. DOI: 10.1016/S1002-0160(14)60029-1.
- [She+21a] Haojie Shen et al. “In Situ Effects of Biochar Field-Aged for Six Years on Net N Mineralization in Paddy Soil”. In: *Soil and Tillage Research* 205 (Jan. 2021), p. 104766. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2020.104766.
- [She+21b] Yawen Shen et al. “Soil N<sub>2</sub>O Emissions Are More Sensitive to Phosphorus Addition and Plant Presence than to Nitrogen Addition and Arbuscular Mycorrhizal Fungal Inoculation”. In: *Rhizosphere* 19 (Sept. 2021), p. 100414. ISSN: 24522198. DOI: 10.1016/j.rhisph.2021.100414.
- [Shi+13] Yichao Shi et al. “Seasonal Variation of Microbial Biomass, Activity, and Community Structure in Soil under Different Tillage and Phosphorus Management Practices”. In: *Biology and Fertility of Soils* 49.7 (Oct. 2013), pp. 803–818. ISSN: 0178-2762, 1432-0789. DOI: 10.1007/s00374-013-0773-y.
- [Shi+15] Yichao Shi et al. “Winter Effect on Soil Microorganisms under Different Tillage and Phosphorus Management Practices in Eastern Canada”. In: *Canadian Journal of Microbiology* 61.5 (May 2015), pp. 315–326. ISSN: 0008-4166, 1480-3275. DOI: 10.1139/cjm-2014-0821.
- [Shi+18] Yichao Shi et al. “Soil Microbial Biomass, Activity, and Community Composition as Affected by Dairy Manure Slurry Applications in Grassland Production”. In: *Applied Soil Ecology* 125 (Apr. 2018), pp. 97–107. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2017.12.022.
- [Shi+20] Yichao Shi et al. “Soil Microbial Biomass, Activity and Community Structure as Affected by Mineral Phosphorus Fertilization in Grasslands”. In: *Applied Soil Ecology* 146 (Feb. 2020), p. 103391. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2019.103391.
- [Sin+21a] Jaswinder Singh et al. “Earthworm Gut Passage Reinforces Land-Use Effects on Soil Microbial Communities across Climate Treatments”. In: *Applied Soil Ecology* 164 (Aug. 2021), p. 103919. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2021.103919.
- [Sin+21b] Priyambada Singh et al. “Decoding the Link between Bacterial Diversity and Enzymatic Activities of Soil from *Cymbopogon Flexuosus* Growing Dryland”. In: *Applied Soil Ecology* 168 (Dec. 2021), p. 104150. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2021.104150.
- [SK21] Jasdeep Singh and Sandeep Kumar. “Responses of Soil Microbial Community Structure and Greenhouse Gas Fluxes to Crop Rotations That Include Winter Cover Crops”. In: *Geoderma* 385 (Mar. 2021), p. 114843. ISSN: 00167061. DOI: 10.1016/j.geoderma.2020.114843.
- [SKL21] Udayakumar Sekaran, Sandeep Kumar, and Jose Luis Gonzalez-Hernandez. “Integration of Crop and Livestock Enhanced Soil Biochemical Properties and Microbial Community Structure”. In: *Geoderma* 381 (Jan. 2021), p. 114686. ISSN: 00167061. DOI: 10.1016/j.geoderma.2020.114686.
- [Som+20] Anil Somenahally et al. “Root-Mycorrhizae Interactions Contributed to Organic Carbon Density in the Sandy Soil Profiles of Adapted Grazing Lands”. In: *Applied Soil Ecology* 154 (Oct. 2020), p. 103656. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2020.103656.
- [Sou+20] Heiriane Martins Sousa et al. “Dynamics of Soil Microbiological Attributes in Integrated Crop-Livestock Systems in the Cerrado-Amazonia Ecotone1”. In: *Revista Caatinga* 33.1 (Mar. 2020), pp. 9–20. ISSN: 1983-2125, 0100-316X. DOI: 10.1590/1983-21252020v33n102rc.
- [Sug+12] Soh Sugihara et al. “Effect of Land Management on Soil Microbial N Supply to Crop N Uptake in a Dry Tropical Cropland in Tanzania”. In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 146.1 (Jan. 2012), pp. 209–219. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2011.11.008.

- [Sun+11] Bo Sun et al. "Rice to Vegetables: Short- Versus Long-Term Impact of Land-Use Change on the Indigenous Soil Microbial Community". In: *Microbial Ecology* 62.2 (Aug. 2011), pp. 474–485. ISSN: 0095-3628, 1432-184X. DOI: 10.1007/s00248-011-9807-x.
- [Sun+16] Hanyin Sun et al. "Soil Microbial Community and Microbial Residues Respond Positively to Minimum Tillage under Organic Farming in Southern Germany". In: *Applied Soil Ecology* 108 (Dec. 2016), pp. 16–24. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2016.07.014.
- [Sun+19] Feng Sun et al. "Specific Legumes Allay Drought Effects on Soil Microbial Food Web Activities of the Focal Species in Agroecosystem". In: *Plant and Soil* 437.1-2 (Apr. 2019), pp. 455–471. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-019-03990-6.
- [Sun+20] Bingjie Sun et al. "Greater Fungal and Bacterial Biomass in Soil Large Macropores under No-Tillage than Mouldboard Ploughing". In: *European Journal of Soil Biology* 97 (Mar. 2020), p. 103155. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2020.103155.
- [Sun+21] Xiaodan Sun et al. "Organic Mulching Alters the Composition, but Not the Diversity, of Rhizosphere Bacterial and Fungal Communities". In: *Applied Soil Ecology* 168 (Dec. 2021), p. 104167. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2021.104167.
- [Tan+14] Xiaoyan Tang et al. "Increase in Microbial Biomass and Phosphorus Availability in the Rhizosphere of Intercropped Cereal and Legumes under Field Conditions". In: *Soil Biology and Biochemistry* 75 (Aug. 2014), pp. 86–93. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2014.04.001.
- [Tan+16] Xiaoyan Tang et al. "Phosphorus Availability and Microbial Community in the Rhizosphere of Intercropped Cereal and Legume along a P-fertilizer Gradient". In: *Plant and Soil* 407.1-2 (Oct. 2016), pp. 119–134. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-016-2949-3.
- [Tar+15] Vincent Tardy et al. "Land Use History Shifts In Situ Fungal and Bacterial Successions Following Wheat Straw Input into the Soil". In: *PLOS ONE* 10.6 (June 23, 2015). Ed. by Eiko Eurya Kuramae, e0130672. ISSN: 1932-6203. DOI: 10.1371/journal.pone.0130672.
- [TBH14] Alexander Tischer, Evgenia Blagodatskaya, and Ute Hamer. "Extracellular Enzyme Activities in a Tropical Mountain Rainforest Region of Southern Ecuador Affected by Low Soil P Status and Land-Use Change". In: *Applied Soil Ecology* 74 (Feb. 2014), pp. 1–11. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2013.09.007.
- [TBH15] Alexander Tischer, Evgenia Blagodatskaya, and Ute Hamer. "Microbial Community Structure and Resource Availability Drive the Catalytic Efficiency of Soil Enzymes under Land-Use Change Conditions". In: *Soil Biology and Biochemistry* 89 (Oct. 2015), pp. 226–237. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2015.07.011.
- [TDS10] Lei Tian, Emily Dell, and Wei Shi. "Chemical Composition of Dissolved Organic Matter in Agroecosystems: Correlations with Soil Enzyme Activity and Carbon and Nitrogen Mineralization". In: *Applied Soil Ecology* 46.3 (Nov. 2010), pp. 426–435. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2010.09.007.
- [Tei+19] Rafael S. Teixeira et al. "Impact of Fertilization on Cover Crops and Microbial Community on a Bauxite-mined Soil Undergoing Reclamation". In: *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 182.4 (Aug. 2019), pp. 515–523. ISSN: 1436-8730, 1522-2624. DOI: 10.1002/jpln.201800586.
- [Thi+19] Malamine Thioub et al. "Arbuscular Mycorrhizal Fungi Inoculation Enhances Phosphorus Use Efficiency and Soybean Productivity on a Haplic Acrisol". In: *Soil and Tillage Research* 192 (Sept. 2019), pp. 174–186. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2019.05.001.
- [Tia+14] Xiao-Fang Tian et al. "Influence of Nitrogen Fertilization on Soil Ammonia Oxidizer and Denitrifier Abundance, Microbial Biomass, and Enzyme Activities in an Alpine Meadow". In: *Biology and Fertility of Soils* 50.4 (May 2014), pp. 703–713. ISSN: 0178-2762, 1432-0789. DOI: 10.1007/s00374-013-0889-0.
- [Tra+16] O. Y. A. Traoré et al. "Fertilization Practices Alter Microbial Nutrient Limitations after Alleviation of Carbon Limitation in a Ferric Acrisol". In: *Biology and Fertility of Soils* 52.2 (Feb. 2016), pp. 177–189. ISSN: 0178-2762, 1432-0789. DOI: 10.1007/s00374-015-1061-9.
- [Tre+10] Amy M. Treonis et al. "Effects of Organic Amendment and Tillage on Soil Microorganisms and Microfauna". In: *Applied Soil Ecology* 46.1 (Sept. 2010), pp. 103–110. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2010.06.017.

- [Var+11] S. Vargas Gil et al. “Response of Soil Microbial Communities to Different Management Practices in Surface Soils of a Soybean Agroecosystem in Argentina”. In: *European Journal of Soil Biology* 47.1 (Jan. 2011), pp. 55–60. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2010.11.006.
- [Vaz+19] Eduardo Vazquez et al. “Effects of No-Tillage and Liming Amendment Combination on Soil Carbon and Nitrogen Mineralization”. In: *European Journal of Soil Biology* 93 (July 2019), p. 103090. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2019.103090.
- [Veg+18] Angela Vega-Ávila et al. “Bioindicators of Soil Quality of Open Shrubland and Vineyards”. In: *Journal of soil science and plant nutrition* (ahead 2018), pp. 0–0. ISSN: 0718-9516. DOI: 10.4067/S0718-95162018005003002.
- [Vin+12] Isabel Cristina Vinhal-Freitas et al. “Influence of Phosphorus and Carbon on Soil Microbial Activity in a Savannah Agroecosystem of Brazil”. In: *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 43.9 (May 2012), pp. 1291–1302. ISSN: 0010-3624, 1532-2416. DOI: 10.1080/00103624.2012.666304.
- [vLee+17] J.P. van Leeuwen et al. “Effects of Land Use on Soil Microbial Biomass, Activity and Community Structure at Different Soil Depths in the Danube Floodplain”. In: *European Journal of Soil Biology* 79 (Mar. 2017), pp. 14–20. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2017.02.001.
- [Wan+12] J.J. Wang et al. “Effects of Tillage and Residue Management on Soil Microbial Communities in North China”. In: *Plant, Soil and Environment* 58 (No. 1 Jan. 16, 2012), pp. 28–33. ISSN: 12141178, 18059368. DOI: 10.17221/416/2011-PSE.
- [Wan+14] Jingjing Wang et al. “Effects of Tillage and Residue Incorporation on Composition and Abundance of Microbial Communities of a Fluvo-Aquic Soil”. In: *European Journal of Soil Biology* 65 (Nov. 2014), pp. 70–78. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2014.10.003.
- [Wan+16] Yu Wang et al. “A Five-Year P Fertilization Pot Trial for Wheat Only in a Rice-Wheat Rotation of Chinese Paddy Soil: Interaction of P Availability and Microorganism”. In: *Plant and Soil* 399.1-2 (Feb. 2016), pp. 305–318. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-015-2681-4.
- [Wan+17] Yuhui Wang et al. “Effects of Elevated CO<sub>2</sub> and Drought on Plant Physiology, Soil Carbon and Soil Enzyme Activities”. In: *Pedosphere* 27.5 (Oct. 2017), pp. 846–855. ISSN: 10020160. DOI: 10.1016/S1002-0160(17)60458-2.
- [Wan+20] Yuanji Wang et al. “Temporal and Spatial Variation of Soil Microorganisms and Nutrient under White Clover Cover”. In: *Soil and Tillage Research* 202 (Aug. 2020), p. 104666. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2020.104666.
- [Wan+21a] Hang Wang et al. “Eight Years of Manure Fertilization Favor Copiotrophic Traits in Paddy Soil Microbiomes”. In: *European Journal of Soil Biology* 106 (Sept. 2021), p. 103352. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2021.103352.
- [Wan+21b] Jiaxin Wang et al. “Intercropping Perennial Aquatic Plants with Rice Improved Paddy Field Soil Microbial Biomass, Biomass Carbon and Biomass Nitrogen to Facilitate Soil Sustainability”. In: *Soil and Tillage Research* 208 (Apr. 2021), p. 104908. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2020.104908.
- [Wan+21c] Zhenghong Wang et al. “Effects of Degraded Grassland Conversion to Mango Plantation on Soil CO<sub>2</sub> Fluxes”. In: *Applied Soil Ecology* 167 (Nov. 2021), p. 104045. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2021.104045.
- [Was+19] Safaa Wasof et al. “Linkages between Aboveground and Belowground Community Compositions in Grasslands along a Historical Land-Use Intensity Gradient”. In: *Plant and Soil* 434.1-2 (Jan. 2019), pp. 289–304. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-018-3855-7.
- [WHZ20] Wen Wang, Lu Han, and Xiong Zhang. “Winter Cover Crops Effects on Soil Microbial Characteristics in Sandy Areas of Northern Shaanxi, China”. In: *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 44 (Aug. 20, 2020), e0190173. ISSN: 1806-9657. DOI: 10.36783/18069657rbcs20190173.
- [Wol+20] Peter Woloszczyk et al. “Spatial and Temporal Patterns in Soil Organic Carbon, Microbial Biomass and Activity under Different Land-Use Types in a Long-Term Soil-Monitoring Network”. In: *Pedobiologia* 80 (May 2020), p. 150642. ISSN: 00314056. DOI: 10.1016/j.pedobi.2020.150642.

- [Won+15] Megan R. Wong et al. “The Incorporation of Fungal to Bacterial Ratios and Plant Ecosystem Effect Traits into a State-and-Transition Model of Land-Use Change in Semi-Arid Grasslands”. In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 201 (Mar. 2015), pp. 11–19. ISSN: 01678809. DOI: 10.1016/j.agee.2014.10.012.
- [WSW17] C. Wachendorf, R. Stuelpnagel, and M. Wachendorf. “Influence of Land Use and Tillage Depth on Dynamics of Soil Microbial Properties, Soil Carbon Fractions and Crop Yield after Conversion of Short-Rotation Coppices”. In: *Soil Use and Management* 33.2 (June 2017). Ed. by Michael Goss, pp. 379–388. ISSN: 02660032. DOI: 10.1111/sum.12348.
- [Wu+21a] Bobo Wu et al. “Influence of Soil and Water Conservation Measures on Soil Microbial Communities in a Citrus Orchard of Southeast China”. In: *Microorganisms* 9.2 (Feb. 4, 2021), p. 319. ISSN: 2076-2607. DOI: 10.3390/microorganisms9020319.
- [Wu+21b] Hongliang Wu et al. “Fertilization Enhances Mineralization of Soil Carbon and Nitrogen Pools by Regulating the Bacterial Community and Biomass”. In: *Journal of Soils and Sediments* 21.4 (Apr. 2021), pp. 1633–1643. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-020-02865-z.
- [Xia+18] Li Xiao et al. “Soil Enzyme Activities and Microbial Biomass Response to Crop Types on the Terraces of the Loess Plateau, China”. In: *Journal of Soils and Sediments* 18.5 (May 2018), pp. 1971–1980. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-018-1969-4.
- [Xia+19] Dan Xiao et al. “Microbial Biomass, Metabolic Functional Diversity, and Activity Are Affected Differently by Tillage Disturbance and Maize Planting in a Typical Karst Calcareous Soil”. In: *Journal of Soils and Sediments* 19.2 (Feb. 2019), pp. 809–821. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-018-2101-5.
- [Xu+20a] Jiangbing Xu et al. “Organic Amendments Change Soil Organic C Structure and Microbial Community but Not Total Organic Matter on Sub-Decadal Scales”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 150 (Nov. 2020), p. 107986. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.107986.
- [Xu+20b] Peidong Xu et al. “Influence Mechanisms of Long-Term Fertilizations on the Mineralization of Organic Matter in Ultisol”. In: *Soil and Tillage Research* 201 (July 2020), p. 104594. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2020.104594.
- [Yag+19] Mohammad Yaghoubi Khanghahi et al. “Soil Biological Fertility and Bacterial Community Response to Land Use Intensity: A Case Study in the Mediterranean Area”. In: *Diversity* 11.11 (Nov. 10, 2019), p. 211. ISSN: 1424-2818. DOI: 10.3390/d11110211.
- [Yag+20] Mohammad Yaghoubi Khanghahi et al. “Soil Fertility and Bacterial Community Composition in a Semiarid Mediterranean Agricultural Soil under Long-term Tillage Management”. In: *Soil Use and Management* 36.4 (Oct. 2020), pp. 604–615. ISSN: 0266-0032, 1475-2743. DOI: 10.1111/sum.12645.
- [Yan+14] Nils Yannikos et al. “Impact of Populus Trees on the Composition of Organic Matter and the Soil Microbial Community in Orthic Gray Luvisols in Saskatchewan (Canada)”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 70 (Mar. 2014), pp. 5–11. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2013.11.025.
- [Yan+21] Yi Yang et al. “Stoichiometric Analysis of an Arable Crop–Soil–Microbe System after Repeated Fertilizer and Compost Application for 10 Years”. In: *Journal of Soils and Sediments* 21.3 (Mar. 2021), pp. 1466–1475. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-021-02896-0.
- [Yao+21] Rongjiang Yao et al. “Response of Soil Characteristics and Bacterial Communities to Nitrogen Fertilization Gradients in a Coastal Salt-affected Agroecosystem”. In: *Land Degradation & Development* 32.1 (Jan. 15, 2021), pp. 338–353. ISSN: 1085-3278, 1099-145X. DOI: 10.1002/ldr.3705.
- [Yi+18] Bo Yi et al. “Effects of Different Fertilization Regimes on Nitrogen and Phosphorus Losses by Surface Runoff and Bacterial Community in a Vegetable Soil”. In: *Journal of Soils and Sediments* 18.11 (Nov. 2018), pp. 3186–3196. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-018-1991-6.

- [Yu+12] Yongjie Yu et al. “Response of Soil Microbial Diversity to Land-Use Conversion of Natural Forests to Plantations in a Subtropical Mountainous Area of Southern China”. In: *Soil Science and Plant Nutrition* 58.4 (Aug. 2012), pp. 450–461. ISSN: 0038-0768, 1747-0765. DOI: 10.1080/00380768.2012.708645.
- [Yu+13] Wan-Tai Yu et al. “Microbial Biomass and Community Composition in a Luvisol Soil as Influenced by Long-Term Land Use and Fertilization”. In: *CATENA* 107 (Aug. 2013), pp. 89–95. ISSN: 03418162. DOI: 10.1016/j.catena.2013.02.010.
- [Yua+13] Hongzhao Yuan et al. “Soil Microbial Biomass and Bacterial and Fungal Community Structures Responses to Long-Term Fertilization in Paddy Soils”. In: *Journal of Soils and Sediments* 13.5 (May 2013), pp. 877–886. ISSN: 1439-0108, 1614-7480. DOI: 10.1007/s11368-013-0664-8.
- [YWS13] Q Yang, X Wang, and Y Shen. “Comparison of Soil Microbial Community Catabolic Diversity between Rhizosphere and Bulk Soil Induced by Tillage or Residue Retention”. In: *Journal of soil science and plant nutrition* (ahead 2013), pp. 0–0. ISSN: 0718-9516. DOI: 10.4067/S0718-95162013005000017.
- [ZCT21] Quanchao Zeng, Zhe Chen, and Wenfeng Tan. “Plant Litter Quality Regulates Soil Eco-Enzymatic Stoichiometry and Microbial Nutrient Limitation in a Citrus Orchard”. In: *Plant and Soil* 466.1-2 (Sept. 2021), pp. 179–191. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-021-05025-5.
- [Zeh+15] F. Zehetner et al. “Soil Organic Carbon and Microbial Communities Respond to Vineyard Management”. In: *Soil Use and Management* 31.4 (Dec. 2015). Ed. by Emma Tilston, pp. 528–533. ISSN: 02660032. DOI: 10.1111/sum.12204.
- [Zha+12a] Bin Zhang et al. “Soil Microbial Community Dynamics over a Maize (*Zea Mays L.*) Growing Season under Conventional- and No-Tillage Practices in a Rainfed Agroecosystem”. In: *Soil and Tillage Research* 124 (Aug. 2012), pp. 153–160. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2012.05.011.
- [Zha+12b] Jinbo Zhang et al. “Long-term Field Fertilization Affects Soil Nitrogen Transformations in a Rice-wheat-rotation Cropping System”. In: *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 175.6 (Dec. 2012), pp. 939–946. ISSN: 1436-8730, 1522-2624. DOI: 10.1002/jpln.201200149.
- [Zha+13a] Shixiu Zhang et al. “Contributions of Soil Biota to C Sequestration Varied with Aggregate Fractions under Different Tillage Systems”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 62 (July 2013), pp. 147–156. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2013.03.023.
- [Zha+13b] D. Zhao et al. “The Influence of Different Types of Urban Land Use on Soil Microbial Biomass and Functional Diversity in Beijing, China”. In: *Soil Use and Management* 29.2 (June 2013), pp. 230–239. ISSN: 02660032. DOI: 10.1111/sum.12034.
- [Zha+14] Bin Zhang et al. “Short-Term Effect of Tillage and Crop Rotation on Microbial Community Structure and Enzyme Activities of a Clay Loam Soil”. In: *Biology and Fertility of Soils* 50.7 (Oct. 2014), pp. 1077–1085. ISSN: 0178-2762, 1432-0789. DOI: 10.1007/s00374-014-0929-4.
- [Zha+15a] Qian Zhang et al. “Distribution of Soil Nutrients, Extracellular Enzyme Activities and Microbial Communities across Particle-Size Fractions in a Long-Term Fertilizer Experiment”. In: *Applied Soil Ecology* 94 (Oct. 2015), pp. 59–71. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2015.05.005.
- [Zha+15b] Shixiu Zhang et al. “Conservation Tillage Positively Influences the Microflora and Microfauna in the Black Soil of Northeast China”. In: *Soil and Tillage Research* 149 (June 2015), pp. 46–52. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2015.01.001.
- [Zha+15c] Jie Zhao et al. “Effects of Monoculture and Mixed Culture of Grass and Legume Forage Species on Soil Microbial Community Structure under Different Levels of Nitrogen Fertilization”. In: *European Journal of Soil Biology* 68 (May 2015), pp. 61–68. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2015.03.008.
- [Zha+16a] Huanjun Zhang et al. “Temporal Responses of Microorganisms and Native Organic Carbon Mineralization to 13C-glucose Addition in a Sandy Loam Soil with Long-Term Fertilization”. In: *European Journal of Soil Biology* 74 (May 2016), pp. 16–22. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2016.02.007.

- [Zha+16b] Zhiyong Zhang et al. “Responses of Soil Micro-Food Web to Long-Term Fertilization in a Wheat–Maize Rotation System”. In: *Applied Soil Ecology* 98 (Feb. 2016), pp. 56–64. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2015.09.008.
- [Zha+18] Zhiyong Zhang et al. “Tillage and Crop Succession Effects on Soil Microbial Metabolic Activity and Carbon Utilization in a Clay Loam Soil”. In: *European Journal of Soil Biology* 88 (July 2018), pp. 97–104. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2018.07.006.
- [Zha+19a] Qichun Zhang et al. “Variation of Soil Anaerobic Microorganisms Connected with Anammox Processes by  $^{13}\text{C}$ -phospholipid Fatty Acid Analysis among Long-Term Fertilization Regimes in a Crop Rotation System”. In: *Applied Soil Ecology* 133 (Jan. 2019), pp. 34–43. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2018.09.005.
- [Zha+19b] Shicheng Zhao et al. “Change in Straw Decomposition Rate and Soil Microbial Community Composition after Straw Addition in Different Long-Term Fertilization Soils”. In: *Applied Soil Ecology* 138 (June 2019), pp. 123–133. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2019.02.018.
- [Zhe+16] Shixue Zheng et al. “Long-Term Fertilization of P Coupled with N Greatly Improved Microbial Activities in a Paddy Soil Ecosystem Derived from Infertile Land”. In: *European Journal of Soil Biology* 72 (Jan. 2016), pp. 14–20. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2015.12.006.
- [Zhe+19] Qing Zheng et al. “Growth Explains Microbial Carbon Use Efficiency across Soils Differing in Land Use and Geology”. In: *Soil Biology and Biochemistry* 128 (Jan. 2019), pp. 45–55. ISSN: 00380717. DOI: 10.1016/j.soilbio.2018.10.006.
- [Zhe+20a] Liang Zheng et al. “Responses of Soil Microbial Resource Limitation to Multiple Fertilization Strategies”. In: *Soil and Tillage Research* 196 (Feb. 2020), p. 104474. ISSN: 01671987. DOI: 10.1016/j.still.2019.104474.
- [Zhe+20b] Wei Zheng et al. “Tree-Scale Spatial Responses of Extracellular Enzyme Activities and Stoichiometry to Different Types of Fertilization and Cover Crop in an Apple Orchard”. In: *European Journal of Soil Biology* 99 (July 2020), p. 103207. ISSN: 11645563. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2020.103207.
- [Zho+19] Quan Zhou et al. “Influence of Intercropping Chinese Milk Vetch on the Soil Microbial Community in Rhizosphere of Rape”. In: *Plant and Soil* 440.1-2 (July 2019), pp. 85–96. ISSN: 0032-079X, 1573-5036. DOI: 10.1007/s11104-019-04040-x.
- [Zhu+18] X. C. Zhu et al. “Soil Microbial Community and Activity Are Affected by Integrated Agricultural Practices in China: Soil Microbial Community in Agricultural Practices”. In: *European Journal of Soil Science* 69.5 (Sept. 2018), pp. 924–935. ISSN: 13510754. DOI: 10.1111/ejss.12679.
- [Zhu+19] Xinyu Zhu et al. “Earthworms Promote the Accumulation of Maize Root-Derived Carbon in a Black Soil of Northeast China, Especially in Soil from Long-Term No-Till”. In: *Geoderma* 340 (Apr. 2019), pp. 124–132. ISSN: 00167061. DOI: 10.1016/j.geoderma.2019.01.003.
- [ZTL17] Hao Zhang, Jie Tang, and Shuang Liang. “Effects of Snow Cover plus Straw Mulching on Microorganisms in Paddy Soil during Winter”. In: *Applied Soil Ecology* 119 (Oct. 2017), pp. 339–344. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2017.05.023.
- [Zub+18] Stacy Zuber et al. “Carbon and Nitrogen Content of Soil Organic Matter and Microbial Biomass under Long-Term Crop Rotation and Tillage in Illinois, USA”. In: *Agriculture* 8.3 (Mar. 9, 2018), p. 37. ISSN: 2077-0472. DOI: 10.3390/agriculture8030037.
- [ZWK16] Huadong Zang, Jinyang Wang, and Yakov Kuzyakov. “N Fertilization Decreases Soil Organic Matter Decomposition in the Rhizosphere”. In: *Applied Soil Ecology* 108 (Dec. 2016), pp. 47–53. ISSN: 09291393. DOI: 10.1016/j.apsoil.2016.07.021.



## **Chapitre 4**

**Les communautés microbiennes du sol  
face à des changements de pratiques  
agricoles : un cas d'étude à l'échelle d'un  
paysage agricole en France**



Ce chapitre présente de manière synthétique l'étude portant sur l'évolution de la distribution spatiale de la biomasse moléculaire microbienne des sols et de la richesse taxonomique bactérienne à l'échelle du paysage agricole de la zone atelier de Fénay. La caractérisation de cette distribution au cours de deux campagnes de mesures a permis d'identifier les filtres environnementaux déterminant les évolutions observées. L'étude présentée a été publiée sous la forme d'un article rédigé en anglais dans la revue à comité de lecture international Plos One en 2021 et un résumé en français est proposé. L'article publié est intégré à la fin de ce chapitre.

## 4.1 Contexte

L'augmentation de la population mondiale, la diminution de la surface des terres arables ainsi que les changements climatiques actuels exercent des pressions sur les agroécosystèmes, à la base de l'alimentation humaine. Préserver la biodiversité des sols constitue un levier pour répondre aux enjeux de sécurité alimentaire et de durabilité d'utilisation des écosystèmes. Parmi les organismes du sol, les micro-organismes s'avèrent centraux de par leur forte abondance, leur extrême diversité et leur rôle prépondérant dans le fonctionnement des sols notamment concernant le recyclage des nutriments, la qualité de l'eau, la structuration des sols et le soutien pour la santé et la nutrition des plantes (SAHU et al. 2019). Une meilleure compréhension des variations de l'abondance et de la diversité microbiennes des sols face à des changements de pratiques agricoles dans le temps et dans l'espace est primordiale pour une utilisation durable des sols.

Les études biogéographiques ont été menées à différentes échelles et ont permis de démontrer que la biomasse moléculaire microbienne (BMM) et la richesse bactérienne des sols ont une distribution spatiale hétérogène et structurée, que ce soit à l'échelle mondiale (DELGADO-BAQUERIZO et al. 2018), continentale (GRIFFITHS et al. 2016), nationale (TERRAT et al. 2017; HORRIGUE et al. 2016), régionale (GRIFFITHS et al. 2011; MALARD et al. 2019) ou paysagère (BRU et al. 2011; CONSTANCIAS et al. 2015). Par ailleurs, ces mêmes études ont souligné leur dépendance de la distribution aux paramètres physico-chimiques du sol et plus particulièrement au pH (FIERER et al. 2006; BAHRAM et al. 2018), au ratio carbone sur azote (C/N), à la texture des sols (pourcentages d'argiles, limons et sables, HORRIGUE et al. 2016; TERRAT et al. 2017; DELGADO-BAQUERIZO et al. 2019) ainsi qu'à d'autres paramètres tels que l'hétérogénéité de l'usage des sols (RANJARD et al. 2013) ou le climat (BÉRARD et al. 2015). Des modifications liées aux pratiques agricoles ont également pu être observées notamment par rapport au travail du sol (KRAUT-COHEN et al. 2020; CONSTANCIAS et al. 2015), à la fertilisation (de SOUZA et al. 2018) ou à l'usage de PPP (WOŁEJKO et al. 2020; RAMAKRISHNAN et al. 2019). Ainsi, les micro-organismes du sol sont sensibles aux pratiques agricoles et sont utilisés comme des indicateurs de la qualité des sols (SCHLÖTER et al. 2018; CANNAVACCIULO et al. 2017). L'évaluation des impacts agricoles sur les communautés microbiennes des sols dépend de l'échelle de temps considérée ainsi que la combinaison de ces pratiques dans le temps. Par

## *Les communautés microbiennes du sol face à des changements de pratiques agricoles : un cas d'étude à l'échelle d'un paysage agricole en France*

---

exemple, l'apport continu d'engrais minéral sur une période de temps longue (20 ans et plus) modifie la composition des communautés microbiennes des sols en diminuant le stock de carbone et d'azote dans le sol (de SOUZA et al. 2018 ; GEISSELER et al. 2014). Cependant, peu d'études sont focalisées sur l'impact des combinaisons de pratiques agricoles à moyen et long termes sur les communautés microbiennes des sols. Au vue de la dépendance des indicateurs microbiens aux paramètres physico-chimiques du sol, une stratégie pour mieux comprendre l'impact des pratiques agricoles sur les communautés microbiennes en termes d'abondance et de diversité peut être de considérer un système où les pratiques sont variées alors que les paramètres physico-chimiques varient peu. L'échelle du paysage remplit ces conditions et présente également l'avantage d'être une échelle décisionnelle pour les agriculteurs.

L'objectif de cette étude est donc d'évaluer et de comprendre les variations de la BMM et de la richesse bactérienne des sols au cours du temps en fonction des variations des propriétés physico-chimiques du sol et des changements de pratiques agricoles à l'échelle du paysage de la zone atelier de Fénay. A l'échelle de ce paysage de 1200 ha, les pratiques agricoles ont été répertoriées depuis 2004 et l'abondance et la diversité des communautés microbiennes des sols ont été caractérisées au cours de 3 campagnes en 2011, 2016 et 2019. Cette caractérisation s'est appuyée sur un échantillonnage systémique tous les 215m comprenant un total de 269 sites pour lesquels les caractéristiques physico-chimiques des sols, la BMM et la richesse bactérienne des sols ont été caractérisées. Les distributions spatiales de la physico-chimie des sols ainsi que des caractéristiques microbiologiques des deux premières campagnes ont été comparées conjointement avec les pratiques agricoles. Les filtres environnementaux de la BMM et de la richesse bactérienne ont été identifiés et hiérarchisés grâce à une méthode PLS PM (*partial least square path modelling*). Les hypothèses d'études sont les suivantes :

1. les paramètres physico-chimiques des sols évoluent peu au cours du temps tandis que la BMM, la richesse bactérienne et les pratiques agricoles ont varié entre les deux campagnes d'échantillonnage
2. les paramètres physico-chimiques des sols sont les principaux filtres de la BMM et de la richesse bactérienne
3. la BMM et la richesse bactérienne dépendent toutes deux de la gestion agricole passée et présente

Les analyses microbiologiques de la campagne d'échantillonnage de 2019 n'étaient pas disponibles au moment de la publication de l'article. Ainsi, seules les campagnes de 2011 et de 2016 ont été utilisées pour ces analyses. La méthodologie est décrite de manière exhaustive dans l'article et n'a pas été réintégrée ici pour des raisons de simplification.

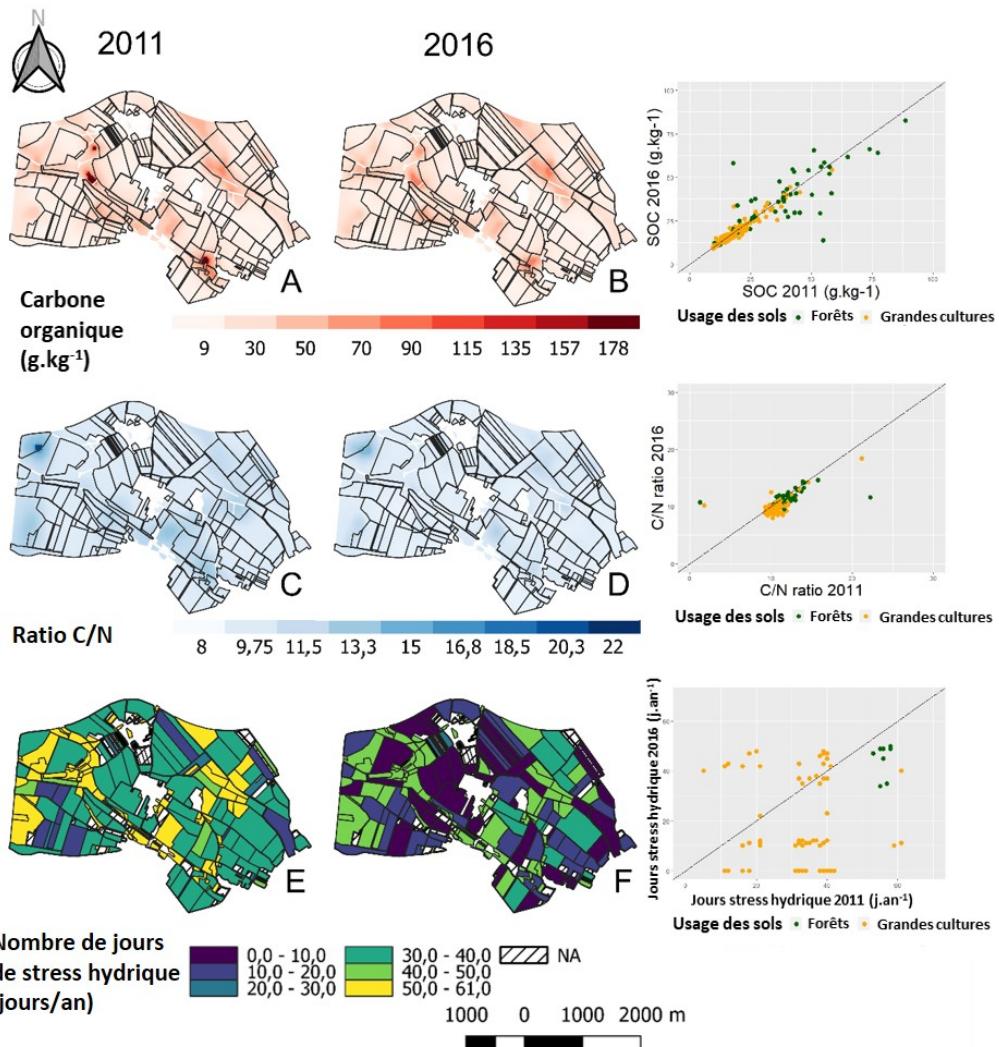


FIGURE 21 – Interpolation spatiale du carbone organique, du ratio C/N et du nombre de jours de déficit hydrique des sols en 2011 et 2016.

Les cartes A et B représentent le carbone organique du sol (SOC) en 2011 et en 2016 respectivement ; les figures C et D représentent le ratio C/N en 2011 et en 2016 respectivement ; les cartes E et F représentent le nombre de jours de déficit hydrique en 2011 et en 2016 respectivement. Les nuages de points sur la droite de la figure correspondent à la variation des différents paramètres considérés en 2016 par rapport à ces mêmes paramètres en 2011, les points verts correspondent aux points en parcelles forestières et les points en orange correspondent aux points en parcelles agricoles. La droite correspond à l'équation  $y = x$ .

NB : La carte représentant les valeurs de SOC pour l'année 2011 présentée ici est différente de celle présente dans l'article publié. Un erratum est en cours auprès du journal afin de corriger cette carte. Cependant, cela n'impacte pas les résultats présentés dans l'article, la carte n'ayant simplement pas été actualisée.

## 4.2 Principaux résultats et discussion

Les résultats sont présentés en deux parties : la première partie se focalise sur la distribution spatiale des paramètres physico-chimiques des sols et des pratiques agricoles ; la seconde partie se focalise quant à elle sur la distribution spatiale de la BMM et de la richesse bactérienne et son déterminisme. L'identification des filtres environnementaux déterminant la distribution de la BMM et de la richesse bactérienne est réalisée par l'intermédiaire d'une méthode PLS PM.

### 4.2.1 Distributions spatiales des paramètres physico-chimiques des sols et des pratiques agricoles

Une interpolation spatiale a été réalisée grâce à une méthode de krigage ordinaire afin de visualiser et caractériser la distribution spatiale à l'échelle du paysage des différentes variables quantitatives de physico-chimie (pH, carbone, azote, ratio C/N, pourcentages d'argiles, de limons et de sables). Les cartes représentatives de certains paramètres physico-chimiques des sols, de certaines pratiques agricoles et des caractéristiques microbiennes des sols sont présentées ci-dessous.

La figure 21 montre la distribution spatiale du carbone organique, du ratio C/N et du nombre de jours de déficit hydrique en 2011 et en 2016. Globalement, les distributions spatiales du carbone organique et du ratio C/N n'ont pas changé entre les 2 campagnes d'échantillonnage. Il en est de même pour les autres caractéristiques physico-chimiques des sols. Cependant, bien que les distributions spatiales soient stables, des tests non paramétriques de comparaison de moyennes sur données appariées (test de Wilcoxon) ont permis de mettre en évidence que certaines variables ont changé significativement entre 2011 et 2016. C'est notamment le cas du pH et de l'azote total des sols. Les amplitudes de variations différaient en fonction de l'usage des sols. Ainsi, que ce soit en 2011 ou en 2016, le pH, le carbone et l'azote étaient tous plus élevés en forêt par rapport aux grandes cultures. Entre 2011 et 2016, les dynamiques temporelles des variables physico-chimiques ont été plus fortes en grandes cultures : le ratio C/N ainsi que le pH ont légèrement augmenté tandis que l'azote a diminué entre les 2 années. Cependant, ces variations ont une amplitude très faible : en moyenne, la différence de valeur en grandes cultures entre 2011 et 2016 est de l'ordre de 0.02 pour le pH,  $0.12 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  pour le carbone organique,  $0.08 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  pour l'azote total. Le nombre de jours de déficit hydrique a quant à lui diminué entre 2011 et 2016 (figure 21) et est passé en moyenne de 37 jours en 2011 à 20 jours en 2016.

Pour les pratiques agricoles, les informations sont disponibles à l'échelle des parcelles et ont été caractérisées pour chaque année culturale au travers de variables quantitatives (apports nutritifs N, P, K, Mg, S ; IFT herbicides, fongicides, insecticides, antilimaces, pesticides totaux), qualitatives (type de cultures en place, catégorie de travail de sol), mais aussi de variables synthétiques couvrant des pas de temps plus longs que celui de l'année culturale : un calcul de la fréquence de chacun des types de culture rencontré sur les parcelles ainsi que les fréquences de

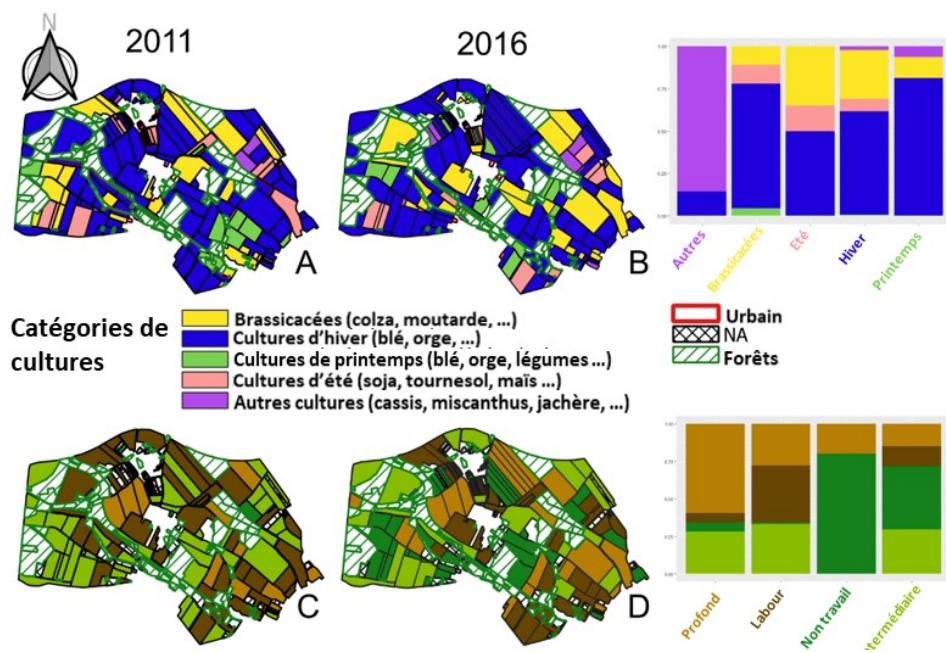


FIGURE 22 – Distribution des types de cultures et des catégories de travail de sol à l'échelle du paysage en 2011 et en 2016.

Les cartes A et B permettent de visualiser les catégories de cultures mises en place pour l'année 2011 et 2016 respectivement; les cartes C et D permettent de visualiser les catégories de travail du sol mises en place pour l'année 2011 et 2016 respectivement. Les parcelles hachurées en vert foncé correspondent aux parcelles forestières non concernées par ces pratiques, les parcelles hachurées en noir correspondent à un manque de données. Les barplots sur la droite de la figure indiquent les proportions de changement de catégorie de culture ou de travail du sol en 2016 par rapport à 2011.

## *Les communautés microbiennes du sol face à des changements de pratiques agricoles : un cas d'étude à l'échelle d'un paysage agricole en France*

---

travail du sol et du labour ont été calculées sur les 4 années culturales précédant l'échantillonnage tandis que le nombre d'espèces végétales dans la rotation a été calculé sur une base de 8 années culturales. La figure 22 indique les distributions des catégories de cultures et de travail du sol en 2011 et 2016. A l'échelle de ce paysage, les types de culture souvent rencontrés correspondent à des céréales d'hiver telles que le blé et l'orge ainsi que certaines plantes de la famille des Brassicacées telles que le colza ou la moutarde. Globalement, entre 2011 et 2016, une légère diminution de la proportion de céréales d'hiver semées a été observée en faveur des cultures de printemps ainsi que des jachères (classées dans autres). Toutefois, la fréquence des cultures de printemps sur 4 ans a diminué entre 2011 et 2016 tandis que celle des cultures d'hiver a au contraire augmenté. En ce qui concerne le travail du sol, les pratiques de travail profond et de labour ainsi que leurs fréquences sur 4 ans ont diminué en 2016 par rapport à 2011. Au contraire, les fréquences de traitements aux PPP et plus particulièrement aux herbicides et aux fongicides ont augmenté en 2016 par rapport à 2011. Il en est de même pour les apports en azote, magnésium et soufre minéraux qui ont également augmenté entre 2011 et 2016 contrairement aux apports en phosphore et en potassium.

### **4.2.2 Distributions spatiales et filtres environnementaux de la BMM et de la richesse bactérienne**

Les valeurs de BMM et de la richesse bactérienne ont été interpolées via une méthode de krigeage puis une étude basée sur la méthode PLS PM a été construite afin d'identifier les filtres environnementaux impliqués dans les variations des distributions spatiales observées au cours du temps. Pour cela, la méthode PLS PM regroupe des variables mesurées en des blocs de variables latentes qui, selon une architecture définie par le modélisateur, peuvent interagir entre elles. Au sein d'une variable latente, toutes les variables mesurées covarient et influent sur la variable à expliquer dans le même sens. Dans le cas de la présente étude, les variables explicatives ont été regroupées au sein des variables latentes suivantes :

- Texture : pourcentage d'argiles, pourcentage de limons ;
- Ressources : carbone organique, azote total, nombre de jours de déficit hydrique ;
- Intensité des pratiques : fréquence de labour, IFT fongicide, IFT total, P, K, S ;
- Rotation de culture : catégorie de culture, nombre d'espèces dans la rotation sur 8 ans, fréquence des cultures d'hiver ;
- Usage des sols : usage des sols (forêts ou grandes cultures).

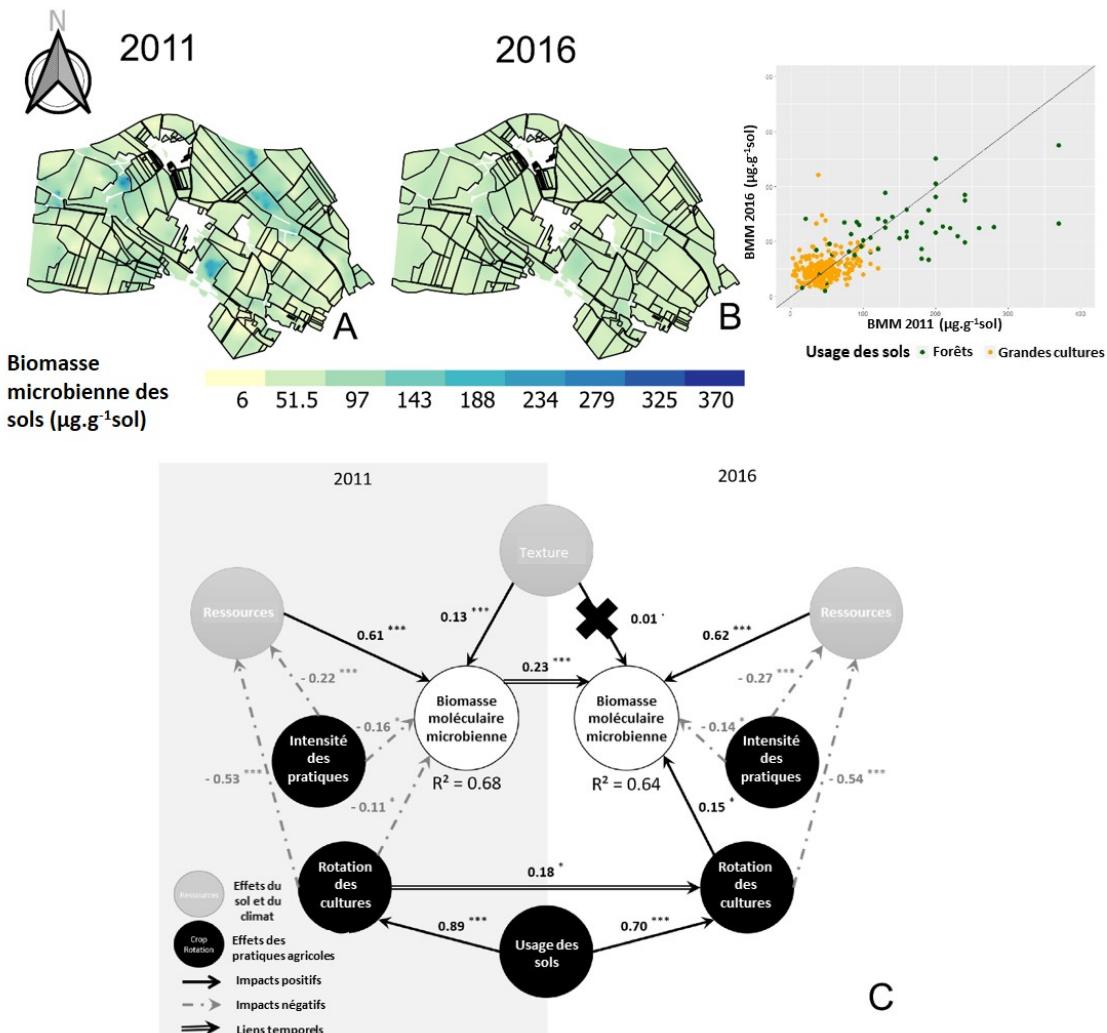


FIGURE 23 – Distribution spatiale de la biomasse moléculaire microbienne des sols et modélisation des filtres environnementaux déterminants.

Les cartes A et B permettent de visualiser la distribution spatiale de la BMM en 2011 et 2016 respectivement. Le nuage de points sur la droite des cartes correspond à la variation de la BMM en 2016 par rapport à 2011 ; les points verts correspondent aux points prélevés en parcelles forestières tandis que les oranges correspondent à ceux prélevés en parcelles agricoles ; la droite correspond à la fonction  $y = x$ . Les résultats de la méthode PLS PM pour la compréhension des filtres déterminant la biomasse sont représentés grâce au schéma C. Les bulles grises correspondent aux variables latentes selon les caractéristiques physico-chimiques du sol et le climat tandis que les bulles noires correspondent aux variables latentes relatives aux pratiques agricoles. La croix symbolise un effet non significatif ; les doubles flèches correspondent à des effets temporels, les flèches noires pleines correspondent à des impacts positifs, les flèches grises en pointillés correspondent à des impacts négatifs ; les étoiles positionnées proches des flèches correspondent à la significativité des impacts.

La figure 23 A et B permet de montrer que la BMM suit une distribution spatiale hétérogène et structurée qui varie peu entre 2011 et 2016. Cependant, des tendances d'évolution peuvent être observées selon l'usage des sols. En 2011 comme en 2016, la BMM est supérieure en forêt par rapport aux grandes cultures, ce qui est en accord avec la littérature (DEQUIEDT et al. 2011 ; van LEEUWEN et al. 2017b). Cependant, les dynamiques temporelles sont différentes, la BMM ayant diminué en forêts (perte moyenne significative égal à -20,83%) et augmenté en grandes cultures (gain moyen significatif de +9,17%). Le modèle PLS PM permet de hiérarchiser les filtres environnementaux qui déterminent la BMM (figure 23C). Ainsi, pour les deux campagnes, les ressources du sol sont les filtres les plus importants et impactent de manière positive la BMM. Il est possible que de faibles variations du carbone, de l'azote et de l'humidité des sols aient de fortes répercussions sur la BMM (CLIVOT et al. 2019 ; BILLEN et al. 2014). Par ailleurs, d'autres variables latentes permettent d'expliquer les variations temporelles de la BMM notamment l'usage des sols et l'intensité des pratiques agricoles. L'intensité des pratiques agricoles a eu un fort impact négatif sur la BMM en 2011 comme en 2016. Parmi les pratiques agricoles considérées ici, la fréquence du labour peut faire décroître la BMM des sols (SUN et al. 2020), ce qui est en accord avec la présente étude qui montre une légère augmentation de la BMM avec la diminution du travail du sol et plus particulièrement du labour. De même, l'augmentation de la fertilisation a pu avoir un effet négatif, un apport élevé en azote minéral pouvant faire diminuer la BMM (CHEN et al. 2020). Enfin, une augmentation de PPP semble induire une diminution de la BMM en 2016 (RAMAKRISHNAN et al. 2019). La combinaison de l'ensemble des pratiques doit être considérée, l'usage de PPP et le travail du sol étant les principaux leviers de gestion des adventices, ces pratiques sont fortement liées. En plus des effets directs, le modèle permet d'identifier des effets indirects des pratiques agricoles sur la BMM pouvant passer notamment par des modifications des propriétés physico-chimiques des sols comme par exemple la fréquence du labour qui au cours du temps peut contribuer à diminuer le stock des ressources du sol. La rotation de culture a également pu contribuer aux différences de BMM observées. Les valeurs de BMM ayant augmenté entre les 2 campagnes correspondent à des parcelles où le nombre d'espèces dans la rotation et la fréquence des cultures d'hiver ont augmenté, ce qui pourrait correspondre respectivement à une amélioration grâce à la diversité des plantes (CHEN et al. 2019) et grâce à une augmentation de la durée de couverture du sol, particulièrement durant la période hivernale (CHAVARRIA et al. 2018). Finalement, le lien temporel fort entre 2011 et 2016 permet de souligner une dépendance de la BMM à son état initial et permet de comprendre pourquoi des pratiques agricoles identiques ne mènent pas toujours à des réponses similaires pour 2 parcelles données.

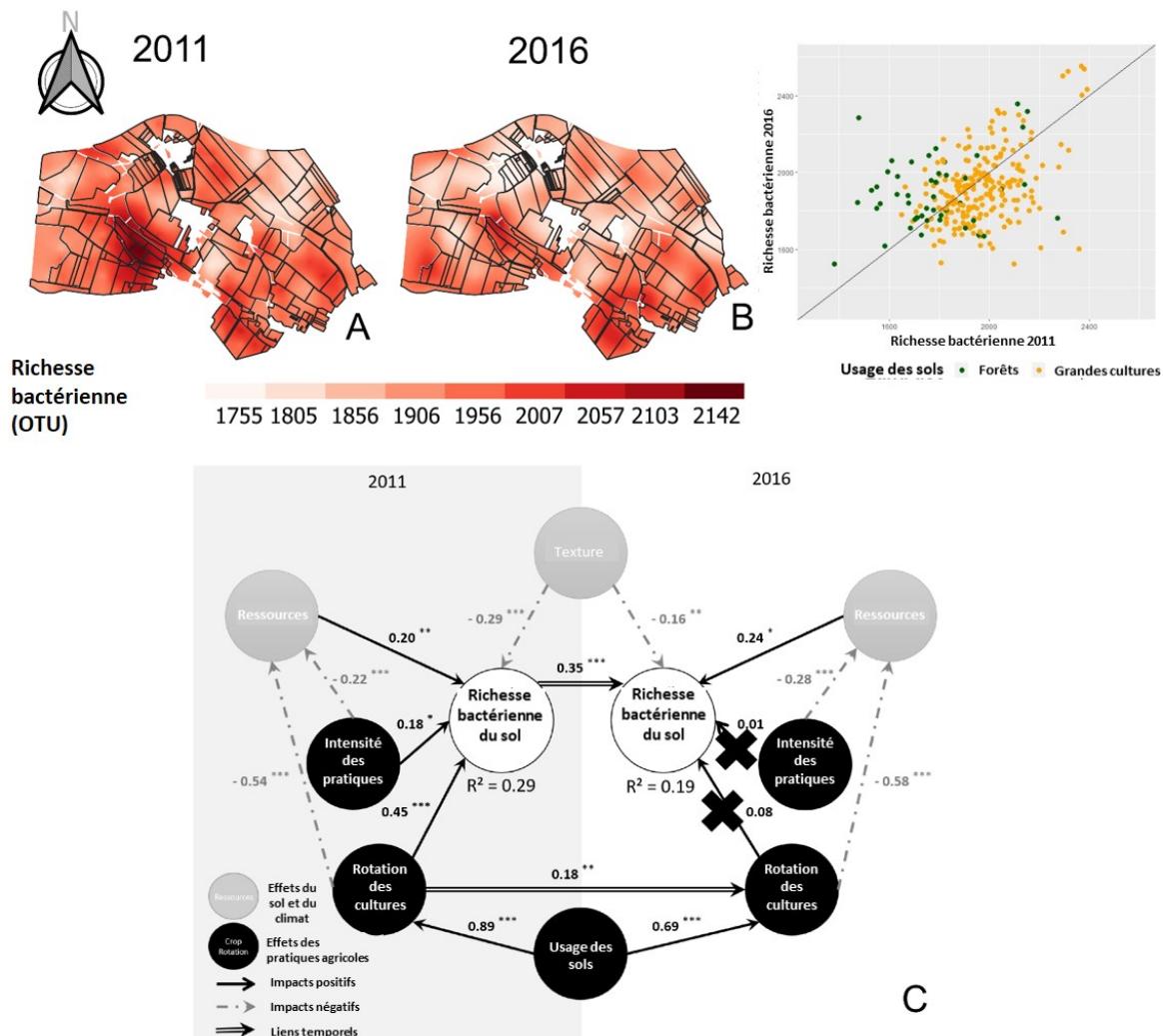


FIGURE 24 – Distribution spatiale de la richesse bactérienne des sols et modélisation des filtres environnementaux déterminants.

Les cartes A et B permettent de visualiser la distribution spatiale de la richesse bactérienne en 2011 et 2016 respectivement. Le nuage de points sur la droite des cartes correspond à la variation de la richesse bactérienne en 2016 par rapport à celle de 2011 ; les points verts correspondent aux points prélevés en parcelles forestières tandis que les oranges correspondent à ceux prélevés en parcelles agricoles ; la droite correspond à la fonction  $y = x$ . Les résultats du modèle PLS PM pour la compréhension des filtres déterminant la richesse bactérienne sont représentés grâce au schéma C. Les bulles grises correspondent aux variables latentes selon les caractéristiques physico-chimiques du sol et le climat tandis que les bulles noires correspondent aux variables latentes relatives aux pratiques agricoles. Les croix symbolisent un effet non significatif ; les doubles flèches correspondent à des effets temporels, les flèches noires pleines correspondent à des impacts positifs, les flèches grises en pointillés correspondent à des impacts négatifs ; les étoiles positionnées proches des flèches correspondent à la significativité des impacts.

NB : Le nuage de points représentant les variations de la richesse bactérienne en 2016 par rapport à 2011 présentée ici est différente de celle présente dans l'article publié. Un erratum est en cours auprès du journal afin de corriger cette carte. Cependant, cela n'impacte pas les résultats présentés dans l'article.

## *Les communautés microbiennes du sol face à des changements de pratiques agricoles : un cas d'étude à l'échelle d'un paysage agricole en France*

---

La figure 24 A et B présente la distribution spatiale de la richesse bactérienne des sols en 2011 et 2016. De la même manière que pour la BMM, la distribution spatiale est hétérogène à l'échelle du paysage et reste plus ou moins stable au cours du temps. Cependant, des différences sont observées sur la base de l'usage des sols avec notamment une richesse bactérienne plus élevée en grandes cultures par rapport aux forêts, ce qui est en accord avec des données bibliographiques (KARIMI et al. 2019; van LEEUWEN et al. 2017b). Entre 2011 et 2016, la richesse bactérienne des sols a augmenté en moyenne de 125 OTU en forêts et a diminué en moyenne de 50 OTU en grandes cultures. La distribution spatiale de la richesse bactérienne est expliquée en grande partie grâce aux ressources disponibles et à l'habitat physique des bactéries. La diversité de texture des sols permet d'augmenter la diversité des micro-organismes des sols (SEATON et al. 2020; TERRAT et al. 2017). Les sols du paysage étudié étant principalement argileux, le manque d'hétérogénéité peut expliquer l'impact négatif de la texture des sols sur la richesse bactérienne. Par ailleurs, les faibles variations de carbone et d'azote du sol peuvent mener à des modifications de richesse et de composition de communautés microbiennes (TERRAT et al. 2017; LOUIS et al. 2016; DELGADO-BAQUERIZO et al. 2017). La richesse bactérienne est également dépendante du nombre de jours de déficit hydrique qui a diminué en 2016, ce qui a pu impacter la richesse bactérienne. Étonnamment, les pratiques agricoles et la rotation de culture ont eu un effet positif sur la richesse bactérienne en 2011 mais leurs effets n'étaient pas significatifs en 2016. La variable latente intensité de pratiques considère plusieurs pratiques agricoles dont les effets peuvent être confondants. Ainsi, la réduction du travail du sol associée à une augmentation de l'usage de PPP a rendu l'effet de l'intensité des pratiques non-significatif. Toutefois, un impact négatif indirect de l'intensité des pratiques agricoles a été détecté et pourrait correspondre à de faibles modifications des ressources du sol notamment du carbone et de l'azote qui peuvent modifier grandement les communautés bactériennes (WANG et al. 2017). De même, l'augmentation des cultures d'hiver dans la rotation en 2016 a eu pour effet d'augmenter la couverture végétale du sol ainsi qu'une restitution de matière organique, ce qui permet d'expliquer l'impact indirect positif de la rotation de culture sur la richesse bactérienne. Enfin, les liens temporels indiqués par le modèle PLS PM permettent de souligner la dépendance de la richesse bactérienne à ses antériorités et notamment aux pratiques agricoles et rotations de cultures antérieures ce qui souligne des effets de précédent des pratiques agricoles.

Pour conclure, cette étude a permis de montrer que les distributions spatiales des deux indicateurs étudiés (biomasse moléculaire microbienne et richesse bactérienne du sol) sont hétérogènes et varient peu au cours du temps. Cependant, il existe des variations temporelles locales. Ces distributions spatiales sont dépendantes de filtres environnementaux et surtout principalement des ressources et de l'habitat physique du sol (pris en compte ici via la texture des sols). Autrement dit, les micro-organismes dépendent grandement des niches écologiques qui leur

sont disponibles. La hiérarchie des filtres environnementaux peut légèrement varier au cours du temps mais la dépendance de la BMM comme de la richesse bactérienne aux paramètres physico-chimiques du sol reste prépondérante pour expliquer leurs distributions spatiales. Les dynamiques temporelles, quant à elles, sont plus liées aux pratiques agricoles (intensité de pratiques et rotation de culture) qui modifient plus localement les communautés microbiennes. Ces pratiques agricoles appliquées sur les parcelles peuvent avoir à la fois des effets directs comme indirects en modifiant les ressources trophiques et l'habitat physique des micro-organismes, c'est-à-dire l'assemblage des constituants des sols. Cette étude a également souligné une dépendance des valeurs de BMM et de richesse bactérienne à leur état précédent ce qui traduit des effets de précédents des pratiques agricoles et de l'usage des sols. Toutefois, cette approche possède des limites quant à la prise en compte des effets de la combinaison de pratiques agricoles (itinéraires techniques) sur la BMM et la richesse bactérienne, les variables relatives aux pratiques agricoles étant considérées dans un même bloc. Il est alors impossible de déterminer l'impact relatif de chacune des variables et ainsi décrypter l'effet de l'itinéraire technique sur la BMM et la richesse bactérienne des sols. D'autres approches de modélisation comme les systèmes multi-agents permettraient de compléter ces connaissances et de les partager avec les acteurs du monde agricole.



## RESEARCH ARTICLE

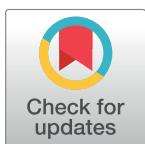
# Soil microbial communities in the face of changing farming practices: A case study in an agricultural landscape in France

Laurie Dunn<sup>1\*</sup>, Christophe Lang<sup>2</sup>, Nicolas Marilleau<sup>3</sup>, Sébastien Terrat<sup>1</sup>, Luc Biju-Duval<sup>1</sup>, Mélanie Lelièvre<sup>4</sup>, Solène Perrin<sup>4</sup>, Nicolas Chemidlin Prévost-Bouré<sup>1</sup>

**1** UMR 1347 Agroécologie, INRAE, AgrosupDijon, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France,

**2** Institut de Recherche Fento-ST, CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté, Besançon, France, **3** IRD, UMI 209 UMMISCO, Sorbonne Université, Bondy, France, **4** UMR 1347 Agroécologie, Plateforme GenoSol, INRAE, Dijon, France

\* [laurie.dunn@inrae.fr](mailto:laurie.dunn@inrae.fr)



## OPEN ACCESS

**Citation:** Dunn L, Lang C, Marilleau N, Terrat S, Biju-Duval L, Lelièvre M, et al. (2021) Soil microbial communities in the face of changing farming practices: A case study in an agricultural landscape in France. PLoS ONE 16(6): e0252216. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252216>

**Editor:** Tanvir Shahzad, Government College University Faisalabad, PAKISTAN

**Received:** February 2, 2021

**Accepted:** May 12, 2021

**Published:** June 17, 2021

**Copyright:** © 2021 Dunn et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](#), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Data Availability Statement:** The data underlying this study are available on the EBI database under project accessions no. PRJEB5219 (<https://www.ebi.ac.uk/ena/browser/view/PRJEB5219>) and PRJEB44563 (<https://www.ebi.ac.uk/ena/browser/view/PRJEB44563>) for data in 2011 and 2016 respectively.

**Funding:** NO

**Competing interests:** NO authors have competing interests.

## Abstract

According to biogeography studies, the abundance and richness of soil microorganisms vary across multiple spatial scales according to soil properties and farming practices. However, soil microorganisms also exhibit poorly understood temporal variations. This study aimed at better understanding how soil microbial communities respond to changes in farming practices at a landscape scale over time. A regular grid of 269 sites was set up across a 1,200 ha farming landscape, and soil samples were characterized for their molecular microbial biomass and bacterial richness at two dates (2011 and 2016). A mapping approach highlighted that spatial microbial patterns were stable over time, while abundance and richness levels were modified. The drivers of these changes were investigated through a PLS-PM (partial least square path-modeling) approach. Soil properties were stable over time, but farming practices changed. Molecular microbial biomass was mainly driven by soil resources, whereas bacterial richness depended on both farming practices and ecological parameters. Previous-crop and management effects and a temporal dependence of the microbial community on the historical farming management were also highlighted.

## 1. Introduction

The sustainable use of soils is of key importance in the current context of climate change and of a growing worldwide population. This goal may be reached by preserving soil biodiversity through agroecological practices like reduced tillage, lower chemical inputs or diversification of plant species in crop rotations [1]. Soil microorganisms play a crucial role within this biodiversity. This is especially true in agro-ecosystems, where their abundance (up to 1 billion cells *per gram of soil*) and diversity (up to 1 million species *per gram of soil*) [2], are highly involved in soil fertility and stability: they support plant productivity, determine nutrient and water cycling, the soil structural stability, and plant health [3]. Therefore, understanding how soil microorganisms face changes in farming practices across space and over time is a challenge within the framework of a sustainable agriculture.

Many biogeography studies have addressed the spatial distribution of soil microbial communities, demonstrating that their abundance and diversity follow non-random and heterogeneous distributions across multiple spatial scales like the global scale [4], the continental scale [5], the national scale [6], the regional scale [7, 8] and the landscape scale [9–11]. Whatever the spatial scale, these heterogeneous distributions are first determined by environmental properties [12]. The soil pH is the main driver of the distribution of the soil microbial biomass, diversity and community composition [13–16]. Nevertheless, the spatial patterns of soil microbial abundance, diversity and community composition are also driven by the silt and clay contents, the soil organic matter content or the C:N ratio [15–19], and also by land use type and heterogeneity [20], and to a lesser extent by climate (annual rainfall or temperature) [21]. In addition, from the regional to the landscape and local scales, the abundance and diversity of soil microbial communities are dependent on land use intensity [19] and farming practices like tillage [11], crop rotation and fertilization [22].

Farming practices affect the abundance and diversity of soil microbial communities over short- and long-term scales. Over short-term scales, soil tillage can modify soil microbial niche characteristics by changing physical conditions, modifying the distribution of organic matter and nutrient contents or soil temperature, and in turn modify microbial communities [11, 23–25]. Furthermore, changes in land use type (forest to meadow/cropland) or in aboveground plant communities (e.g. including *Brassicaceae* in the crop rotation) induce changes in soil microbial abundance and diversity [26–29]. Additionally, single or repeated pesticide applications can select particular microorganisms that may become dominant in the microbial community [30, 31]. Other studies are focused on longer time periods and demonstrate that long-term and continuous application of mineral fertilizers modify the soil microbial community composition by decreasing carbon and nitrogen contents, while possibly increasing microbial biomass [22, 32]. Enzymatic activities and microbial biomass increase with mineral fertilizer amount depending on the growing crop [33–35]. Similarly, increasing aboveground plant diversity increases soil microbial biomass over time [36] and soil warming or drying tends to drastically change soil microbial communities over the long-term [37–40]. Nevertheless, very few studies have addressed combinations of farming practices for their mid- or long-term effects on soil microbial communities. For example, no-tillage combined with a 4-year crop rotation increased soil microbial biomass, while microbial communities were clearly distinct following a gradient ranging from plowing to no-tillage [41]. Similarly, in a 5-year experiment combining soil preparation, fertilization and a plant cover, microbial functional activities and diversity were promoted by no-tillage with a cover crop and no N-based fertilization [42]. However, understanding the variation of soil microbial communities over time still needs more investigations so as to understand the combined effects of the various farming practices experienced by soil microbial communities. This could be achieved by evaluating the impact of farming management on soil microorganisms at the landscape scale—the main scale on which farmers rely to make decisions [9]. Farming management is considered over multi-annual time scale and this especially true when considering system in transition. Fewer studies have explored soil microbial dynamics over short-time scales (day, month or season) [37, 43–47] but fewer have assessed longer time scales. Yet, changes in soil microbial communities over several years can change biogeochemical processes and thus soil functions [48].

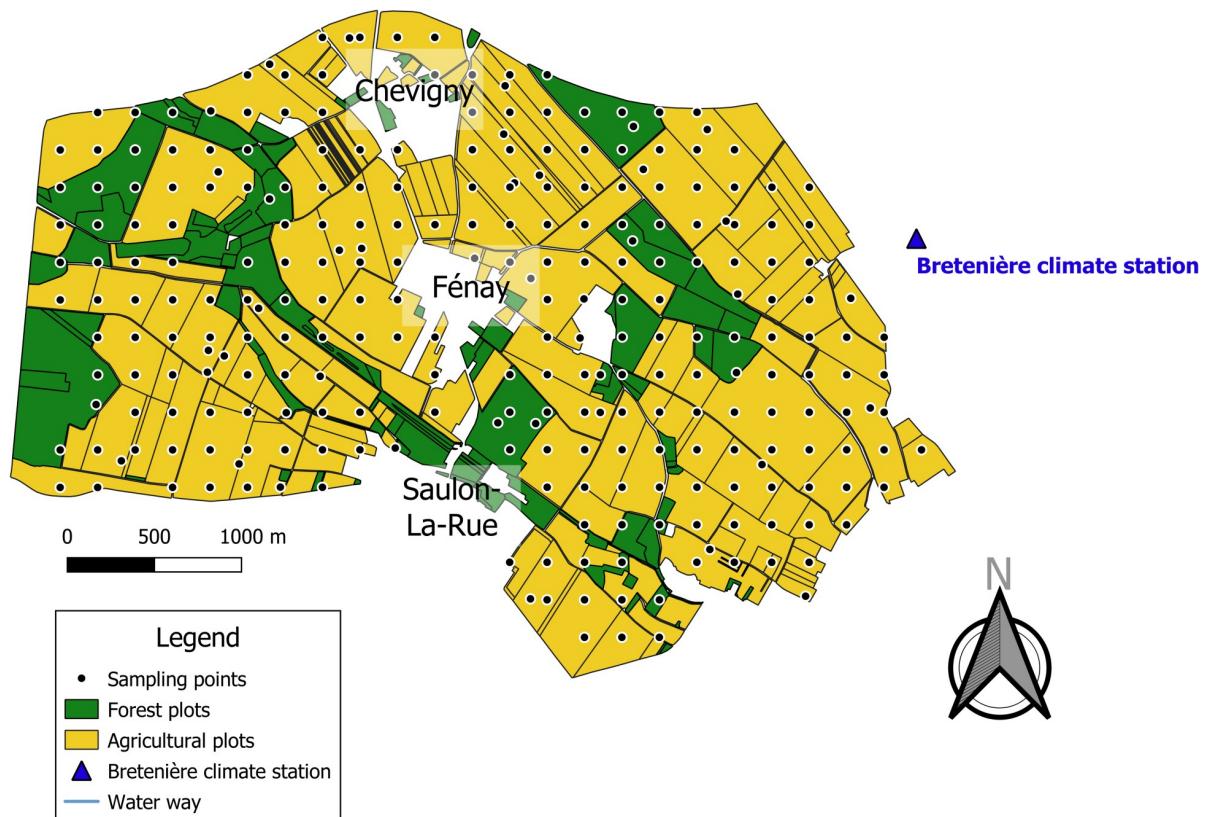
The objective of this study was to evaluate how soil microbial communities change at the landscape scale over time depending on variation in soil properties, land use and farming practices. A regular grid of 269 sites was set up across Fénay landscape (Burgundy, France)—a farmed landscape composed of 9 km<sup>2</sup> of croplands and 3 km<sup>2</sup> of forests—, and each site was sampled in 2011 and 2016. For each site, soil physico-chemical characteristics and farming practices were collected, soil molecular microbial biomass (SMMB) was measured, and

bacterial richness was determined by high-throughput sequencing. Then, the spatial patterns of the soil physico-chemical and microbial characteristics of the two sampling campaigns were compared, together with farming practices. SMMB and bacterial richness were modeled using a partial least square path-modeling (PLS-PM). This method permit to identify main drivers of SMMB and bacterial richness by identify impacts of several latent variables composed of various measured variables. For this study, total impacts (direct and indirect) of land use, soil resources, crop rotation and farming intensity on SMMB and bacterial richness were considered and ranked. Temporal evolutions of microbial communities were also considered. We hypothesized that 1) soil microbial abundance, bacterial richness and farming practices changed over time, but soil parameters did not, 2) soil parameters were the main drivers of soil microbial abundance and bacterial richness, and 3) soil microbial abundance and bacterial richness depended on both present and past farming management.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Site context

The study was conducted on a monitored 12-km<sup>2</sup> landscape located in Féney (47°14'37"N, 5°03'36"E) (Burgundy, France). This landscape is composed of approximately 30% of forest plots and 70% of intensive farming plots (Fig 1). Three villages are located in the area: Chevigny up north, Féney in the center, and Saulon-La-Rue down south. Two rivers flow across the area: La Sans Fond (north west to south) and Le Fossé de Chevigny (north to south east). The climate



**Fig 1. Map of the sampling points across the Féney landscape, Burgundy, France.** Green, forest plots; yellow, farmed plots. Black circles, sampling points; blue triangle, Bretenière climate station. Blue lines are waterways.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252216.g001>

is continental (average temperature: 10.6 °C, average rainfall 768 mm per year (<https://fr.climate-data.org>), and soils are predominantly clayey, clayey-loamy and silty-loamy.

## 2.2. Data collection

**2.2.1. Sampling design.** The sampling design covered the entire study area. Sampling was carried out in two campaigns (in 2011 and 2016), based on a regular 215 x 215 m grid associated to 30 randomly distributed sites, hence a total of 278 sampling sites. Among these 278 sites, only 269 were retained for analysis. Nine sites were excluded because of incomplete farming management data over the period or inaccessibility or land-use change to urban categories in 2016. Forty-three sites belonged to forest plots, and 226 belonged to farming plots. The minimal distance between two sampling sites was *ca.* 30 m. Soil samples corresponded to a composite of 5 soil cores collected over a 4-m<sup>2</sup> area (0–20 cm depth). The soil samples were sieved through a 2-mm mesh, lyophilized at -80 °C, and stored at -40 °C in the soil conservatory of the GenoSol platform, Dijon, France ([https://www2.dijon.inrae.fr/plateforme\\_genosol/](https://www2.dijon.inrae.fr/plateforme_genosol/)) until analysis.

**2.2.2. Characterization of soil microbial communities.** *2.2.2.1. DNA extraction and sequencing.* Soil DNA extraction was performed following the protocol described in [9, 49]. Crude DNA was purified using a Nucleospin Soil PCR purification kit (Macherey Nagel, illkirch, France) and quantified on 1% agarose electrophoresis gels against serial dilutions of calf thymus DNA (Bio-Rad, Hercules, CA, USA). This crude DNA amount corresponded to soil molecular microbial biomass (SMMB) in mg per gram of soil. The soil bacterial communities were characterized using two technologies—454 pyrosequencing (GS FLX Titanium, Roche) in 2011 and MiSeq technology (paired-end reads, 2x300, Illumina) in 2016—because high-throughput sequencing technologies drastically changed in 2015. Nevertheless, only the sequencing technology changed; the target region remained the bacterial 16S rRNA V3-V4 gene region, and primer pairs and PCR conditions remained the same. A comparative test is provided as ([S1 File](#)). Briefly, a 375-bp fragment of the V3-V4 region was amplified using the primer pair F479/R888 (5'-CAG CMG CYG CNG TAA NAC-3' / 5'-CCG YCA ATT CMT TTR AGT-3'; [50]). Five ng of DNA were amplified in a 25-μL PCR reaction volume in the following conditions: 2 min at 94 °C, followed by 35 cycles of 30 s at 94 °C, 30 s at 52 °C and 1 min at 72 °C, and 7 min at 72 °C for final elongation. A barcode (a 10-bp multiplex identifier) was added to the amplicons before sequencing [18]. The raw data sets are publicly available in the EBI database system under project accessions no. PRJEB5219 and PRJEB44563 for data in 2011 and 2016 respectively.

*2.2.2.2. Bioinformatic analyses.* Bioinformatic analyses were performed with BIOCOM-PIPE [51] and the two field campaigns were analyzed together. First, the 16S raw reads (6,030,013 and 21,072,937 raw reads in 2011 and 2016, respectively) were sorted according to each sample using multiplex identifiers. Low-quality reads were deleted based on their length (< 350 bp), their number of ambiguities and their primer sequence(s); this was followed by rigorous dereplication using a PERL script (i.e. clustering of strictly identical sequences). Dereplicated reads were aligned using Infernal alignment [52] and then clustered at 95% similarity. All single-singletons (reads detected only once and not clustered) were checked to eliminate PCR chimeras and large sequencing errors produced by the PCR and the sequencing, based on the quality of their taxonomic assignments. More precisely, each single-singleton was compared with a dedicated reference database from the SILVA curated database (version R114) using similarity approaches (USEARCH), with sequences longer than 500 nucleotides, and kept only if their identity was higher than the defined threshold. Finally, the number of high-quality reads for each sample was normalized (10,000 high-quality reads for each sample) by

random selection to compare the datasets efficiently and avoid biased community comparisons. Then, the ReClustOR algorithm [53] was used to improve sequence assignment to each OTU (Operational Taxonomic Unit, 95% similarity level). Based on the resulting contingency table, bacterial richness was determined, and represented the number of OTUs at the end of the analysis.

**2.2.3. Soil physicochemical characteristics.** Physicochemical analyses (pH NF ISO 10 390, organic carbon (SOC, g.kg<sup>-1</sup>) NF ISO 10 694, total nitrogen (TN, g.kg<sup>-1</sup>) NF ISO 13 878, clay, silt and sand percentages NF ISO 11277) were performed by the Laboratoire d'analyse des sols d'Arras, Arras, France (<https://www6.hautsdefrance.inrae.fr/las>). Organic matter (OM) was calculated from SOC multiplied by 1.72. All these analyses were carried out for the two 2011 and 2016 sampling campaigns. Soil water availability was determined based on the cumulative days of water stress *per year* for each sampling site. Daily climate data (temperature and rainfall) were retrieved from the Bretenière climate station, Agroclim, INRAE (Fig 1) for the 2011–2016 period. These measurements were assumed homogeneous for the whole area and used to estimate daily rainfall (RR) and daily potential evapotranspiration using Penman formula (ETPp). First, the available maximum water-holding capacity (WHC) was calculated based on soil granulometry and depth (<https://bourgogne.websol.fr>), soil textures were classified based on [54], and the WHC *per* soil-depth (cm) was calculated based on [55]. Crop evapotranspiration *per* 10-day period for each plant growth stage was estimated based on their crop coefficient (Aquastat, Food and Agriculture Organization) according to Eq (1):

$$ETM = K_c * ETP_p \quad \text{Eq (1)}$$

where ETM is the maximum crop evapotranspiration, Kc the crop coefficient, and ETPp Penman evapotranspiration in mm.day<sup>-1</sup>. Then, a soil water balance model was used to estimate the cumulative days of water stress [56]. WHC was divided in two compartments: WHC1 (0–20 cm depth) and WHC2 (from 20 cm depth to the bottom of the soil profile). Second, full storage was initialized at maximum capacity for each water storage. Then, each day, storage fillings were calculated considering 1) real evapotranspiration and 2) soil moisture replenishment by rainfall. In this case, soil samples were taken at 0–20 cm depth. Therefore, each day when WHC1 = 0 corresponded to a day of water stress for soil microorganisms. We calculated the cumulative days of water stress (water stress, d.y<sup>-1</sup>) for each year and each sampling point.

**2.2.4. Comparison of farming practices.** Farming practices were collected from 2004 to 2016. Each year, farmers recorded their farming operations by date: crop type, applications of pesticides or fertilizers (type and quantity), plot area, etc. To compare the sampling campaigns, information was aggregated throughout a farming year from sowing to harvesting (Sept. 2010 to Sept. 2011 for the 2011 campaign, and Sept. 2015 to Sept. 2016 for the 2016 campaign). This aggregation was performed to characterize crop rotations and farming intensity.

Crop rotation was characterized by 6 indicators: 1) the crop type present on the plot (leaving forests aside), i.e., winter crops, spring crops, summer crops, *Brassicaceae* crops, and others (fallow or perennial crops, i.e. blackcurrant, miscanthus); then, for each crop type, its frequency within a 4-year window ending the year of sampling was calculated, leading to 4 indicators: 2) Freq\_winter, 3) Freq\_spring, 4) Freq\_summer, 5) Freq\_bassi. Finally, the number of species in the rotation was also estimated on an 8-year basis (nbr\_species; 6)).

Farming intensity was characterized by 11 indicators: 1) soil preparation categories were defined the year of sampling as no tillage, intermediate tillage (less than 25 cm depth), decom-pacting (more than 25 cm depth, no plowing), and plowing. Tillage and plowing frequencies were calculated over a 4-year window ending the year of sampling, leading to 2 indicators: 2) Freq\_tillage and 3) Freq\_plowing. Based on the applied dose *per ha* relatively to the

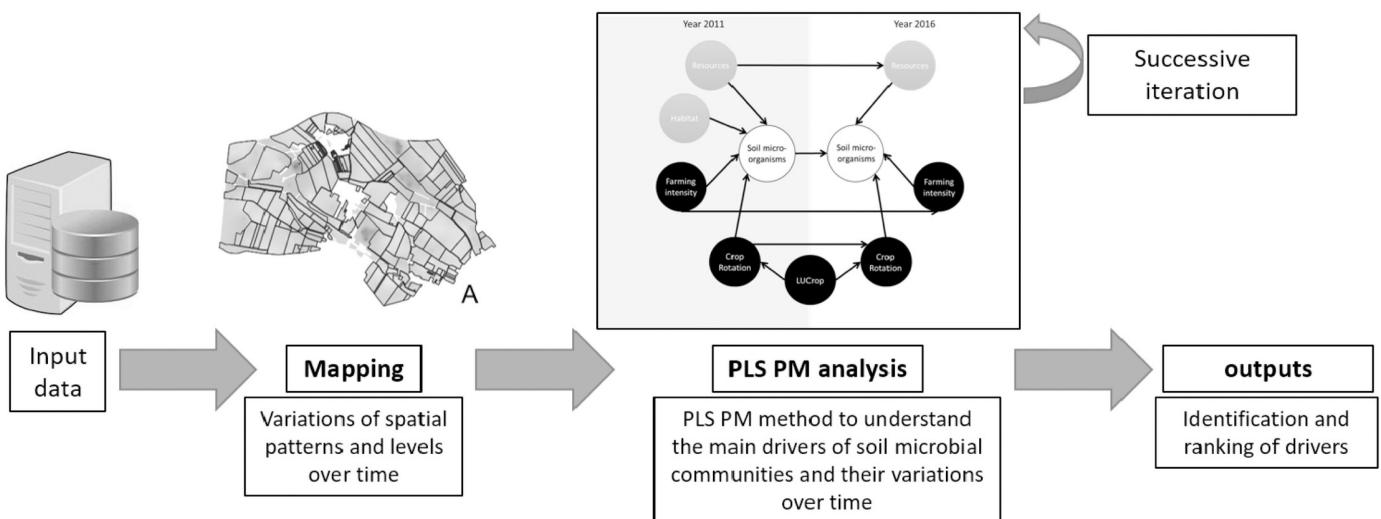
recommended dose *per ha*, treatment frequency indices were calculated for herbicide (TFI\_herbicide, 4), fungicide (TFI\_fungicide, 5) and total pesticide (TFI\_total, 6) treatments, including anti-slug and insecticide treatments. The use of fertilizers was characterized by the respective total amounts of nitrogen (N, 7), phosphate (P, 8), potassium (K, 9), magnesium (Mg, 10) or sulfur (S, 11) *per year* and *per ha* ( $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$ ).

### 2.3. Statistical analyses

Two main statistical analyses were performed. They are summarized in Fig 2. Technical aspects are described in the following sections.

**2.3.1. Interpolated mapping.** Most of the variables mentioned above were measured at point sampling. An interpolated mapping approach was used to characterize the spatial patterns of these variables at the landscape scale, following the methodology described in [57]. Most of our data did not follow a normal distribution, so a non-parametric rank order transformation was used before considering spatial correlations and calculating the empirical variogram. Then, a model was fitted to the empirical variogram by weighted non-linear least squares, and validated using a leave-one-out cross-validation approach using the mean square standardized error (MSPE) and the median square standardized error (MedianSPE). To validate the spatial model, errors had to follow a  $\chi^2$  distribution with a mean ( $\Theta_{\text{mean}}$ ) of 1 and a median ( $\Theta_{\text{med}}$ ) of 0.455. Based on these criteria, the best model for the soil and microorganism variables was the Matérn model. Ordinary kriging was estimated in the standardized rank space, and then kriging estimates were back-transformed and plotted [58]. Finally, mean values were compared using a Wilcoxon paired rank test. The GeoR [59] and gstat [60] packages were used in R software [61] for variogram analyses and kriging estimates.

**2.3.2. Partial least squares path modeling.** Partial least squares path modeling (PLS PM) was used to identify complex multivariate relationships between soil and climate parameters, crop rotations, farming intensity and soil microbial communities. This method is commonly used in social science and is suitable for landscape ecology [62]. It consists in building latent variables (LVs) composed of one or more measured variables (MVs). LVs can interact with



**Fig 2. Analytical workflow.** Two main analyses were led: 1) a mapping step identified the variations of the spatial patterns of our variables and potential variations of the levels; 2) a second step based on a PLS PM method identified the main drivers of soil microbial communities and their evolution over time based on the different variables. This part was led with an iterative method where measurable variables, architecture and the significance of interactions were evaluated.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252216.g002>

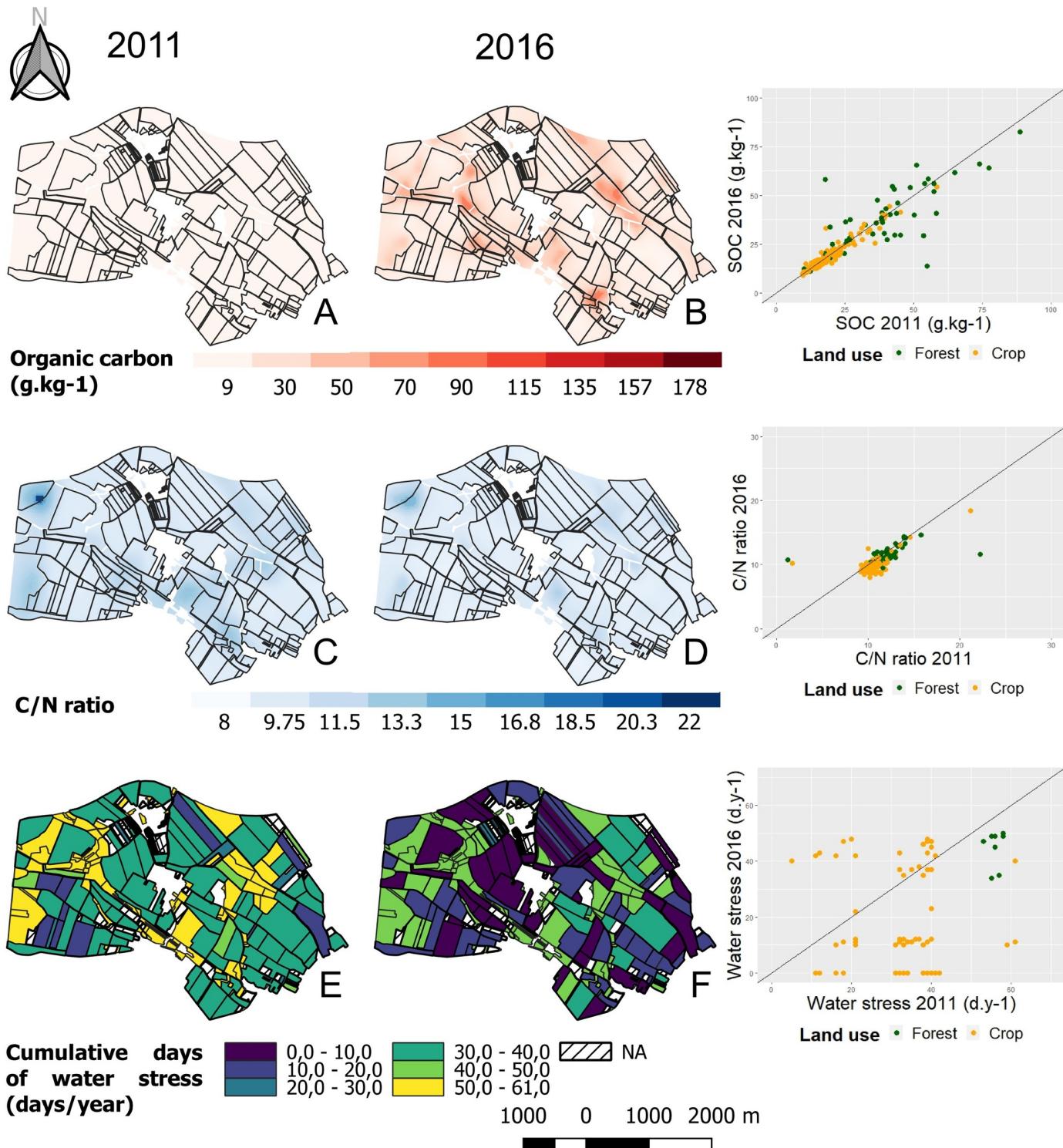
each other [63] and define a more or less complex architecture of the model. This method is similar to the structural equation modelling but use partial least square instead of maximum likelihood as a criterion of assessment. It permits to obtain robust explanatory model [64]. It does not require any assumption about variables or error distribution. In this study, we wanted to understand relationships between SMMB (or bacterial richness) with environmental and anthropogenic variables in an agricultural system. As PLS PM is very useful in establishing causal relationships on natural systems [65] and does not require strong assumption, we found that this method was suitable for this study. However, it should be noted that this method does not allow loop in the system and is still an approximate method like correlative analysis. The model and its results were evaluated as follows: 1) validation of the MV content of each LV; 2) validation of the architecture of the model; 3) bootstrap validation of the path coefficients. Separate PLS PM models were set up to understand changes in soil molecular microbial biomass (SMMB) or soil bacterial richness from 2011 to 2016, but involved similar sets of latent variables. Selection of LVs and MVs was based on the unidimensionality criterion for LVs (Cronbach's alpha and Dillon-Goldstein's rho higher than 0.7) and on MV loadings  $\lambda$  (correlation between a MV and its LV), weight and cross-loadings (correlation between a MV and all the different LVs) which had to be positive and higher with their related LV than with other LVs. Any LV and MV that did not respect either the unidimensionality criterion or the loading criteria was excluded from the analysis for both years. The retained latent variables were the following ones: soil LVs, including 'resources' (SOC, TN, water stress) and 'habitat' (clay and silt contents); farming practice LVs, including 'farming intensity' (Freq\_plowing, TFI Fungicide, TFI total, P, K and S), 'crop rotation' (winter crop category, Nbr\_species and Freq\_winter), and land use (land use) LVs. LVs belonging to soil and farming practices, except "habitat", were replicated in 2011 and 2016 to allow for temporal dependencies. Then, various model architectures were tested from simple to complex ones (direct and indirect links, previous effects), as suggested by [66]. The congruent architecture was selected based on the coefficient of determination ( $R^2$ ) of the explained LV and on the goodness of fit (GOF). The architecture was considered correct when the GOF was greater than 0.4 and very good when the GOF was greater than 0.7. The models were also retained based on minimal prediction errors, and path coefficients were evaluated based on a bootstrap resampling method ( $n = 10,000$ ) to validate the overall methodology based on the confidence interval and a t-test. These analyses were carried out using the plspm package [67] in R software.

### 3. Results

#### 3.1. Changes in soil properties and farming practices

**3.1.1. Soil properties.** Matérn models were used to interpolate soil parameters through a kriging approach. For each model,  $\Theta_{\text{mean}}$  was systematically close to 1 ( $0.98 < \Theta_{\text{mean}} < 1.02$ ) and  $\Theta_{\text{med}}$  close to 0.455 ( $0.34 < \Theta_{\text{med}} < 0.41$ ). A visual comparison of the maps (Fig 3) highlighted that the spatial patterns of the soil parameters remained unchanged between the two sampling campaigns, as confirmed by the ranges of the respective variograms. Table 1 summarizes the comparison of the two campaigns. At the landscape scale, SOC did not change between 2011 and 2016 ( $P > 0.05$ ) whereas the C:N ratio slightly increased ( $P < 0.001$ ). This difference was related to significant variations in TN ( $P < 0.001$ ) despite very similar mean values: TN decreased from -0.1 to -2 g.kg<sup>-1</sup> in 209 sites, and increased from 0.1 g.kg<sup>-1</sup> to 9 g.kg<sup>-1</sup> in 51 sites. The soil pH slightly decreased over time. The average number of cumulative days of water stress was higher in 2016 than in 2011 ( $P < 0.001$ ).

In 2011 and in 2016, forest soils had higher pH, SOC and TN, and were drier than cropland soils ( $P < 0.001$ ). Temporal variations were also observed between 2011 and 2016. They were



**Fig 3.** Interpolated mapping of the soil variables organic carbon (A, B), C:N ratio (C, D) and cumulative days of water stress (E, F) for the 2011 sampling campaign (A, C, E) and the 2016 campaign (B, D, F). The Matérn model was used to fit the experimental variogram. The ranges of the models were A: 144.33 m; B: 126.70 m; C: 126.24 m; D: 114.63 m. The estimated water stress in the topsoil is represented at the plot scale. Scatter plots on the right of the figure correspond to the variation of the parameter in 2016 depending on the same parameter in 2011. Green dots, forest plots; orange dots, farmed plots. Plot lines, equation  $y = x$ .

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252216.g003>

stronger in croplands than in forests. The C:N ratio and the pH increased while TN and water stress decreased over time in croplands, whereas only water stress and the C:N ratio significantly decreased over time in forests.

**3.1.2. Farming practices.** Farming practices were studied according to crop rotation components (crop categories, crop proportions and frequencies) and farming intensity which integrates soil preparation (categories and frequencies) together with pesticide use as measured by the TFI (total, herbicides and fungicides) and by fertilizer use (N, P, K, Mg, S). The results are mapped in Fig 4. A visual comparison of the maps suggests that farming practices changed between 2011 and 2016. This was confirmed by the statistical comparison of the farming practices between the two sampling campaigns (Table 1).

Considering crop rotation components, the proportion of winter crops was higher in 2011 than in 2016 (61.45% vs. 55.84%, respectively). Consequently, the proportion of spring crops was lower in 2011 than in 2016 (6.87% in 2011 vs. 8.28% in 2016). Nevertheless, the spring crop frequency (Freq\_spring) in the rotations significantly decreased between 2011 and 2016 ( $P < 0.001$ ), while the winter crop frequency (Freq\_winter) increased ( $P < 0.05$ ). The number of species in the rotation (Nbr\_species) was slightly but significantly lower in 2016 than in 2011 ( $P < 0.01$ ). Fallow fields also increased in 2016 (+ 1.5%) as compared to 2011.

Regarding farming intensity, tillage and plowing decreased at the landscape scale (Table 1) together with Freq\_tillage and Freq\_plowing in 2016 as compared to 2011 ( $P < 0.001$ ). Pesticide use, i.e. TFI\_total, TFI\_Herbicide, TFI\_Fungicide, significantly increased between 2011 and 2016 ( $P < 0.001$ ). The use of fertilizers was higher in 2016 than in 2011 for N, Mg and S inputs, but lower for P and K inputs ( $P < 0.001$ ).

### 3.2. Soil molecular microbial biomass changes

**3.2.1. Spatial patterns and temporal variations.** The Matérn model was used to interpolate SMMB through a kriging approach. Θmean was equal to 1.001, and Θmed to 0.447. A visual comparison of SMMB maps suggests that spatial patterns slightly changed between 2011 and 2016, as confirmed by the ranges of the respective variograms (Fig 5), but this variation was not significant at the landscape scale ( $P > 0.05$ ). However, trends were detected based on land use type (forest or cropland). SMMB was significantly higher in forests than in croplands both in 2011 and 2016. Temporal variations were more pronounced in forests than in croplands: they decreased in forests (-20.83%,  $P < 0.01$ ) but increased in croplands (+9.17%,  $P < 0.1$ ).

**3.2.2. Soil molecular microbial biomass model.** The final architecture of the PLS-PM model for SMMB had a GOF of 0.66 and  $r^2$  values for soil microbial biomass of 0.67 and 0.65 in 2011 and 2016, respectively (Fig 5). The bootstrap validation suggested that all the different relations between LVs were accurate except the effect of habitat on SMMB in 2016. Based on the absolute value of their total effect (S1 Table), LVs were ranked for their influence on soil molecular microbial biomass. In 2011, the ranking was as follows: soil resources > crop rotation > land use > farming intensity > habitat. In 2016, the ranking changed to soil resources > farming intensity > land use > previous SMMB in 2011 > crop rotation > indirect effects of soil resources, crop rotation and farming intensity in 2011.

Soil resources and habitat had direct positive effects, whereas farming intensity and crop rotation had direct negative effects, except crop rotation in 2016. Soil resources and habitat did not influence SMMB indirectly, whereas farming intensity, crop rotation and land use did. These indirect effects were systematically negative and mediated by soil resources. In the case of land use and crop rotation in 2011, their indirect effects on SMMB in 2016 were mediated by crop rotation in 2016. Similarly, SMMB in 2011 had a strong effect on SMMB in 2016 ( $\beta = 0.23$ ).

*Les communautés microbiennes du sol face à des changements de pratiques agricoles : un cas d'étude à l'échelle d'un paysage agricole en France*

Table 1. Summary of the statistics of microbial variables, soil parameters and farming practices.

Group of variables	Variable	Scale	Mean ± SE in 2011	mean ± SE in 2016	Wilcoxon paired rank test (temporal variation)
<b>Soil microbial characteristics</b>	Biomass (mg.g <sup>-1</sup> )	Landscape	64.83 ± 3.42	63.60 ± 2.44	NS
		Forest	157.10 ± 12.50	124.37 ± 7.59	**
		Croplands	47.26 ± 1.57	52.03 ± 1.63	.
	Richness (number of OTUs)	Landscape	1936 ± 10.28	1914 ± 11.16	.
		Forest	1773 ± 30.94	1898 ± 28.49	***
		Croplands	1967 ± 9.44	1917 ± 12.15	***
<b>Soil and climate parameters</b>	Water stress (d.y <sup>-1</sup> )	Landscape	37.16 ± 0.72	19.71 ± 1.15	***
		Forest	55.35 ± 0.24	48.65 ± 0.12	***
		Croplands	33.7 ± 0.62	14.20 ± 1.02	***
	SOC (g.kg <sup>-1</sup> )	Landscape	21.39 ± 0.78	21.15 ± 0.75	NS
		Forest	41.11 ± 2.63	40.22 ± 2.46	NS
		Croplands	17.64 ± 0.48	17.52 ± 0.46	NS
	TN (g.kg <sup>-1</sup> )	Landscape	2.03 ± 0.08	2.07 ± 0.06	***
		Forest	3.77 ± 0.36	3.51 ± 0.23	NS
		Croplands	1.71 ± 0.05	1.79 ± 0.04	***
	C:N	Landscape	10.68 ± 0.10	10.07 ± 0.07	***
		Forest	12.04 ± 0.39	11.69 ± 0.18	*
		Croplands	10.42 ± 0.08	9.76 ± 0.06	***
	pH	Landscape	7.69 ± 0.04	7.63 ± 0.04	***
		Forest	7.12 ± 0.16	7.14 ± 0.15	NS
		Croplands	7.80 ± 0.04	7.72 ± 0.03	***
<b>Habitat</b>	Clay (%)	Landscape	33.3 ± 0.58		
		Forest	32.60 ± 1.93		
		Croplands	33.44 ± 0.59		
	Silt (%)	Landscape	55.88 ± 0.59		
		Forest	58.45 ± 1.86		
		Croplands	57.77 ± 0.60		
	Sand (%)	Landscape	8.82 ± 0.30		
		Forest	8.95 ± 0.85		
		Croplands	8.79 ± 0.31		
<b>Crop rotation</b>	Crop type	Croplands	Winter crop (138). Brassicaceae (45). Summer crop (20). Spring crop (16). Other (7)	Winter crop (141). Brassicaceae (54). Summer crop (18). Other (10). Spring crop (3)	
	Nbr_species	Croplands	4.46 ± 0.06	4.25 ± 0.08	**
	Freq_bassi	Croplands	0.24 ± 0.01	0.26 ± 0.01	NS
	Freq_winter	Croplands	0.53 ± 0.01	0.56 ± 0.01	*
	Freq_summer	Croplands	0.08 ± 0.01	0.08 ± 0.01	NS
	Freq_spring	Croplands	0.12 ± 0.01	0.07 ± 0.01	***
<b>Farming intensity</b>	Soil preparation categories	Croplands	Plowing (108). Intermediate tillage (81). Decompacting (31). No-tillage (5)	Intermediate tillage (69). Decompacting (62). Plowing (54). No-tillage (41)	
	Freq_plowing	Croplands	0.96 ± 0.02	0.41 ± 0.02	***
	Freq_tillage	Croplands	0.58 ± 0.01	0.91 ± 0.01	***
	TFI_herbicide	Croplands	1.87 ± 0.06	2.33 ± 0.09	***
	TFI_fungicide	Croplands	1.17 ± 0.05	1.86 ± 0.10	***
	TFI_total	Croplands	4.44 ± 0.013	5.22 ± 0.15	***

(Continued)

**Table 1.** (Continued)

Group of variables	Variable	Scale	Mean ± SE in 2011	mean ± SE in 2016	Wilcoxon paired rank test (temporal variation)
	N ( $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ )	Croplands	$137.20 \pm 3.88$	$157.80 \pm 4.07$	***
	P ( $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ )	Croplands	$51.63 \pm 1.63$	$42.68 \pm 2.02$	***
	K ( $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ )	Croplands	$35.92 \pm 1.60$	$24.66 \pm 1.25$	***
	Mg ( $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ )	Croplands	$6.81 \pm 0.44$	$14.25 \pm 0.78$	***
	S ( $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ )	Croplands	$33.48 \pm 1.26$	$52.25 \pm 1.29$	***

The different mean values and their standard errors were calculated at the landscape, forest and cropland scales. A Wilcoxon paired rank test was run to determine whether the variations between 2011 and 2016 were significant.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252216.t001>

### 3.3. Soil bacterial richness variations

**3.3.1. Spatial patterns and temporal variations.** The Matérn model was used to interpolate soil bacterial richness through a kriging approach.  $\Theta_{\text{mean}}$  was equal to 0.998, and  $\Theta_{\text{med}}$  to 0.509. A visual comparison of the 2011 and 2016 maps suggests that spatial patterns slightly changed, as confirmed by the ranges of the respective variograms (Fig 6). At the landscape scale, richness values slightly changed between 2011 and 2016, but differences were not significant ( $P > 0.05$ ). Nevertheless, significant temporal variations were observed based on land use type. Bacterial richness increased in forest plots (+6.59%,  $P < 0.001$ ) and slightly decreased in farmed plots (-2.54%,  $P < 0.001$ ). These variations were not attributable to the change in the sequencing method between 2011 and 2016 because Illumina sequencing is close to 454 pyrosequencing, and Illumina systematically underestimates soil bacterial richness (mean of 5.94%, S1 File). Bacterial richness was significantly lower in forests than in croplands only in 2011 ( $P < 0.001$ ), but no significant variation was found between forests and croplands in 2016 (Wilcoxon rank test,  $P > 0.1$ ).

**3.3.2. Soil bacterial richness model.** The final architecture of the PLS-PM model for soil bacterial richness had a GOF of 0.59 and  $r^2$  values for soil bacterial richness of 0.29 and 0.19 in 2011 and 2016, respectively (Fig 6). Bootstrap validation suggested that direct effects of anthropogenic activities (crop rotation and farming intensity) on soil bacterial richness were not accurate in 2016. Based on the absolute value of total effects (S1 Table), LVs were ranked for their influence on soil bacterial richness. In 2011, soil bacterial richness was driven by crop rotation > land use > habitat > resources > farming intensity. In 2016, the ranking changed to previous soil bacterial richness in 2011 > habitat > resources > indirect effects of crop rotation and resources in 2011 > land use > farming intensity > crop rotation > indirect effect of farming intensity in 2011.

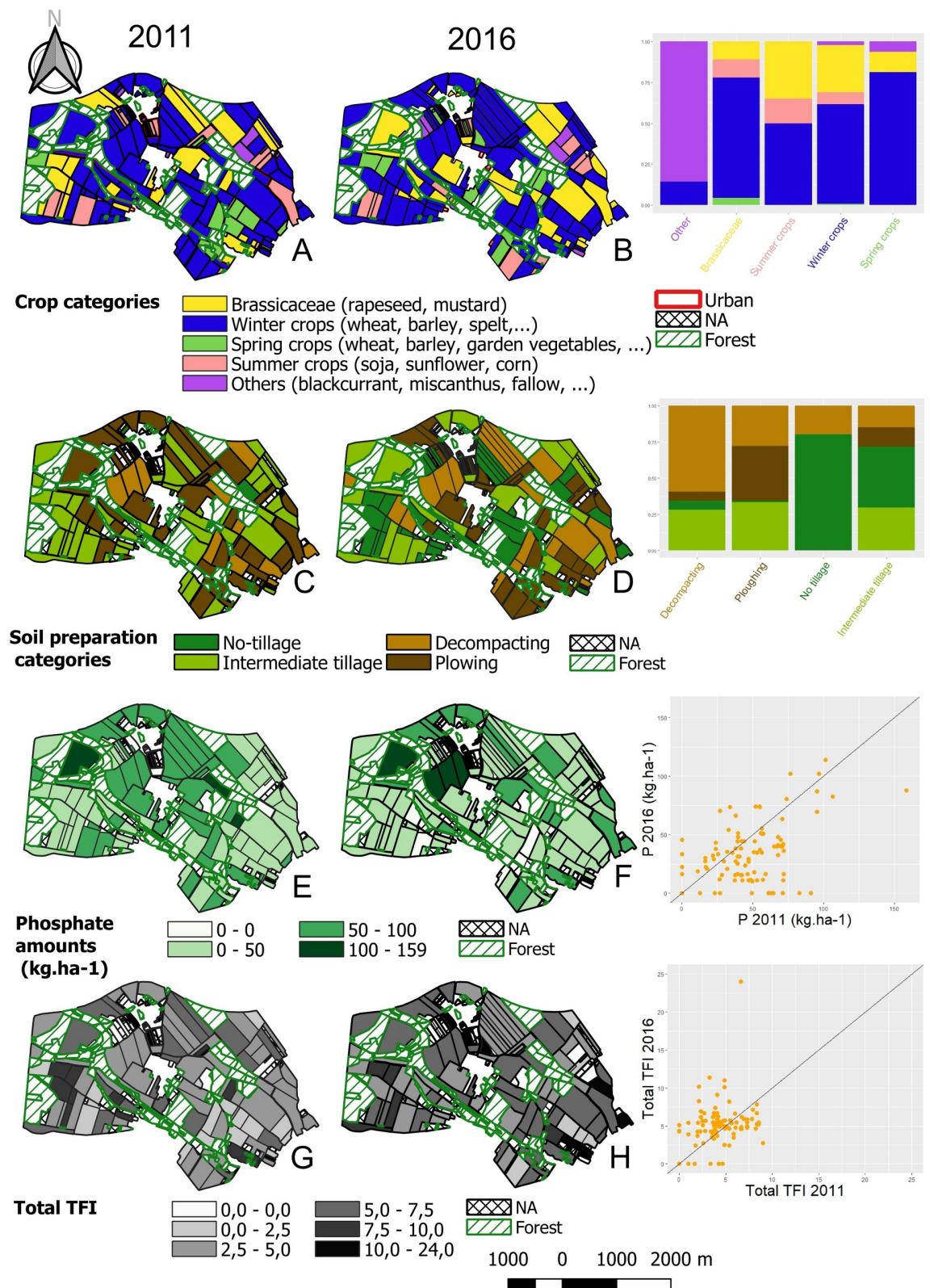
Soil resources and habitat only had direct but opposite effects on soil bacterial richness. Soil resources had a positive effect, but habitat had a negative effect. Crop rotation and farming intensity both had direct positive effects and indirect negative effects on soil bacterial richness. These indirect negative effects were lower than the direct effects, and mediated by soil resources themselves negatively affected by crop rotation and farming intensity. The indirect positive effect of land use and crop rotation in 2011 on soil bacterial richness in 2016 was mediated by the relationship between crop rotation and soil resources in 2016. Soil bacterial richness in 2016 was largely dependent on soil bacterial richness in 2011.

## 4. Discussion

### 4.1. Soil molecular microbial biomass

SMMB was significantly structured across space and heterogeneously distributed both in 2011 and 2016, in agreement with other studies at larger scales [6]. Forests had systematically higher

*Les communautés microbiennes du sol face à des changements de pratiques agricoles : un cas d'étude à l'échelle d'un paysage agricole en France*



**Fig 4.** Mapping of the farming practices according to crop categories (A, B), soil preparation categories (C, D), phosphate amounts (E, F) and total TFI (G, H) for the 2011 sampling campaign (A, C, E, G) and the 2016 campaign (B, D, F, H). The legend is the same for both sampling campaigns and is indicated under each pair of maps. Hashed black, plots with missing data (NA); hashed green, forest plots. A comparison between the 2011 and 2016 campaigns is given on the right of the figure, 1) by barplots for crop categories and soil preparation categories, with the proportion of each category in 2016 depending of the category in 2011, and 2) by scatter plots for phosphate amounts and total TFI with the 2016 values as a function of the 2011 values. Only farmed plots (orange dots) are represented. Plot lines, equation  $y = x$ .

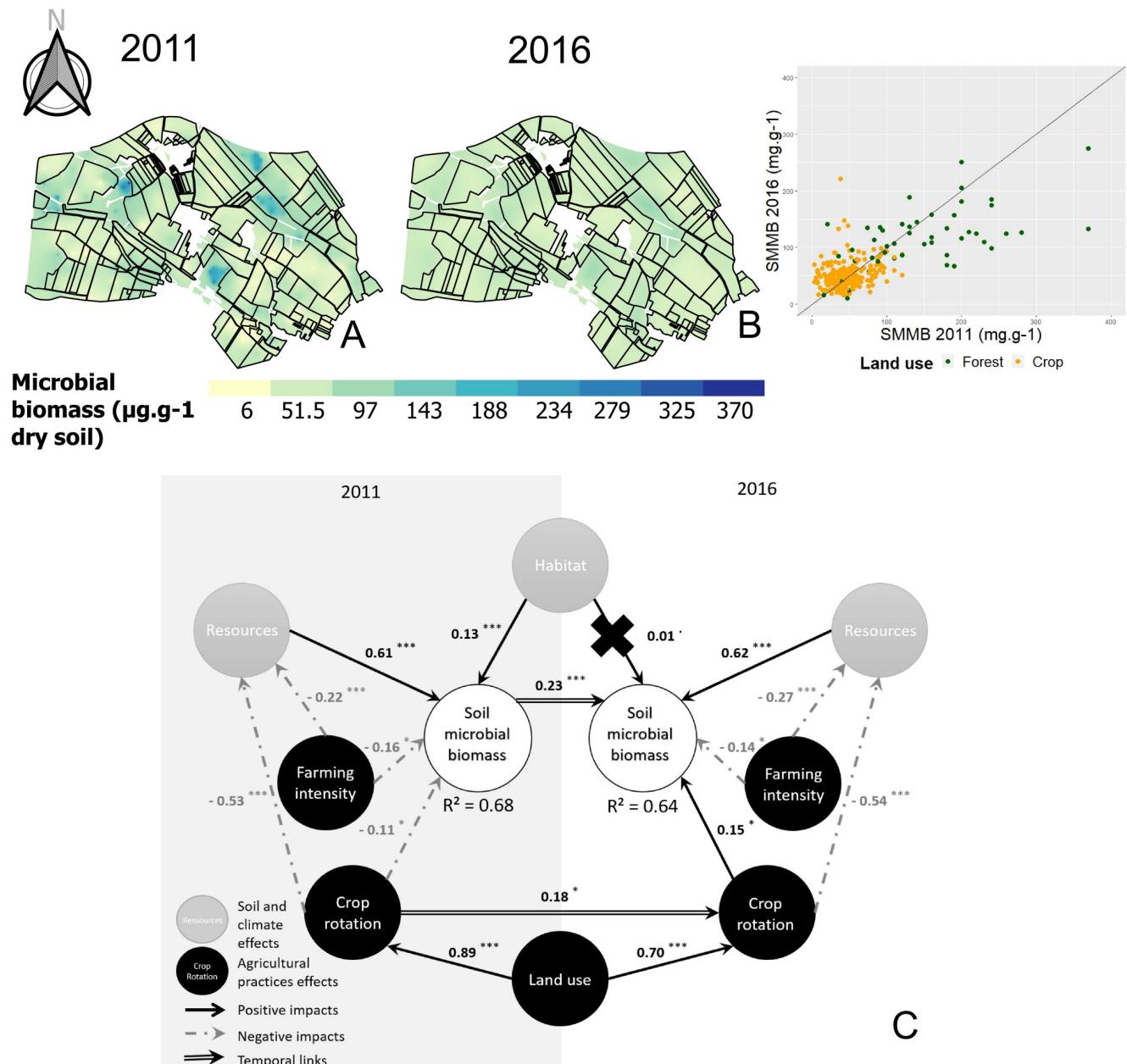
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252216.g004>

SMMB and lower bacterial richness than croplands, in agreement with the literature [68, 69]. The model explaining SMMB explored the direct and indirect effects of soil resources and habitat (i.e. ecological parameters), of farming practices through farming intensity, land use and crop rotation, but also the previous effects of farming practices and soil microbial characteristics. Soil resources (SOC, TN and water stress) and soil habitat (clay and silt contents) had significant direct positive effects on SMMB, in agreement with other studies [12, 13, 70–73]. This positive effect of soil properties may be related to their slight increase/decrease, as SOC or TN variations over long-term scales may lead to drastic changes in soil microbial communities [74, 75]. Considering water stress, fewer days of water stress were observed in 2016 than in 2011, while SMMB tended to decrease between 2011 and 2016. Therefore, the present model suggests that an increase in the number of days of water stress would increase SMMB. This is quite discussed in the literature, since positive or negative effects of drought have been observed [21, 76]. The positive effect observed in the present study could result from short but frequent water stress periods that reduce the impact of this disturbance.

Farming intensity had a strong negative effect on SMMB, as observed in other studies [77, 78], with direct or indirect effects. Direct effects could be related to a combined effect of farming practices. First, the mechanical destruction of soil aggregates by tillage may alter microbial habitats [79]; this is supported by the higher SMMB in 2016 in link with decreased tillage and plowing. Second, fertilizer inputs can either increase SMMB following organic matter inputs or decrease it following mineral nitrogen inputs [80, 81]. Organic matter inputs were diverse (sewage sludge, hen and pig manure), but quantitatively small and much less frequent than mineral inputs. Therefore, the negative effect of farming intensity may be explained by the increase in mineral N inputs in 2016 relatively to 2011. This would also be in agreement with the increase of the SMMB in plots where P and K mineral inputs significantly decreased between 2011 and 2016. Third, the use of pesticides (herbicides and fungicides) can reduce SMMB [31]; this is consistent with the model used in this study, as the plots where SMMB significantly increased between 2011 and 2016 were those where the increase in fungicide and total pesticides was lowest. Farming intensity also had indirect negative effects on SMMB by decreasing the availability of soil resources (organic matter mineralization, dilution in the soil profile) through plowing intensity and frequency [24, 82].

Crop rotation directly modified SMMB concomitantly, negatively in 2011 but positively in 2016. This discrepancy between the 2011 and 2016 campaigns could be related to crop rotation diversity and to a greater winter crop frequency in 2016. The plots where SMMB increased between 2011 and 2016 were indeed those where the number of species in the rotation and the proportion of winter crops increased. This hypothesis is in agreement with the literature showing a positive effect of plant diversity on SMMB [83] and enhanced SMMB when the proportion of bare soils decreases thanks to winter crops [84, 85]. In addition, increasing the frequency of winter crops prevents the use of cover crops mostly composed of rapeseed and mustard in the present study and of mulching, which both negatively influence soil microbial abundance [28, 86]. The use of some plant species and their frequency in the crop rotation influence the quantity and the quality of soil resources and lead to previous-crop effects [87, 88] characterized by a significant link between crop rotations in 2011 and 2016 in the present

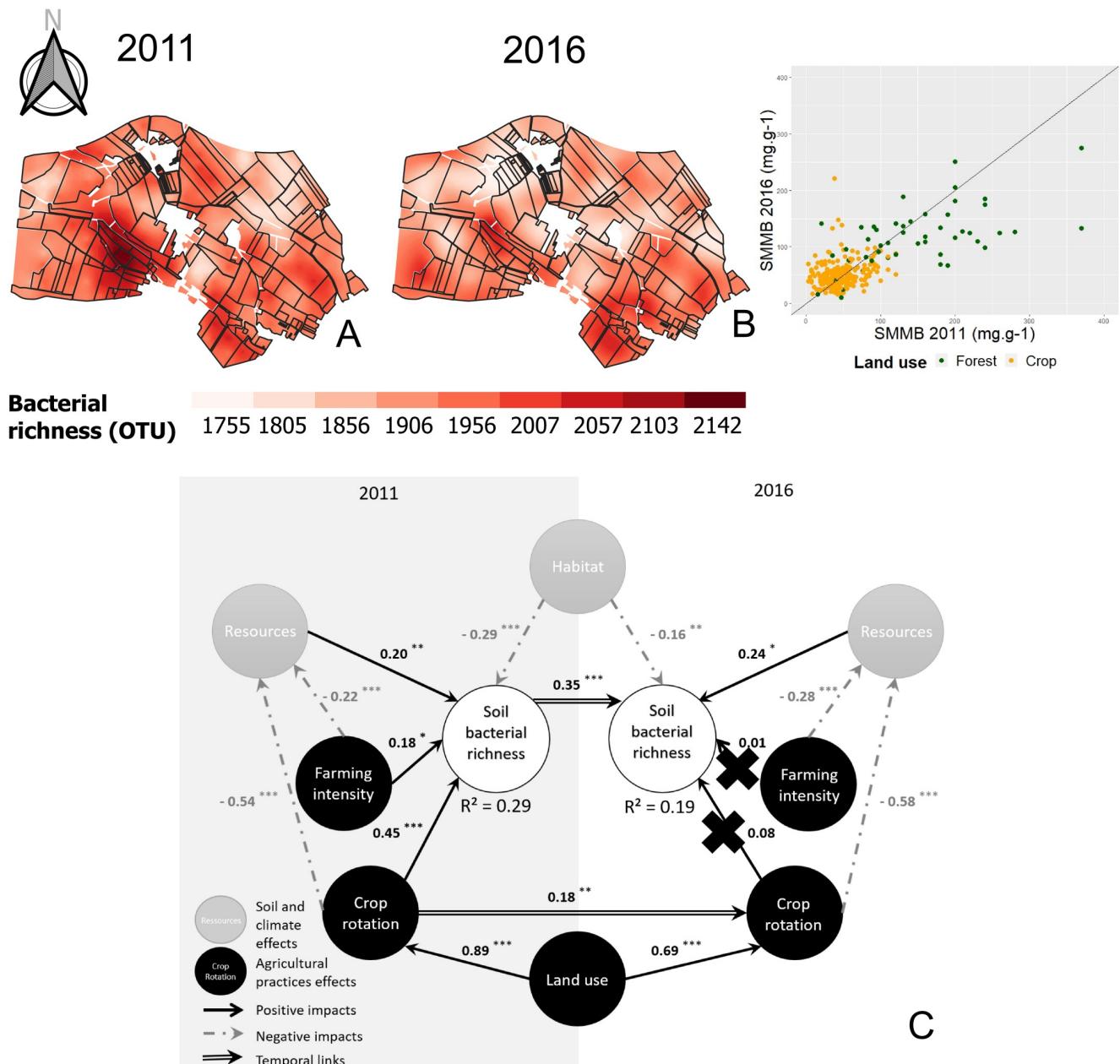
*Les communautés microbiennes du sol face à des changements de pratiques agricoles : un cas d'étude à l'échelle d'un paysage agricole en France*



**Fig 5.** Interpolated mapping of the soil microbial biomass in 2011 (A) and 2016 (B), and complete path model (C). In the interpolated maps, the color scale is the same for the two sampling campaigns and indicates the extrapolated values. The ranges of the models were 199.98 m (A) and 81.69 m (B). The scatter plot on the right of the maps corresponds to the variation of each parameter in 2016 depending on the same parameter in 2011. Green dots, forest plots; orange dots, farmed plots. Line, equation  $y = x$ . In the complete path model for biomass analysis (C), circles represent the latent variables (LVs), with anthropogenic LVs in black and ecological LVs in gray. Path coefficients were computed from regressions and allowed us to estimate the strength and direction of relations between LVs. Black arrow, positive impact; gray arrow, negative impact; double arrow, temporal impact. Significant impacts were evaluated based on a t-test: \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ . Crosses indicate inaccurate path coefficients according to a bootstrap validation.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252216.g005>

model. Finally, the significant temporal link between SMMB in 2011 and SMMB in 2016 shows that the previous state of the microbial community directly influenced its future state under equal farming management, and its effect can sometimes be higher than treatment effects [89].



**Fig 6.** Interpolated mapping of soil bacterial richness in 2011 (A) and 2016 (B), and complete path model (C). In the interpolated maps, the color scale is the same for the two sampling campaigns and indicates the extrapolated values. The ranges of the models were 349.00 m (A) and 101.35 m (B). The scatter plot on the right of the maps corresponds to the variation of the parameter in 2016 depending on the same parameter in 2011. Green dots, forest plots; orange dots, farmed plots. Line, equation  $y = x$ . Concerning the complete path model for biomass analysis (C), circles correspond to the latent variables (LVs), with anthropogenic LVs in black and ecological LVs in gray. Path coefficients were computed from regressions and allowed us to estimate the strength and direction of relations between LVs. Black arrow, positive impact; gray arrow, negative impact; double arrow, temporal impact. Significant impacts were evaluated based on a t-test:  $P < 0.1$ ; \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ ). Crosses indicate inaccurate path coefficients according to a bootstrap validation.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252216.g006>

## 4.2. Soil bacterial richness

Bacterial richness was significantly structured across space and heterogeneously distributed both in 2011 and 2016, in agreement with other studies at the landscape scale [10, 90] or at

larger scales [4–6, 8]. It was systematically lower in forests than in croplands, in line with the literature [69, 91]. Temporal evolutions of spatial patterns between 2011 and 2016 were not perceived at the landscape scale, but were significant when land use type was considered (i.e. croplands vs. forests). This is consistent with the literature: the temporal variability of microbial communities is dynamic over time, but spatial variations overcome temporal variations [92]. Our model identified drivers of soil bacterial richness and highlighted the important role of previous effects. Soil resources had a significant positive effect on bacterial richness, in accordance with other studies [18, 19]. Small variations in SOC and TN levels were observed in this study possibly leading to changes in soil bacterial richness and composition [18, 19, 93]. Rainfall and soil properties are directly linked to the dynamics of soil microbial communities [34]. Bacterial richness increased in forest soils, while water stress significantly decreased. This could be explained by an optimal functional response of bacterial richness according to the water content, as suggested in the literature [94]. Different studies mention the pH as the main driver of bacterial communities [15, 16, 18, 95]. However, its small range of variation and its lack of spatial patterns in Fénay precluded studying its effects on bacterial richness. Soil bacterial richness increases with soil texture heterogeneity [96]. As the Fénay soils were mainly clayey and silty, this would explain the negative effect of the soil habitat on soil bacterial richness.

The direct effects of farming intensity and crop rotation on bacterial richness were positive, but weaker and not very accurate in 2016. Farming practices were heterogeneous across the Fénay landscape, despite similar production situations across the whole area [97]. They changed progressively but significantly between 2011 and 2016, in agreement with observations reported at the European Union level [98]. Farmers reduced the plowing frequency, while soil bacterial richness tended to decrease or to be stable over time. This would agree with the humped back model [57]: tillage can be considered as a source of physical disturbance of the soil structure and of ecological niche components of bacterial communities [25]. A weaker disturbance led to a lower bacterial richness compared with an expected high disturbance under high plowing conditions in 2011. However, farming practices were consistent. The lower plowing frequency was associated with an increase in chemical inputs, especially herbicides since weed management is a major goal of farmers in this area. Pesticides and mineral fertilizers can negatively affect the soil bacterial diversity and structure [99], in particular ammonia-oxidizing microorganisms [100], and potentially lead to the selection or facilitation of particular bacterial taxa [31]. However, shifts in bacterial community composition do not necessarily lead to changes in bacterial richness [24]. As changes in weed management concerned the whole area, this could explain the small direct impacts of farming intensity on bacterial richness in 2016. Furthermore, an indirect negative effect of farming intensity on soil bacterial richness can occur through the modification of soil resources over short- and long-term scales depending on the frequency and intensity of farming practices [101, 102]. Soil tillage decreases TN and SOC, and thus modifies both community assemblage and composition [103].

Interestingly, crop rotation had a direct positive effect in 2011 that could be explained by a higher plant diversity in the rotation [104, 105]. Winter crop frequency increased between 2011 and 2016, and could be linked to a higher proportion of mulching in the area, which did not necessarily lead to changes in bacterial richness but had potential effects on litter properties, especially soil moisture and available phosphorus [106]. This is consistent with the direct negative effect of crop rotation on soil resources in 2011 and 2016, which was smaller in 2016. This also explains the significant indirect effects of crop rotation on bacterial richness through litter richness [107]. The crop rotation history drives soil bacterial richness through previous effects and promotes specific taxa depending on the season and crop type [87, 88]. Finally, the

correlation between bacterial richness in 2011 and bacterial richness in 2016 indicated that the evolution of soil bacterial communities was dependent on their previous state [89]. This suggests that bacterial communities may respond differently according to the historical farming and land use management [108, 109].

### 4.3. Conclusion

This study shows that the evolution of soil microbial communities depends on both soil properties and farming practices. Previous-crop effects and the historical farming management were identified as determining factors for a better understanding of soil microbial variations at the landscape scale. Taking past farming management into account is important to understand the temporal evolution of soil microbial communities: a same farming practice may not have the same impact on two different farming plots due to previous-crop and management effects. However, some practices like a lower plowing frequency, a more diverse crop rotation should benefit microbial communities, whereas chemical inputs benefit to only a few microbial species and decrease richness. To go further, the bacterial community composition needs to be described in order to understand how each taxon is impacted by farming practices. This study is a first step toward creating a predictive model to evaluate soil microbial properties depending on farming management. The PLS PM method is a suitable method for identifying important mechanisms for our predictive model.

## Supporting information

**S1 Table. Direct, indirect and total effects of LVs in the PLS-PM models for soil molecular microbial biomass and bacterial richness.** Only non-zero effects are shown.  
(DOCX)

**S1 File. Terrat, comparison between the pyrosequencing and Illumina sequencing technologies.**  
(DOCX)

## Acknowledgments

We would like to thank the Genosol platform, the Laboratoire d'analyse des sols d'Arras and GenoScope for their technical support. We also thank Fénay farmers for providing their farming practices and for allowing us to take soil samples from their fields.

## Author Contributions

**Conceptualization:** Laurie Dunn, Christophe Lang, Nicolas Marilleau, Nicolas Chemidlin Prévost-Bouré.

**Formal analysis:** Laurie Dunn, Sébastien Terrat.

**Funding acquisition:** Nicolas Chemidlin Prévost-Bouré.

**Investigation:** Luc Biju-Duval, Mélanie Lelièvre, Solène Perrin.

**Methodology:** Laurie Dunn.

**Project administration:** Nicolas Chemidlin Prévost-Bouré.

**Supervision:** Christophe Lang, Nicolas Marilleau, Nicolas Chemidlin Prévost-Bouré.

**Writing – original draft:** Laurie Dunn.

**Writing – review & editing:** Laurie Dunn, Christophe Lang, Nicolas Marilleau, Sébastien Terrat, Nicolas Chemidlin Prévost-Bouré.

## References

1. Status of the world's soil resources: main report. Rome: FAO: ITPS; 2015.
2. Fierer N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nat Rev Microbiol* 2017; 15:579–90. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87> PMID: 28824177
3. Sahu PK, Singh DP, Prabha R, Meena KK, Abhilash PC. Connecting microbial capabilities with the soil and plant health: Options for agricultural sustainability. *Ecological Indicators* 2019; 105:601–12. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.05.084>.
4. Delgado-Baquerizo M, Oliverio AM, Brewer TE, Benavent-González A, Eldridge DJ, Bardgett RD, et al. A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science* 2018; 359:320–5. <https://doi.org/10.1126/science.aap9516> PMID: 29348236
5. Griffiths RI, Thomson BC, Plassart P, Gweon HS, Stone D, Creamer RE, et al. Mapping and validating predictions of soil bacterial biodiversity using European and national scale datasets. *Applied Soil Ecology* 2016; 97:61–8. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.06.018>.
6. Karimi B, Villerd J, Dequiedt S, Terrat S, Chemidlin-Prévost Bouré N, Djemiel C, et al. Biogeography of soil microbial habitats across France. *Global Ecol Biogeogr* 2020; geb.13118. <https://doi.org/10.1111/geb.13118>.
7. Griffiths RI, Thomson BC, James P, Bell T, Bailey M, Whiteley AS. The bacterial biogeography of British soils: Mapping soil bacteria. *Environmental Microbiology* 2011; 13:1642–54. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2011.02480.x> PMID: 21507180
8. Malard LA, Anwar MZ, Jacobsen CS, Pearce DA. Biogeographical patterns in soil bacterial communities across the Arctic region. *FEMS Microbiology Ecology* 2019; 95:fiz128. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz128> PMID: 31429869
9. Constanças F, Saby NPA, Terrat S, Dequiedt S, Horriqué W, Nowak V, et al. Contrasting spatial patterns and ecological attributes of soil bacterial and archaeal taxa across a landscape. *MicrobiologyOpen* 2015; 4:518–31. <https://doi.org/10.1002/mbo3.256> PMID: 25922908
10. Bru D, Ramette A, Saby NPA, Dequiedt S, Ranjard L, Jolivet C, et al. Determinants of the distribution of nitrogen-cycling microbial communities at the landscape scale. *ISME J* 2011; 5:532–42. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.130> PMID: 20703315
11. Le Guillou C, Chemidlin Prévost-Bouré N, Karimi B, Akkal-Corfini N, Dequiedt S, Nowak V, et al. Tillage intensity and pasture in rotation effectively shape soil microbial communities at a landscape scale. *MicrobiologyOpen* 2019; 8:e00676. <https://doi.org/10.1002/mbo3.676> PMID: 29897676
12. Chu H, Gao G-F, Ma Y, Fan K, Delgado-Baquerizo M. Soil Microbial Biogeography in a Changing World: Recent Advances and Future Perspectives. *MSystems* 2020; 5:e00803–19. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00803-19> PMID: 32317392
13. Singh JS, Gupta VK. Soil microbial biomass: A key soil driver in management of ecosystem functioning. *Science of The Total Environment* 2018; 634:497–500. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.373> PMID: 29635193
14. Fierer N, Jackson RB. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2006; 103:626–31. <https://doi.org/10.1073/pnas.0507535103> PMID: 16407148
15. Bahram M, Hildebrand F, Forslund SK, Anderson JL, Soudzilovskaia NA, Bodegom PM, et al. Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature* 2018; 560:233–7. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0386-6> PMID: 30069051
16. Delgado-Baquerizo M, Eldridge DJ. Cross-Biome Drivers of Soil Bacterial Alpha Diversity on a Worldwide Scale. *Ecosystems* 2019; 22:1220–31. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0333-2>.
17. Horriqué W, Dequiedt S, Chemidlin Prévost-Bouré N, Jolivet C, Saby NPA, Arrouays D, et al. Predictive model of soil molecular microbial biomass. *Ecological Indicators* 2016; 64:203–11. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.004>.
18. Terrat S, Horriqué W, Dequiedt S, Saby NPA, Lelièvre M, Nowak V, et al. Mapping and predictive variations of soil bacterial richness across France. *PLoS ONE* 2017; 12:e0186766. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186766> PMID: 29059218
19. Delgado-Baquerizo M, Reich PB, Khachane AN, Campbell CD, Thomas N, Freitag TE, et al. It is elemental: soil nutrient stoichiometry drives bacterial diversity: C:N:P stoichiometry drives bacterial diversity. *Environ Microbiol* 2017; 19:1176–88. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13642> PMID: 27943556

20. Ranjard L, Dequiedt S, Chemidlin Prévost-Bouré N, Thioulouse J, Saby NPA, Lelievre M, et al. Turnover of soil bacterial diversity driven by wide-scale environmental heterogeneity. *Nat Commun* 2013; 4:1434. <https://doi.org/10.1038/ncomms2431> PMID: 23385579
21. Bérard A, Ben Sassi M, Kaisermann A, Renault P. Soil microbial community responses to heat wave components: drought and high temperature. *Clim Res* 2015; 66:243–64. <https://doi.org/10.3354/cr01343>.
22. Geisseler D, Scow KM. Long-term effects of mineral fertilizers on soil microorganisms—A review. *Soil Biology and Biochemistry* 2014; 75:54–63. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.03.023>.
23. Joimel S, Cortet J, Jolivet CC, Saby NPA, Chenot ED, Branchu P, et al. Physico-chemical characteristics of topsoil for contrasted forest, agricultural, urban and industrial land uses in France. *Science of The Total Environment* 2016; 545–546:40–7. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.12.035> PMID: 26745291
24. Kraut-Cohen J, Zolti A, Shaltiel-Harpaz L, Argaman E, Rabinovich R, Green SJ, et al. Effects of tillage practices on soil microbiome and agricultural parameters. *Science of The Total Environment* 2020; 705:135791. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135791> PMID: 31810706
25. Pires LF, Borges JAR, Rosa JA, Cooper M, Heck RJ, Passoni S, et al. Soil structure changes induced by tillage systems. *Soil and Tillage Research* 2017; 165:66–79. <https://doi.org/10.1016/j.still.2016.07.010>.
26. Wallenius K, Rita H, Mikkonen A, Lappi K, Lindström K, Hartikainen H, et al. Effects of land use on the level, variation and spatial structure of soil enzyme activities and bacterial communities. *Soil Biology and Biochemistry* 2011; 43:1464–73. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.03.018>.
27. Zhang B, Liang A, Wei Z, Ding X. No-tillage leads to a higher resistance but a lower resilience of soil multifunctionality than ridge tillage in response to dry-wet disturbances. *Soil and Tillage Research* 2019; 195:104376. <https://doi.org/10.1016/j.still.2019.104376>.
28. Majchrzak B, Kurowski TP, Wachowska U, Jaźwińska E. Changes in soil microbial communities as a result of growing brassicaceae crops 2010:11.
29. Siebers M, Rohr T, Ventura M, Schütz V, Thies S, Kovacic F, et al. Disruption of microbial community composition and identification of plant growth promoting microorganisms after exposure of soil to rape-seed-derived glucosinolates. *PLoS ONE* 2018; 13:e0200160. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200160> PMID: 29969500
30. Wołejko E, Jabłońska-Trypuć A, Wydro U, Butarewicz A, Łozowicka B. Soil biological activity as an indicator of soil pollution with pesticides—A review. *Applied Soil Ecology* 2020; 147:103356. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.09.006>.
31. Ramakrishnan B, Venkateswarlu K, Sethunathan N, Megharaj M. Local applications but global implications: Can pesticides drive microorganisms to develop antimicrobial resistance? *Science of The Total Environment* 2019; 654:177–89. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.041> PMID: 30445319
32. de Souza TAF, Freitas H. Long-Term Effects of Fertilization on Soil Organism Diversity. In: Gaba S, Smith B, Lichtfouse E, editors. *Sustainable Agriculture Reviews* 28, vol. 28. Cham: Springer International Publishing; 2018, p. 211–47. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-90309-5\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-90309-5_7).
33. Yuan M, Duan J, Li J, Jian S, Gamage L, Dzantor KE, et al. Effects of nitrogen fertilization and bioenergy crop species on central tendency and spatial heterogeneity of soil glycosidase activities. *Sci Rep* 2020; 10:19681. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76837-1> PMID: 33184435
34. Li J, Guo C, Jian S, Deng Q, Yu C-L, Dzantor KE, et al. Nitrogen Fertilization Elevated Spatial Heterogeneity of Soil Microbial Biomass Carbon and Nitrogen in Switchgrass and Gamagrass Croplands. *Sci Rep* 2018; 8:1734. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18486-5> PMID: 29379027
35. Li J, Jian S, Lane CS, Guo C, Lu Y, Deng Q, et al. Nitrogen Fertilization Restructured Spatial Patterns of Soil Organic Carbon and Total Nitrogen in Switchgrass and Gamagrass Croplands in Tennessee USA. *Sci Rep* 2020; 10:1211. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58217-x> PMID: 31988309
36. Geisseler D, Lazicki PA, Scow KM. Mineral nitrogen input decreases microbial biomass in soils under grasslands but not annual crops. *Applied Soil Ecology* 2016; 106:1–10. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.04.015>.
37. Buscando E, Geml J, Schmidt SK, Freitas H, da Cunha HB, Nagy L. Spatio-temporal dynamics of soil bacterial communities as a function of Amazon forest phenology. *Sci Rep* 2018; 8:4382. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22380-z> PMID: 29531240
38. DeAngelis KM, Pold G, Topcuoglu BD, van Diepen LTA, Varney RM, Blanchard JL, et al. Long-term forest soil warming alters microbial communities in temperate forest soils. *Front Microbiol* 2015; 6. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00104> PMID: 25762989

39. Reis F, Soares-Castro P, Costa D, Tavares RM, Baptista P, Santos PM, et al. Climatic impacts on the bacterial community profiles of cork oak soils. *Applied Soil Ecology* 2019; 143:89–97. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.05.031>
40. Maestre FT, Delgado-Baquerizo M, Jeffries TC, Eldridge DJ, Ochoa V, Gozalo B, et al. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proc Natl Acad Sci USA* 2015; 112:15684–9. <https://doi.org/10.1073/pnas.1516684112> PMID: 26647180
41. Alhameid A, Singh J, Sekaran U, Kumar S, Singh S. Soil Biological Health: Influence of Crop Rotational Diversity and Tillage on Soil Microbial Properties. *Soil Sci Soc Am J* 2019; 83:1431–42. <https://doi.org/10.2136/sssaj2018.03.0125>.
42. Nivelle E, Verzeaux J, Habbib H, Kuzyakov Y, Decocq G, Roger D, et al. Functional response of soil microbial communities to tillage, cover crops and nitrogen fertilization. *Applied Soil Ecology* 2016; 108:147–55. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.08.004>
43. Blazewicz SJ, Schwartz E, Firestone MK. Growth and death of bacteria and fungi underlie rainfall-induced carbon dioxide pulses from seasonally dried soil. *Ecology* 2014; 95:1162–72. <https://doi.org/10.1890/13-1031.1> PMID: 25000748
44. Zhang N, Xia J, Yu X, Ma K, Wan S. Soil microbial community changes and their linkages with ecosystem carbon exchange under asymmetrically diurnal warming. *Soil Biology and Biochemistry* 2011; S0038071711002306. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.06.001>.
45. Hannula SE, Kielak AM, Steinauer K, Huberty M, Jongen R, De Long JR, et al. Time after Time: Temporal Variation in the Effects of Grass and Forb Species on Soil Bacterial and Fungal Communities. *MBio* 2019; 10:e02635–19, /mbio/10/6/mBio.02635-19.atom. <https://doi.org/10.1128/mBio.02635-19> PMID: 31848279
46. Piotrowska-Dlugosz A, Breza-Boruta B, Dlugosz J. Spatio-temporal heterogeneity of soil microbial properties in a conventionally managed arable field. *J Soils Sediments* 2019; 19:345–55. <https://doi.org/10.1007/s11368-018-2022-3>.
47. Hamer U, Meyer MUT, Meyer U-N, Radermacher A, Götze P, Koch H-J, et al. Soil microbial biomass and enzyme kinetics for the assessment of temporal diversification in agroecosystems. *Basic and Applied Ecology* 2021; 53:143–53. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.03.014>.
48. Lauber CL, Ramirez KS, Aanderud Z, Lennon J, Fierer N. Temporal variability in soil microbial communities across land-use types. *ISME J* 2013; 7:1641–50. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.50> PMID: 23552625
49. Plassart P, Terrat S, Thomson B, Griffiths R, Dequiedt S, Lelievre M, et al. Evaluation of the ISO Standard 11063 DNA Extraction Procedure for Assessing Soil Microbial Abundance and Community Structure. *PLoS ONE* 2012; 7:e44279. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044279> PMID: 22984486
50. Tardy V, Mathieu O, Lévéque J, Terrat S, Chabbi A, Lemanceau P, et al. Stability of soil microbial structure and activity depends on microbial diversity: Linking microbial diversity and stability. *Environmental Microbiology Reports* 2014; 6:173–83. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12126> PMID: 24596291
51. Djemiel C, Dequiedt S, Karimi B, Cottin A, Girier T, El Djoudi Y, et al. BIOCOM-PIPE: a new user-friendly metabarcoding pipeline for the characterization of microbial diversity from 16S, 18S and 23S rRNA gene amplicons. *Zenodo*; 2020. <https://doi.org/10.1186/s12859-020-03829-3> PMID: 33129268
52. Cole JR, Wang Q, Cardenas E, Fish J, Chai B, Farris RJ, et al. The Ribosomal Database Project: improved alignments and new tools for rRNA analysis. *Nucleic Acids Research* 2009; 37:D141–5. <https://doi.org/10.1093/nar/gkn879> PMID: 19004872
53. Terrat S, Djemiel C, Journay C, Karimi B, Dequiedt S, Horrigue W, et al. ReClustOR: a re-clustering tool using an open-reference method that improves operational taxonomic unit definition. *Methods Ecol Evol* 2020; 11:168–80. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13316>.
54. Jamagne M., Betremieux R., Begon J.C., Mori A. Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols. *Bulletin Technique d'Information* 1977.
55. JR Marty. Les boulbènes. Caractères et propriétés physiques. Conséquences agronomiques. PhD thesis, Université de Toulouse; 1969.
56. Jacquart C, Choisnel E. Un modèle de bilan hydrique simplifié à deux réservoirs utilisable en agrométéorologie. *Météorologie* 1995; 8:29. <https://doi.org/10.4267/2042/51939>.
57. Constancias F, Terrat S, Saby NPA, Horrigue W, Villerd J, Guillemin J-P, et al. Mapping and determinism of soil microbial community distribution across an agricultural landscape. *MicrobiologyOpen* 2015; 4:505–17. <https://doi.org/10.1002/mbo3.255> PMID: 25833770
58. Negreiros J, Painho M, Aguilar F, Aguilar M. Geographical Information Systems Principles of Ordinary Kriging Interpolator. *J of Applied Sciences* 2010; 10:852–67. <https://doi.org/10.3923/jas.2010.852.867>.

59. Ribiero P.J., Diggle J. geoR: a package for geostatistical analysis. R News n.d.
60. Pebesma EJ. Multivariable geostatistics in S: the gstat package 2004:9.
61. RStudio Team. R Studio: Integrated Development for R. PBC, Boston, MA: RStudio; 2020.
62. Petit S, Lavigne C. Paysage, biodiversité fonctionnelle et santé des plantes. Editions Quae; 2019.
63. Sanchez G. PLS Path Modeling with R. Tronchez Editions, Berkeley 2013.
64. Fernandes A, Ferreira A, Fernandes LS, Cortes R, Pacheco F. PLS-PM for ecological integrity mapping: case study of the Ave river basin, Portugal, Valencia, Spain: 2019, p. 145–57. <https://doi.org/10.2495/WS190131>
65. Grace JB. Structural Equation Modeling and Natural Systems. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2006, pp. 378. In Serrano E, López-Soria S, Trinchera L, Segalés J. The use of null models and partial least squares approach path modelling (PLS-PM) for investigating risk factors influencing post-weaning mortality in indoor pig farms. *Epidemiol Infect* 2014; 142:530–9. <https://doi.org/10.1017/S0950268813001295> PMID: 23725592
66. Benitez J, Henseler J, Castillo A, Schuberth F. How to perform and report an impactful analysis using partial least squares: Guidelines for confirmatory and explanatory IS research. *Information & Management* 2020; 57:103168. <https://doi.org/10.1016/j.im.2019.05.003>.
67. Sanchez G., Trinchera L., Russolillo G. plspm: Tools for Partial Least Squares Path Modeling (PLS-PM). 2019.
68. Dequiedt S, Saby NPA, Lelievre M, Jolivet C, Thioulouse J, Toutain B, et al. Biogeographical patterns of soil molecular microbial biomass as influenced by soil characteristics and management: Biogeography of soil microbial biomass. *Global Ecology and Biogeography* 2011; 20:641–52. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00628.x>.
69. van Leeuwen JP, Djukic I, Bloem J, Lehtinen T, Hemerik L, de Ruiter PC, et al. Effects of land use on soil microbial biomass, activity and community structure at different soil depths in the Danube floodplain. *European Journal of Soil Biology* 2017; 79:14–20. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2017.02.001>.
70. Hamarashid NH, Othman MA, Hussain M-AH. Effects of soil texture on chemical compositions, microbial populations and carbon mineralization in soil n.d.:7. <https://doi.org/10.1016/j.medengphy.2012.09.006> PMID: 23041490
71. Drenovsky RE, Steenwerth KL, Jackson LE, Scow KM. Land use and climatic factors structure regional patterns in soil microbial communities: Biogeography of soil microbial communities. *Global Ecology and Biogeography* 2010; 19:27–39. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00486.x> PMID: 24443643
72. Wu J. Change in soil microbial biomass and regulating factors in an alpine meadow site on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Soil Science and Plant Nutrition* 2020; 66:177–94. <https://doi.org/10.1080/00380768.2019.1705181>.
73. Liddle K, McGonigle T, Koiter A. Microbe Biomass in Relation to Organic Carbon and Clay in Soil. *Soil Syst* 2020; 4:41. <https://doi.org/10.3390/soilsystems4030041>.
74. Clivot H, Mouny J-C, Duparque A, Dinh J-L, Denoroy P, Houot S, et al. Modeling soil organic carbon evolution in long-term arable experiments with AMG model. *Environmental Modelling & Software* 2019; 118:99–113. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2019.04.004>.
75. Billen G, Lassaletta L, Garnier J. A biogeochemical view of the global agro-food system: Nitrogen flows associated with protein production, consumption and trade. *Global Food Security* 2014; 3:209–19. <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2014.08.003>.
76. Naylor D, Coleman-Derr D. Drought Stress and Root-Associated Bacterial Communities. *Front Plant Sci* 2018; 8:2223. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02223> PMID: 29375600
77. Wolińska A, Górniaak D, Zielenkiewicz U, Goryluk-Salmonowicz A, Kuźniar A, Stępniewska Z, et al. Microbial biodiversity in arable soils is affected by agricultural practices. *International Agrophysics* 2017; 31:259–71. <https://doi.org/10.1515/intag-2016-0040>.
78. Bu R, Ren T, Lei M, Liu B, Li X, Cong R, et al. Tillage and straw-returning practices effect on soil dissolved organic matter, aggregate fraction and bacteria community under rice-rice-rape seed rotation system. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 2020; 287:106681. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106681>.
79. Sun B, Chen X, Zhang X, Liang A, Whalen JK, McLaughlin NB. Greater fungal and bacterial biomass in soil large macropores under no-tillage than mouldboard ploughing. *European Journal of Soil Biology* 2020; 97:103155. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2020.103155>.
80. Głodowska M, Wozniak M. Changes in Soil Microbial Activity and Community Composition as a Result of Selected Agricultural Practices. *AS* 2019; 10:330–51. <https://doi.org/10.4236/as.2019.103028>.

81. Chowdhury A, Pradhan S, Saha M, Sanyal N. Impact of pesticides on soil microbiological parameters and possible bioremediation strategies. *Indian J Microbiol* 2008; 48:114–27. <https://doi.org/10.1007/s12088-008-0011-8> PMID: 23100705
82. Maharjan GR, Prescher A-K, Nendel C, Ewert F, Mboh CM, Gaiser T, et al. Approaches to model the impact of tillage implements on soil physical and nutrient properties in different agro-ecosystem models. *Soil and Tillage Research* 2018; 180:210–21. <https://doi.org/10.1016/j.still.2018.03.009>.
83. Chen C, Chen HYH, Chen X, Huang Z. Meta-analysis shows positive effects of plant diversity on microbial biomass and respiration. *Nat Commun* 2019; 10:1332. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09258-y> PMID: 30902971
84. Ashworth AJ, DeBruyn JM, Allen FL, Radosevich M, Owens PR. Microbial community structure is affected by cropping sequences and poultry litter under long-term no-tillage. *Soil Biology and Biochemistry* 2017; 114:210–9. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.07.019>.
85. Chavarria DN, Pérez-Brandan C, Serri DL, Meriles JM, Restovich SB, Andriulo AE, et al. Response of soil microbial communities to agroecological versus conventional systems of extensive agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 2018; 264:1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.05.008>.
86. Huang F, Liu Z, Mou H, Li J, Zhang P, Jia Z. Impact of farmland mulching practices on the soil bacterial community structure in the semiarid area of the loess plateau in China. *European Journal of Soil Biology* 2019; 92:8–15. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2019.04.001>.
87. Hilton S, Bennett AJ, Chandler D, Mills P, Bending GD. Preceding crop and seasonal effects influence fungal, bacterial and nematode diversity in wheat and oilseed rape rhizosphere and soil. *Applied Soil Ecology* 2018; 126:34–46. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.02.007>.
88. Benitez M-S, Osborne SL, Lehman RM. Previous crop and rotation history effects on maize seedling health and associated rhizosphere microbiome. *Sci Rep* 2017; 7:15709. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15955-9> PMID: 29146930
89. Yang W. Temporal variations of soil microbial community under compost addition in black soil of Northeast China. *Applied Soil Ecology* 2017;10.
90. Liu D, Yang Y, An S, Wang H, Wang Y. The Biogeographical Distribution of Soil Bacterial Communities in the Loess Plateau as Revealed by High-Throughput Sequencing. *Front Microbiol* 2018; 9:2456. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02456> PMID: 30405547
91. Karimi B, Dequiedt S, Terrat S, Jolivet C, Arrouays D, Wincker P, et al. Biogeography of Soil Bacterial Networks along a Gradient of Cropping Intensity. *Sci Rep* 2019; 9:3812. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40422-y> PMID: 30846759
92. Carini P, Delgado-Baquerizo M, Hinckley E-LS, Holland-Moritz H, Brewer TE, Rue G, et al. Effects of Spatial Variability and Relic DNA Removal on the Detection of Temporal Dynamics in Soil Microbial Communities. *MBio* 2020; 11:e02776–19, /mbio/11/1/mBio.02776-19.atom. <https://doi.org/10.1128/mBio.02776-19> PMID: 31964728
93. Louis BP, Maron P-A, Viaud V, Leterme P, Menasseri-Aubry S. Soil C and N models that integrate microbial diversity. *Environ Chem Lett* 2016; 14:331–44. <https://doi.org/10.1007/s10311-016-0571-5> PMID: 27642273
94. Bickel S, Or D. Soil bacterial diversity mediated by microscale aqueous-phase processes across biomes. *Nat Commun* 2020; 11:116. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13966-w> PMID: 31913270
95. Tripathi BM, Stegen JC, Kim M, Dong K, Adams JM, Lee YK. Soil pH mediates the balance between stochastic and deterministic assembly of bacteria. *ISME J* 2018; 12:1072–83. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0082-4> PMID: 29515169
96. Seaton FM, George PBL, Lebron I, Jones DL, Creer S, Robinson DA. Soil textural heterogeneity impacts bacterial but not fungal diversity. *Soil Biology and Biochemistry* 2020; 144:107766. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107766>.
97. Yvoz S, Petit S, Bijou-Duval L, Cordeau S. A framework to type crop management strategies within a production situation to improve the comprehension of weed communities. *European Journal of Agronomy* 2020; 115:126009. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126009>.
98. Fanelli RM. The Spatial and Temporal Variability of the Effects of Agricultural Practices on the Environment. *Environments* 2020; 7:33. <https://doi.org/10.3390/environments7040033>.
99. Romdhane S, Devers-Lamrani M, Beguet J, Bertrand C, Calvayrac C, Salvia M-V, et al. Assessment of the ecotoxicological impact of natural and synthetic  $\beta$ -triketone herbicides on the diversity and activity of the soil bacterial community using omic approaches. *Science of The Total Environment* 2019; 651:241–9. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.159> PMID: 30236841
100. Karas PA, Baguelin C, Pertile G, Papadopoulou ES, Nikolaki S, Storck V, et al. Assessment of the impact of three pesticides on microbial dynamics and functions in a lab-to-field experimental approach.

- Science of The Total Environment 2018; 637–638:636–46. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.05.073>.
- 101. Elsgaard L, Petersen SO, Debosz K. Effects and risk assessment of linear alkylbenzene sulfonates in agricultural soil. 1. Short-term effects on soil microbiology. Environ Toxicol Chem 2001; 20:1656–63. [https://doi.org/10.1897/1551-5028\(2001\)020<1656:earao>2.0.co;2](https://doi.org/10.1897/1551-5028(2001)020<1656:earao>2.0.co;2) PMID: 11491546
  - 102. Widmer F, Rasche F, Hartmann M, Fliessbach A. Community structures and substrate utilization of bacteria in soils from organic and conventional farming systems of the DOK long-term field experiment. Applied Soil Ecology 2006; 33:294–307. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.09.007>.
  - 103. Wang F, Ding Y, Sayer EJ, Li Q, Zou B, Mo Q, et al. Tropical forest restoration: Fast resilience of plant biomass contrasts with slow recovery of stable soil C stocks. Funct Ecol 2017; 31:2344–55. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12925>.
  - 104. Upton RN, Bach EM, Hofmockel KS. Spatio-temporal microbial community dynamics within soil aggregates. Soil Biology and Biochemistry 2019; 132:58–68. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.01.016>.
  - 105. Venter ZS, Jacobs K, Hawkins H-J. The impact of crop rotation on soil microbial diversity: A meta-analysis. Pedobiologia 2016; 59:215–23. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2016.04.001>.
  - 106. Sinkevičienė A., Jodaugienė D., Pupalienė R., Urbonienė M. The influence of organic mulches on soil properties and crop yield 2009; 7:485–491.
  - 107. Leloup J, Baude M, Nunan N, Meriguet J, Dajoz I, Le Roux X, et al. Unravelling the effects of plant species diversity and aboveground litter input on soil bacterial communities. Geoderma 2018; 317:1–7. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.12.018>.
  - 108. Jangid K, Williams MA, Franzluebbers AJ, Schmidt TM, Coleman DC, Whitman WB. Land-use history has a stronger impact on soil microbial community composition than aboveground vegetation and soil properties. Soil Biology and Biochemistry 2011; 43:2184–93. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.06.022>.
  - 109. Furtak K, Gajda AM. Activity and Variety of Soil Microorganisms Depending on the Diversity of the Soil Tillage System. In: Oliveira AB de, editor. Sustainability of Agroecosystems, InTech; 2018. <https://doi.org/10.5772/intechopen.72966>.

*Les communautés microbiennes du sol face à des changements de pratiques agricoles : un cas d'étude à l'échelle d'un paysage agricole en France*

1 **S1 Table. Direct, indirect and total effects of LVs in the PLS-PM models for soil molecular  
2 microbial biomass and bacterial richness.** Only non-zero effects are shown.

		Soil molecular microbial biomass analysis		direct	indirect	total
Soil characteristics	Habitat	->	Soil microbial biomass 2011	0.13	0.00	0.13
	Habitat	->	Soil microbial biomass 2016	0.01	0.03	0.04
	Resources 2011	->	Soil microbial biomass 2011	0.61	0.00	0.61
	Resources 2011	->	Soil microbial biomass 2016	0.00	0.14	0.14
	Resources 2016	->	Soil microbial biomass 2016	0.62	0.00	0.62
Farming practices	LUCrop	->	Crop Rotation 2011	0.89	0.00	0.89
	LUCrop	->	Resources 2011	0.00	-0.47	-0.47
	LUCrop	->	Soil microbial biomass 2011	0.00	-0.38	-0.38
	LUCrop	->	Crop Rotation 2016	0.70	0.16	0.86
	LUCrop	->	Resources 2016	0.00	-0.46	-0.46
	LUCrop	->	Soil microbial biomass 2016	0.00	-0.25	-0.25
	Crop Rotation 2011	->	Resources 2011	-0.53	0.00	-0.52
	Crop Rotation 2011	->	Soil microbial biomass 2011	-0.11	-0.32	-0.43
	Crop Rotation 2011	->	Resources 2016	0.00	-0.10	-0.10
	Farming intensity 2011	->	Resources 2011	-0.22	0.00	-0.22
Previous effects	Farming intensity 2011	->	Soil microbial biomass 2011	-0.16	-0.13	-0.30
	Crop Rotation 2016	->	Resources 2016	-0.54	0.00	-0.54
	Crop Rotation 2016	->	Soil microbial biomass 2016	0.15	-0.34	-0.18
	Farming intensity 2016	->	Resources 2016	-0.27	0.00	-0.27
	Farming intensity 2016	->	Soil microbial biomass 2016	-0.14	-0.17	-0.31
Crop Rotation 2011		->	Crop Rotation 2016	0.18	0.00	0.18
Soil microbial biomass 2011	Crop Rotation 2011	->	Soil microbial biomass 2016	0.00	-0.13	-0.13
	Farming intensity 2011	->	Soil microbial biomass 2016	0.00	-0.07	-0.07
	Soil microbial biomass 2011	->	Soil microbial biomass 2016	0.23	0.00	0.23
Richness analysis				direct	indirect	total
Soil	Habitat	->	Soil bacterial richness 2011	-0.29	0.00	-0.29

characteristics	Habitat	->	Soil bacterial richness 2016	-0.17	-0.10	-0.27
	Resources 2011	->	Soil bacterial richness 2011	0.20	0.00	0.20
	Resources 2011	->	Soil bacterial richness 2016	0.00	0.07	0.07
	Resources 2016	->	Soil bacterial richness 2016	0.24	0.00	0.24
Farming practices	LUCrop	->	Crop Rotation 2011	0.89	0.00	0.89
	LUCrop	->	Resources 2011	0.00	-0.48	-0.48
	LUCrop	->	Soil bacterial richness 2011	0.00	0.30	0.30
	LUCrop	->	Crop Rotation 2016	0.69	0.16	0.85
	LUCrop	->	Resources 2016	0.00	-0.49	-0.49
	LUCrop	->	Soil bacterial richness 2016	0.00	0.06	0.06
	Crop Rotation 2011	->	Resources 2011	-0.54	0.00	-0.54
	Crop Rotation 2011	->	Soil bacterial richness 2011	0.44	-0.11	0.34
	Crop Rotation 2011	->	Crop Rotation 2016	0.18	0.00	0.18
	Crop Rotation 2011	->	Resources 2016	0.00	-0.11	-0.11
Previous effects	Farming intensity 2011	->	Resources 2011	-0.22	0.00	-0.22
	Farming intensity 2011	->	Soil bacterial richness 2011	0.18	-0.05	0.14
	Crop Rotation 2016	->	Resources 2016	-0.58	0.00	-0.58
	Crop Rotation 2016	->	Soil bacterial richness 2016	0.08	-0.14	-0.05
	Farming intensity 2016	->	Resources 2016	-0.28	0.00	-0.28
	Farming intensity 2016	->	Soil bacterial richness 2016	0.01	-0.07	-0.06
	Crop Rotation 2011	->	Soil bacterial richness 2016	0.00	0.11	0.11
	Farming intensity 2011	->	Soil bacterial richness 2016	0.00	0.05	0.05
	Soil bacterial richness 2011	->	Soil bacterial richness 2016	0.35	0.00	0.35

3

4

5

2

1 **S1 File: Comparison of 454 (Roche) and Illumina sequencing results dedicated to the**  
2 **characterization of soil microbial communities**

3  
4 **Introduction**

5 Determining the soil microbial community structure by means of amplicon sequencing  
6 (using next-generation sequencing – NGS) is now a well-known approach. However, whatever the  
7 NGS approach, several crucial steps can introduce biases and therefore affect the final results, such  
8 as DNA extraction and isolation [1], primer definition and the PCR procedure [2], the sequencing  
9 technology [3, 4], data analysis [5]. Taking all these biases into account is a crucial step of the  
10 analysis when comparing datasets from large temporal or spatial scales.

11 The main current problem in link with these steps is the fast evolution of sequencing technologies.  
12 The Roche 454, Illumina/Solexa technologies, and ABI SOLiD to a lesser extent, have been  
13 extensively used to characterize soil microbial communities. However, these technologies are  
14 either constantly upgraded, requiring regular optimizations and verifications, or dropped down.  
15 Thus, in 2013 Roche announced that they would stop the production of 454 sequencers (released  
16 in 2005) and support by 2016.

17 Assessing sequence quality is critical. To this end, several studies have attempted to evaluate the  
18 sequencing errors and artifacts specific to each NGS platform [4]. Yet, we compared the Roche  
19 454 FLX Titanium and Illumina MiSeq technologies again by evaluating the alpha diversity  
20 estimates (including number of OTUs, Chao1, ACE, Shannon Wiener's and Simpson's evenness  
21 estimates) of several soil samples to provide new insights into the direct comparison of these two  
22 technologies.

23

24 **Materials & methods**

25 Sampling design

26 Soil samples were obtained from the French Soil Quality Monitoring Network ("Réseau de  
27 Mesures de la Qualité des Sols", RMQS), a soil monitoring network based on a 16-km regular grid

28 across the 550,000 km<sup>2</sup> of the French territory [6, 7]. All samples were collected between 2002 and  
29 2009. All sites were geo-positioned with <0.5 m precision, and 25 individual core samples were  
30 taken from the topsoil (0–30 cm) in the middle of each 16 × 16 km square using an unaligned  
31 sampling design within a 20 × 20 m area. These core samples were bulked to obtain a composite  
32 sample for each RMQS site. The soil samples were gently air-dried, sieved to 2 mm and then stored  
33 at –40 °C before analysis. Thirty soil samples were randomly selected from the global collection  
34 of 2,173 RMQS samples.

35

36 Molecular characterization of microbial communities

37 To evaluate the sole impact of the sequencing technologies, the analysis of these 30 samples  
38 required the rigorous standardization of the range of different molecular tools involved in soil DNA  
39 extraction and amplification. The protocols described below were applied.

40

41 *Soil DNA extraction and purification*

42 Microbial DNA was extracted and purified from 1 g of each of the 30 composite soils sampled at  
43 each RMQS site, using the previously described GnS-GII procedure [1]. Crude DNA extracts were  
44 quantified by agarose gel electrophoresis stained with ethidium bromide, using calf thymus DNA  
45 to draw a standard curve [6]. Crude DNA was then purified using a MinElute gel extraction kit  
46 (Qiagen, France) and quantified using a QuantiFluor staining kit (Promega, USA), prior to further  
47 investigations.

48

49 *PCR amplification and sequencing of 16S rRNA gene sequences*

50 A 16S rRNA gene fragment targeting the V3-V4 regions was amplified to characterize bacterial  
51 diversity using the primers F479 (5'-CAGCMGCYGCNGTAANAC-3') and R888 (5'-  
52 CCGYCAATTCTTTRAGT-3') following the method previously described in [1]. The PCR

53 products were then purified using a MinElute PCR purification kit (Qiagen) and quantified using  
54 a QuantiFluor staining kit (Promega, USA). A second PCR of 7 cycles was then run twice for each  
55 sample under similar PCR conditions, with purified PCR products as matrices (7.5 ng of DNA  
56 were used for a 25 µL PCR mix), and dedicated fusion primers ('MID/F479, 'MID/R888) with the  
57 multiplex identifiers at the 5' ends. All duplicated PCR products were then pooled, purified using  
58 a MinElute PCR purification kit (Qiagen), and quantified using a QuantiFluor staining kit  
59 (Promega, USA). Equal amounts from the 30 samples were pooled, and then cleaned to remove  
60 excess nucleotides, salts and enzymes using the Agencourt AMPure XP system (Beckman Coulter  
61 Genomics). One hundred microliters of TE buffer (Roche) were used for the elution. The library  
62 was then treated for Roche 454 FLX Titanium sequencing or Illumina MiSeq sequencing, adding  
63 dedicated adaptors. The two sequencing approaches were carried out by the Genoscope (Evry,  
64 France, <https://www.cea.fr/drif/irfrancoisjacob/Pages/Departements/Genoscope.aspx>).

65

66 *Bioinformatics sequence analysis*

67 Bioinformatic analyses were done using the BIOCOP-PIPE pipeline, with the same parameters as  
68 those previously described in [7, 8] and in the main manuscript. After sequencing, 637,456 raw  
69 reads were obtained for the 30 soil samples using Roche 454 FLX Titanium, and 2,170,472 raw  
70 reads using Illumina MiSeq. After the different preprocessing and filtering steps (detailed in the  
71 main manuscript), the number of high-quality reads for each sample was rarefied (i.e. 10,000 high-  
72 quality reads for each sample) by random selection to allow for an efficient comparison of the  
73 datasets and avoid biased community comparisons and rarefaction curves. Thus, only 23 soil  
74 samples out of the 30 initial samples were kept for subsequent analyses, encompassing a total of  
75 46,000 reads. Finally, all retained reads were aligned with INFERNAL [9] and clustered into OTUs  
76 at 95% similarity against the database of known reads from the complete RMQS dataset, using

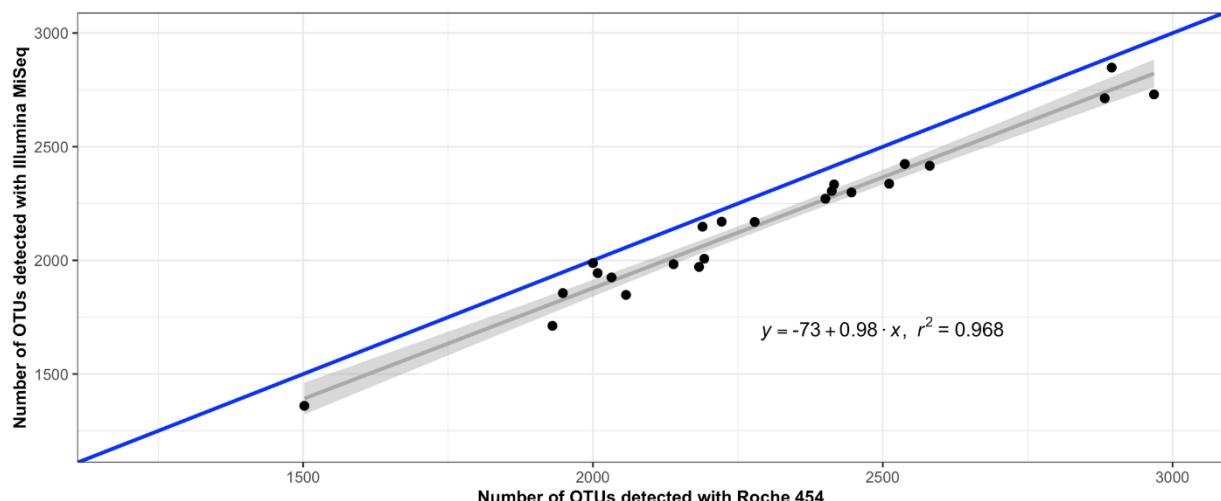
77 ReClustOR [8]. All raw datasets are publicly available in the EBI database system (in the Short  
 78 Read Archive) under project accession no XXX.

79

## 80 Results & Discussion

81 The ReClustOR algorithm set with a cutoff at 95% sequence identity was applied to the 23  
 82 samples sequenced with both technologies issued 36,192 OTUs. The Roche 454 technology  
 83 showed 2,293 OTUs on average (minimum 1,502; maximum 2,968) and Illumina 2,163 on average  
 84 (minimum 1,360; maximum 2,848). The comparison of the two datasets highlighted a high  
 85 correlation besides small differences in terms of OTUs (see S1 Fig). The high  $r^2$  (0.968) of the  
 86 linear regression revealed that general trends in terms of OTUs were conserved and matched well  
 87 regardless of the sequencing technology. Taking a closer look at the number of OTUs, richness  
 88 was systematically underestimated by Illumina (around 5.94% of the average value; minimum  
 89 0.60%, maximum 11.97%). This kind of result was highlighted recently [3], and one hypothesis is  
 90 an effect of the additional PCR step in the preparation of the library. The higher number of OTUs  
 91 can also be a consequence of the treatment of homopolymer differences, leading to a slight loss of  
 92 OTUs by the Illumina technology.

93



94

95 **S1 Fig: Comparison of the Roche 454 and Illumina MiSeq technologies results in terms of**  
96 **detected OTUs.** Blue line, unity line. A regression line (in gray) was also computed between the  
97 two datasets.

98

99 **Conclusion**

100 Comparing Roche 454 GS FLX Titanium and Illumina MiSeq by using the same PCR  
101 primers and bioinformatic analyses resulted in corresponding trends in richness. Therefore, datasets  
102 issued by different sequencing technologies can be grouped together.

103

104 **References**

- 105
- 106 1. Terrat S, Plassart P, Bourgeois E, Ferreira S, Dequiedt S, Adele-Dit-De-Renseville N, et al.  
107 Meta-barcoded evaluation of the ISO standard 11063 DNA extraction procedure to characterize  
108 soil bacterial and fungal community diversity and composition. *Microb Biotechnol* 2015; 8: 131–  
109 142.
- 110 2. Tremblay J, Singh K, Fern A, Kirton ES, He S, Woyke T, et al. Primer and platform effects  
111 on 16S rRNA tag sequencing. *Front Microbiol* 2015; 6: 1–15.
- 112 3. Sinclair L, Osman OA, Bertilsson S, Eiler A. Microbial community composition and  
113 diversity via 16S rRNA gene amplicons: Evaluating the illumina platform. *PLoS One* 2015; 10: 1–  
114 18.
- 115 4. Luo C, Tsementzi D, Kyripies N, Read T, Konstantinidis KT. Direct comparisons of  
116 Illumina vs. Roche 454 sequencing technologies on the same microbial community DNA sample.  
117 *PLoS One* 2012; 7.
- 118 5. Escudié F, Auer L, Bernard M, Mariadassou M, Cauquil L, Vidal K, et al. FROGS: Find,  
119 Rapidly, OTUs with Galaxy Solution. *Bioinformatics* 2017; 1–8.

- 120 6. Dequiedt S, Thioulouse J, Jolivet C, Saby NPA, Lelievre M, Maron P-A, et al.  
121 Biogeographical patterns of soil bacterial communities. Environ Microbiol Rep 2009; 1: 251–255.
- 122 7. Terrat S, Horrigue W, Dequiedt S, A Saby NP, Lelièvre M, Nowak V, et al. Correction:  
123 Mapping and predictive variations of soil bacterial richness across France. PLoS One 2017; 12:  
124 e0186766.
- 125 8. Terrat S, Djemiel C, Journay C, Karimi B, Dequiedt S, Horrigue W, et al. ReClustOR : a  
126 re-clustering tool using an open-reference method that improves operational taxonomic unit  
127 definition. Methods Ecol Evol 2020; 2020: 168–180.
- 128 9. Nawrocki EP, Eddy SR. Infernal 1.1: 100-fold faster RNA homology searches.  
129 Bioinformatics 2013; 29: 2933–2935.



## **Chapitre 5**

**Un modèle de simulation multi-agents  
pour prédire les dynamiques de  
l’abondance des communautés  
microbiennes des sols dans un contexte  
agricole au cours du temps**



Ce chapitre vise à présenter l'architecture du modèle multi-agents développé pour estimer la biomasse microbienne des sols en fonction des successions de pratiques agricoles mises en œuvre au cours du temps. Une pré-publication rédigée en anglais est présentée dans ce chapitre et est précédée d'un résumé en français. L'article en préparation sera soumis à la revue Ecological Modelling.

## 5.1 Introduction

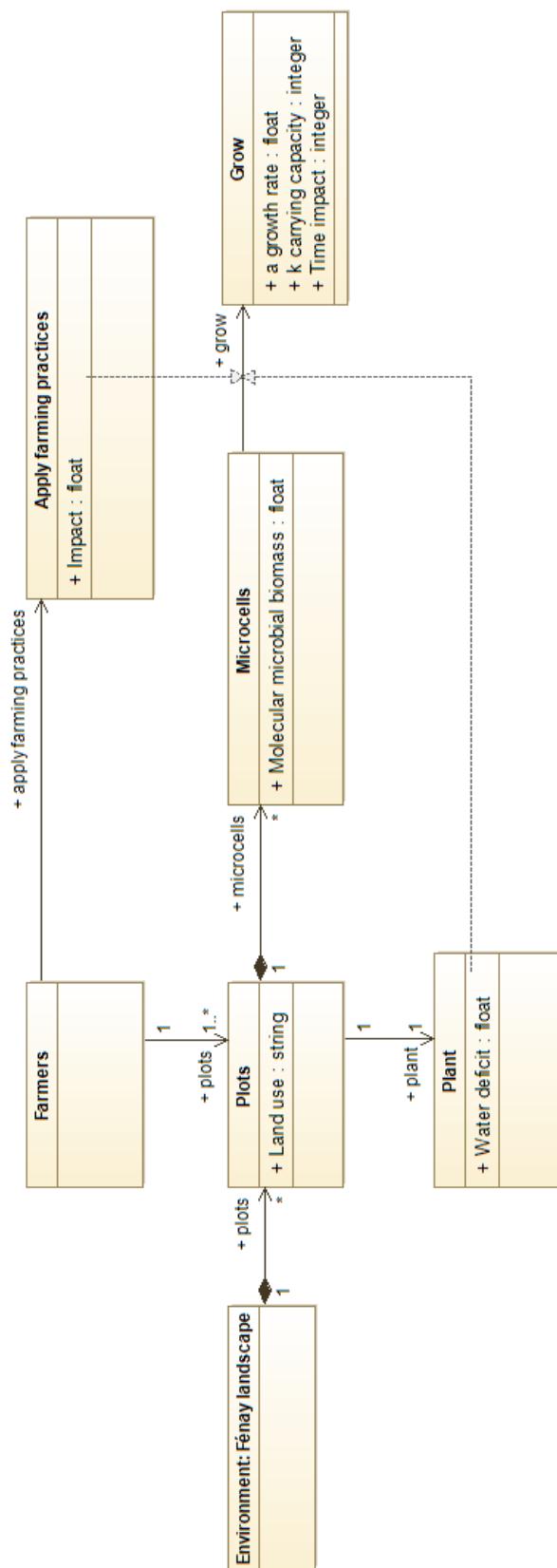
Afin d'assurer une gestion durable des sols, la transition vers l'agroécologie semble être une solution intéressante, grâce notamment à la préservation des sols. Les communautés microbiennes des sols, de par leur forte abondance, diversité et leur implication dans une majorité des fonctions du sol (SAHU et al. 2019), constituent de bons indicateurs de la qualité des sols (SCHLÖTER et al. 2018). L'abondance des communautés microbiennes des sols, qui est déterminante pour les services écosystémiques rendus par les sols, dépend du climat ainsi que des activités anthropiques notamment les pratiques agricoles (travail du sol, usages de produits phytosanitaires, apports de fertilisants, diversité dans la rotation de culture, ...). Certaines des pratiques agricoles pourraient être utilisées comme levier pour limiter les impacts sur la qualité des sols. Cependant, le manque d'initiative de partage de ces connaissances et l'absence de modèle générique compliquent leurs applications. C'est pour cela que des modèles fiables pour les systèmes agricoles devraient être créés, testés et ensuite partagés avec les acteurs du milieu agricole (HUBER et al. 2018). La dynamique des micro-organismes des sols a déjà été étudiée notamment grâce à des modèles analytiques. Cependant, ces derniers sont souvent focalisés sur un seul processus (VEREECKEN et al. 2016) ou ont une application spécifique et manquent d'opérationnalité au sens où ils ne peuvent pas être utilisés dans d'autres contextes. Par ailleurs, les résultats de ces méthodes sont statiques et ne permettent pas de représenter la dynamique spatiale et temporelle du système. Les simulations multi-agents sont de plus en plus utilisées pour modéliser des processus du sol en application pour l'agriculture (KAYE-BLAKE et al. 2010), permettant de créer des modèles réalistes, à plusieurs échelles temporelles et spatiales et pouvant être opérationnels. L'objectif principal de cette étude est de modéliser les dynamiques spatiales et temporelles de la biomasse microbienne des sols afin d'aider les agriculteurs à identifier des pratiques agricoles applicables et durables en utilisant la biomasse microbienne des sols comme bioindicateur de la qualité des sols (SCHLÖTER et al. 2018; DUBEY et al. 2019). Les SMA semblent être une approche appropriée pour comprendre et modéliser les dynamiques spatiales et temporelles des communautés microbiennes des sols.

Plusieurs modèles multi-agents mesurant la dynamique de la biomasse microbienne existent déjà mais ont été construits grâce à des données microbiennes obtenues dans des conditions *in vitro*, le plus souvent sur une seule espèce (KREFT et al. 1998) ou sur une communauté particulière comme les biofilms ou le microbiote intestinal (WILMOTH et al. 2018; MODWAL et al. 2015). Un modèle multi-agents a considéré la biomasse microbienne dans un contexte *in*

*vivo* : le modèle MIOR. Cependant, la dynamique des micro-organismes dans ce modèle est considérée au niveau des agrégats, une échelle trop précise pour comprendre les dynamiques de l'abondance microbienne des sols à grande échelle, le temps de simulation serait trop élevé. Dans cet article, les dynamiques des communautés microbiennes ont été considérées dans des conditions *in vivo* en considérant l'ensemble des bactéries, champignons et archées des sols grâce à des méthodes de quantification d'ADN. Ainsi, le modèle MAS<sup>2</sup>MIC (Multi-Agent System for modelling Soil MICrobial biomass) a été créé dans le but de pouvoir comprendre et modéliser les dynamiques spatiales et temporelles de l'abondance des micro-organismes du sol grâce à un couplage d'approches basé sur des données empiriques issues du suivi d'un paysage agricole de 1200ha situé en Bourgogne (Fénay, 21, France) et de sous-modèles permettant de décrire les comportements de la biomasse microbienne des sols face à des pratiques agricoles et leur croissance au cours du temps. Ce modèle a été développé grâce au logiciel de modélisation GAMA Platform (TAILLANDIER et al. 2019a). Il s'appuie sur les données obtenues à l'échelle du paysage de Fénay. Ce paysage agricole a fait l'objet de 3 campagnes de prélèvement d'échantillons respectivement en septembre 2011, 2016 et 2019 afin de caractériser la biomasse, la richesse et la composition des communautés microbiennes des sols en fonction des pratiques agricoles qui sont recensées depuis 2004. Une première analyse de ce jeu de données (DUNN et al. 2021) a permis de déterminer que la biomasse microbienne des sols suit une distribution spatiale hétérogène et structurée dont les patterns ne varient pas au cours du temps mais dont les niveaux locaux sont dépendants des pratiques agricoles et sont donc variables au cours du temps. Ainsi, la biomasse microbienne des sols est déterminée principalement par des filtres environnementaux qui conditionnent les habitats microbiens. Les pratiques agricoles ont des effets de précédents, c'est-à-dire que l'impact d'une pratique agricole peut avoir un effet différent sur la biomasse microbienne des sols selon le passé de la parcelle et les différentes pratiques qui y ont déjà été appliquées. Cela rend sa modélisation complexe car elle nécessite d'être en mesure de prendre en compte la succession de pratiques dans l'itinéraire technique. Grâce à une approche multi-agents, ces successions de pratiques peuvent être intégrées plus facilement, ce qui permettrait une meilleure compréhension des leviers pour la gestion durable des sols. Une modélisation originale a été utilisée dans le cadre du modèle MAS<sup>2</sup>MIC grâce à l'intégration de plusieurs modèles déjà existants, la mobilisation de connaissances théoriques ainsi que l'utilisation de données empiriques pour la modélisation.

## 5.2 Description de l'architecture du modèle MAS<sup>2</sup>MIC

L'architecture du présent modèle a été décrite par le biais du protocole ODD (*Overview, Design concept and Details*) introduit par GRIMM et al. 2006 puis révisé une première fois en 2010 (GRIMM et al. 2010).

FIGURE 25 – Diagramme de classe UML du modèle MAS<sup>2</sup>MIC.

### **5.2.1 Vue d'ensemble**

#### **Objectif**

L'objectif de ce modèle consiste à simuler la dynamique de la biomasse moléculaire microbienne des sols en fonction des pratiques agricoles à l'échelle des parcelles comme celle du paysage au cours du temps. L'environnement utilisé est déterminé par le paysage agricole de Fénay (1200ha, 47°14'37"N, 5°03'36"E, Bourgogne, France) dont le fichier shape est renseigné en tant que donnée d'entrée.

#### **Entités, variables d'états, échelle**

Ce modèle est ainsi constitué de plusieurs agents schématisés sur la figure 25 à l'aide d'un diagramme UML (*unified modeling language*, langage de modélisation unifié) :

- **Les agents "farmers"** (agriculteurs) qui sont représentés dans l'espace par un lot de parcelles correspondant à une exploitation agricole. Les agriculteurs peuvent appliquer des pratiques agricoles.
- **Les agents "plots"** (parcelles) qui sont en premier distingués selon leur usage (opposition parcelles forestières et parcelles en grandes cultures). Chaque agent parcelle appartient à un agent agriculteur et ainsi, il peut être impacté par les pratiques agricoles mises en place.
- **Les agents "microcells"** sont des entités spatiales de maximum 30m de côté et dont la géométrie est adaptée à la topologie de l'environnement (prise en compte des limites entre parcelles, des routes ainsi que des plans d'eau). Chaque agent microcell est caractérisé par des attributs concernant les propriétés physico-chimiques du sol (carbone organique, azote, texture, réserve utile) ainsi que des caractéristiques microbiologiques. Les micro-organismes étant trop nombreux pour être tous représentés par un agent à cette échelle, les agents microcells représentent une quantité de biomasse microbienne des sols considérée comme homogène.
- **Les agents "plants"** (plantes) représentent chacun une culture pouvant être présente sur les parcelles, chaque agent parcelle ne pouvant accueillir qu'une seule plante à la fois. Ces plantes vont permettre de définir les périodes de stress hydrique au cours du temps.

#### **Processus et ordonnancement**

Les évolutions du système lors d'une simulation s'opèrent à un pas de temps journalier d'après l'ordre suivant :

1. Les agents agriculteurs appliquent des pratiques agricoles (actions) sur leurs parcelles (agents plots).

2. Ces pratiques agricoles impactent les parcelles agricoles. Le comportement de la biomasse microbienne des sols, attribut des agents microcells, a été implémenté dans le modèle grâce à une méthode de partitionnement récursive permettant de créer des arbres de régression pour classer les éléments d'une population au sein de différents groupes. Dans le cas présent, une valeur seuil est piochée aléatoirement par l'agent plot dans la répartition de biomasse au sein de la feuille de l'arbre correspondant à la pratique appliquée.
3. Les agents microcells croissent selon des paramètres spécifiques de croissance qui ont été calibrés et selon les pratiques agricoles appliquées par les agriculteurs ou selon l'impact du climat.
4. Le déficit hydrique pour chaque agent microcell est calculé grâce à une fonction de pédotransfert décrite plus bas.
5. Les attributs de chaque agent sont actualisés en fonction des pratiques agricoles, du climat et des paramètres de croissance

## 5.2.2 Éléments de conception

### Principes de base

Les pratiques agricoles sont connues pour avoir des effets sur la biomasse microbienne des sols, notamment le travail du sol (CHEN et al. 2019; LE GUILLOU et al. 2019), l'usage de PPP (WOŁEJKO et al. 2020; RAMAKRISHNAN et al. 2019), l'apport de fertilisant minéral ou organique (GEISSELER et al. 2016; de SOUZA et al. 2018) ou encore la diversité d'espèces dans la rotation (GEISSELER et al. 2016; UPTON et al. 2019). Les micro-organismes du sol sont représentés au sein d'espaces considérés comme étant homogènes, identifiés dans le modèle par le biais de cellules qualifiées par une dynamique de la biomasse microbienne des sols. Ces agents représentent une portion de terre sur 20 cm de profondeur et mesurant au maximum 30 m de longueur et de largeur (distance minimale entre 2 points d'échantillonnage utilisés comme données empiriques). Nous faisons l'hypothèse que la biomasse microbienne des sols suit une croissance selon une fonction logistique avec un taux de croissance  $a$  considéré comme identique pour l'ensemble des communautés microbiennes et non variable au cours du temps, ainsi qu'une capacité d'accueil  $k$  définie ici comme étant une quantité de micro-organismes pouvant être accueillis par le milieu. Les pratiques agricoles modifient les habitats microbiens en modifiant les ressources pour un agent microcell en termes de source d'azote, de carbone et d'éléments minéraux. Ainsi, la capacité d'accueil est ponctuellement remplacée par une valeur seuil en fonction de la pratique agricole ou du déficit hydrique et dure uniquement sur la période du temps d'impact puis reprend sa valeur initiale.

## **Emergence**

La dynamique de la biomasse microbienne des sols à différentes échelles spatiales (portion de parcelle, parcelle, exploitation, paysage) en fonction des pratiques agricoles et du climat au cours du temps peut être analysée grâce à différentes cartes de visualisation au cours des simulations. Plusieurs simulations avec des paramètres d'initialisation différents ont été lancées au cours des étapes de calibration afin de se rapprocher le plus possible des données mesurées sur Fénay en 2016 et en 2019.

## **Interaction**

Les agents agriculteurs et les agents plantes (par le biais du stress hydrique conditionné par l'évapotranspiration) impactent les agents microcells en déterminant une nouvelle valeur de capacité d'accueil pour la biomasse microbienne des sols.

## **Stochasticité**

Les impacts des pratiques agricoles ou du stress hydrique sont déterminés au niveau spatial des parcelles. Ils sont calculés en tirant aléatoirement des valeurs de biomasse seuil dans la distribution du groupe de l'arbre de régression correspondant à la pratique. L'impact de chaque pratique correspond à la moyenne des valeurs de biomasse piochées dans les arbres correspondant divisée par la moyenne de la valeur de biomasse théorique calculée au préalable par un modèle prenant en compte uniquement les paramètres physico-chimiques. Par ailleurs, lorsque de multiples impacts ont lieu sur la parcelle, l'impact est sélectionné aléatoirement parmi les impacts piochés par et pour la parcelle.

## **Aspect collectif**

Nous faisons l'hypothèse que l'impact d'une pratique agricole ou du stress hydrique est homogène pour l'ensemble de la parcelle. Ainsi, les microcells suivront les mêmes tendances d'évolution pour leur biomasse microbienne (augmentation, diminution, stabilité) au sein d'une même parcelle.

## **Observation**

Dans le but de pouvoir modéliser les dynamiques temporelles et spatiales de la biomasse microbienne des sols et de mieux comprendre l'impact des pratiques agricoles et des itinéraires techniques au cours du temps, certains paramètres du modèle ont dû être calibrés. Pour cela, les sorties du modèle ont été choisies dans le but d'optimiser la capacité de prédiction du modèle. Les résultats du modèle MAS<sup>2</sup>MIC permettent de mieux comprendre comment la biomasse microbienne des sols évolue avec ou sans impact de pratiques agricoles ou de stress hydrique et le temps d'impact de ces derniers. Dans ce contexte, l'impact du système de production et donc

des itinéraires techniques choisis est pris en compte par le biais de la succession d'impacts de pratiques agricoles au cours du temps. Une étape de calibration des paramètres de croissance  $a$  et  $k$  ainsi que du temps d'impact des pratiques agricoles a été nécessaire.

### 5.2.3 Détails

Dans cette partie, nous développons plus précisément le modèle.

#### Initialisation

Le modèle est initialisé grâce aux données parcellaires (spatialisation des agents agriculteurs, plots et microcells), aux données de capacités des réservoirs hydriques en fonction de la texture et de la profondeur des sols, aux mesures de biomasse effectuées en 2011 et aux données de pratiques agricoles appliquées sur les parcelles. Des données climatiques de la zone géographique sont également renseignées notamment les hauteurs de précipitations ainsi que l'évapotranspiration potentielle de Penman. Les caractéristiques relatives à la croissance de la biomasse microbienne des sols ( $a$  le taux de croissance,  $k$  la capacité d'accueil et  $t$  le temps d'impact) sont définies à cette étape pour chaque simulation. Les actions de chaque agriculteur de la zone atelier de Fénay menées entre septembre 2011 (1<sup>er</sup> échantillonnage de la zone) et septembre 2019 (3<sup>ème</sup> et dernier échantillonnage de la zone) sont renseignées. Ainsi, chaque simulation de l'évolution de la biomasse microbienne des sols débute en septembre 2011 et se termine en septembre 2019.

#### Données d'entrée

Les agents plots et microcells sont fournis grâce à des fichiers au format shapefile. La biomasse microbienne des sols ayant été mesurée uniquement aux points de prélèvement, ces mesures ont été interpolées (cf. résultats DUNN et al. 2021) et sont intégrées comme attributs des agents microcells. Le climat ainsi que les pratiques agricoles sont quant à eux renseignés tous les jours grâce à des fichiers au format csv.

#### Sous-modèles

Plusieurs sous-modèles sont utilisés au sein de ce modèle.

— Au niveau des agents plots :

- Les impacts de chaque pratique agricole sont piochés au sein de différents arbres de décision créés grâce à la méthode RPART (*Recursive Partitionning and Regression Tree modelling*). Le but du modèle étant de comprendre la dynamique de la biomasse microbienne des sols en fonction des pratiques agricoles, seules les parcelles agricoles ont été conservées, les parcelles forestières ont été écartées de l'étude. Les arbres binaires sont créés à partir des données à la fois quantitatives et qualitatives

et permettent de scinder un jeu de données en plusieurs sous-espaces homogènes représentés par les feuilles des arbres. Ainsi, le comportement de la biomasse peut être expliqué selon plusieurs variables qui permettent de sous-diviser le jeu de données en plusieurs groupes et indiquent ainsi les règles à implémenter dans le modèle. Les pratiques agricoles ont été regroupées par leviers agronomiques (diversité de cultures dans la rotation, travail du sol, fertilisation, usage de produits phytosanitaires).

- Nous avons fait l'hypothèse que lorsque la plante est en stress hydrique, les communautés microbiennes des sols sont également en stress hydrique. Ainsi, une fonction de pédotransfert pour le calcul du stress hydrique considérant 2 réservoirs hydriques dans le sol (JACQUART et al. 1995) a été utilisée. Un réservoir superficiel sur les 20 premiers cm du sol et un réservoir profond sont considérés. Les réservoirs sont remplis par le biais des précipitations (avec une priorisation pour le réservoir superficiel) et l'eau diminue par le biais de l'évapotranspiration réelle calculée sur la base de l'évapotranspiration de Penman multipliée par le coefficient cultural de la culture en place selon la décade (10 jours) considérée.
- Au niveau des agents microcells :
  - une croissance logistique schématisée par la figure 26 a été utilisée pour prendre en compte la dynamique quotidienne de la biomasse microbienne équation (5.1)

$$\left( \frac{dn}{dt} \right) = a \times n \times \left( 1 - \frac{n}{k} \right) \quad (5.1)$$

Cette croissance s'applique tous les jours et peut être remplacée par la valeur seuil suite à une pratique agricole ou un déficit hydrique durant le temps d'impact  $t$ . Les valeurs de  $a$  et  $k$  sont fixes pour chaque simulation et ont fait l'objet d'une calibration. Un temps de réponse des micro-organismes aux pratiques  $t$  a également été calibré en même temps que les paramètres de croissance. Une fois ce temps d'impact passé, la capacité d'accueil recouvre sa valeur d'initialisation dans le but de représenter la résilience du système. Le taux de croissance  $a$  ainsi que la capacité d'accueil  $k$  d'initialisation ne changent pas au cours du temps au sein d'une même simulation.

- Les sorties du modèle prédictif de la biomasse moléculaire microbienne des sols en fonction des paramètres physico-chimiques des sols (HORRIGUE et al. 2016) ont été utilisées. Les valeurs ont par la suite fait l'objet d'une interpolation spatiale afin d'obtenir une valeur de biomasse de référence en fonction des paramètres physico-chimiques des sols pour chaque agent microcell. Cet ajout permet de focaliser l'étude sur l'impact des itinéraires techniques agricoles sur la biomasse microbienne.

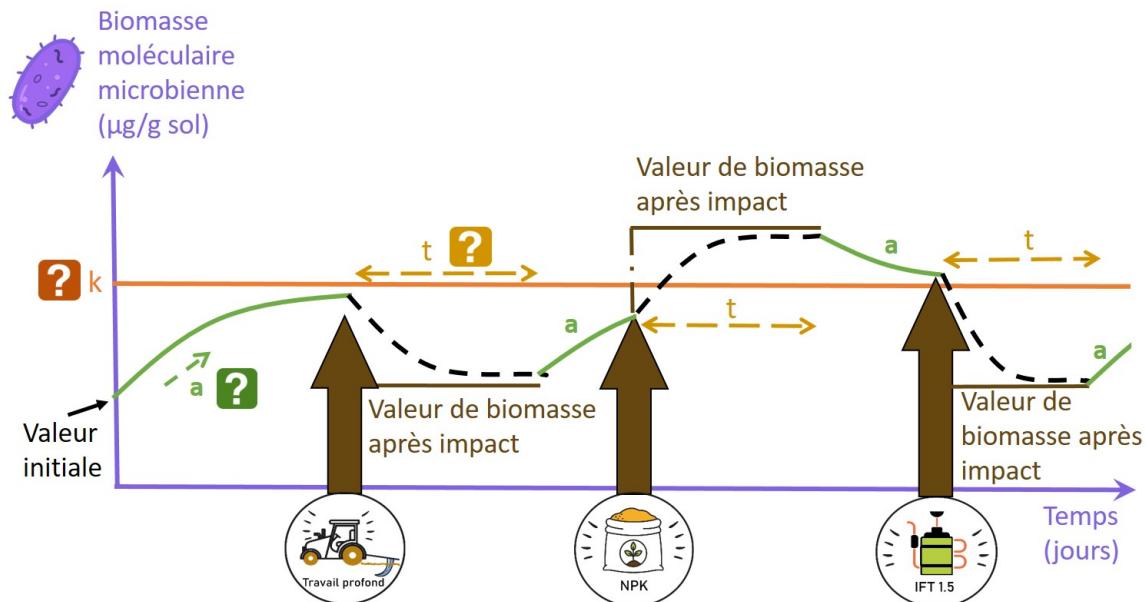


FIGURE 26 – Schéma théorique de la dynamique de la croissance microbienne en terme de biomasse au cours du temps.

Lorsqu'il n'y a pas d'impact de pratiques agricoles, la biomasse microbienne suit une croissance logistique avec un taux de croissance  $a$  et une capacité d'accueil  $k$ , 2 paramètres à calibrer. Lorsqu'une pratique agricole est appliquée, la valeur de  $k$  dans l'équation (5.1) est ponctuellement remplacée par une valeur seuil (valeur après impact) qui peut être supérieure ou inférieure à  $k$ . La biomasse microbienne va alors croître selon les paramètres  $a$  le taux de croissance et  $k$  une capacité d'accueil égale à la valeur seuil. Cette croissance va durer pendant un temps  $t$  (nombres de jours), le temps d'impact qui est un paramètre à calibrer.

### 5.3 Calibration

D'abord, 100 000 simulations ont été lancées avec un algorithme génétique dans le but de calibrer le sous-modèle de croissance logistique sur les parcelles forestières de Fénay. Ainsi les couples de paramètres  $a$  (taux de croissance) et  $k$  (capacité d'accueil) ont été déterminés en minimisant la RMSE (*root mean square error*, error quadratique moyenne, équation (5.2)).

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - y_i)^2} \quad (5.2)$$

avec :

$n$  = nombre d'observations

$\hat{y}_i$  = valeur simulée pour l'observation  $i$

$y_i$  = valeur observée pour l'observation  $i$

$\Sigma_{i=1}$  =

Ensuite, 2 étapes de calibration supplémentaires ont été nécessaires pour affiner les para-

mètres de croissance et déterminer le temps de réponse de la biomasse microbienne aux impacts de pratiques agricoles et de stress hydrique, ces derniers ayant été considérés comme identiques, peu importe l'impact considéré. 3840 simulations ont été lancées dans un premier temps puis 5250 autres ont permis d'identifier le couple de paramètres définitif.

La calibration du modèle présenté dans cet étude a nécessité 3 étapes distinctes :

- Une première étape consistait à calibrer les paramètres du sous-modèle de croissance :  $a$  et  $k$ . Les bornes de ces paramètres ont été déterminées grâce à une étude à l'échelle française (DEQUIEDT et al. 2011). Pour cette étape, un algorithme génétique a été utilisé avec pour fonction d'évaluation la minimisation de la RMSE entre les valeurs observées et les valeurs simulées au niveau des parcelles forestières.
- Une seconde étape consistait à calibrer ces paramètres de croissance ainsi que le temps d'impact des pratiques agricoles et du stress hydrique sur les parcelles agricoles de Fénay. Pour cette étape, 128 combinaisons de paramètres ont été testées et répliquées 30 fois avec des graines d'aléatoires différentes, ce qui a ainsi abouti à 3840 simulations.
- Une troisième et dernière étape a permis d'affiner ces paramètres afin d'optimiser la capacité prédictive du modèle. Pour cette étape, 205 combinaisons de paramètres ont été utilisées avec 25 répliques pour chaque, ce qui a mené à un total de 5125 simulations.

Les gammes des paramètres calibrés à chaque étape sont recensées dans le tableau 3.

### **5.3.1 Calibration des sous-modèles**

Afin de calibrer les arbres de décisions permettant de caractériser le comportement de la biomasse microbienne des sols en fonction des pratiques agricoles, 70% du jeu de données uniquement sur les parcelles agricoles ont été sélectionnés. Les arbres ont été construits grâce à la méthode RPART et ont été évalués avant leur implémentation au sein du modèle. En effet, afin de limiter le sur-apprentissage, une méthode d'élagage de l'arbre a été appliquée et ainsi, seuls les arbres de décisions pour la fertilisation et l'usage de PPP ont été utilisés. Des tests statistiques ont permis de déterminer une différence significative entre les catégories de travail du sol (test de Kruskal-Wallis p-value < 0,05), ainsi lorsqu'une pratique de travail du sol est appliquée, les valeurs de biomasse sont tirées dans la distribution au sein de la catégorie de travail du sol considérée. Afin de limiter les valeurs extrêmes, cette valeur est piochée 30 fois. Afin de calibrer les paramètres du sous-modèle de croissance logistique, seules les données provenant des parcelles forestières ont été utilisées afin d'être dans des conditions sans impact de pratiques agricoles. 100 000 simulations ont été lancées. Seules 14,06% de ces simulations ont abouti à une valeur de RMSE différente de l'infini. Les simulations ayant obtenu les plus faibles valeurs de RMSE correspondent à des simulations avec un taux de croissance  $a$  inférieur à  $0,75 \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol}).\text{jour}$  et des capacités d'accueil  $k$  inférieures à  $175 \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$ . En tout, 8 couples  $a$  et  $k$  ont été sélectionnés (ceux dont la RMSE était inférieure à 45) et utilisés pour calibrer le modèle principal de MAS<sup>2</sup>MIC.

Paramètre	Valeur par défaut	Unité	étape 1	Gamma étape 2	Gamma étape 3
Début de la simulation	2011-09-25	day	2011-09-25	2011-09-25	2011-09-25
Fin de la simulation	2019-09-25	jour	2019-09-25	2019-09-25	2019-09-25
a taux de croissance	-	$\mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol}).\text{jour}^{-1}$	[1x10 <sup>-3</sup> : 10]	[1.110 <sup>-3</sup> : 17.3710 <sup>-3</sup> ] fixe : 2.39823x10 <sup>-3</sup>	
k capacité d'accueil	-	$\mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$	[1 : 379]	[64 : 290] [60 - 150] tous les 5 $\mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$	
t temps impact	-	jour	-	[7 - 112] tous les 7 jours [3 - 30] tous les 3 jours	
			a	k	a k
Couples a k	-	-	1.09175x10 <sup>-3</sup> 2.10312x10 <sup>-3</sup> 2.39823x10 <sup>-3</sup> 8.62071x10 <sup>-3</sup> 14.05464x10 <sup>-3</sup> 14.51333x10 <sup>-3</sup> 16.81847x10 <sup>-3</sup> 17.36931x10 <sup>-3</sup>	289.06149 145.08334 64.07298 91.8451 67.88588 89.77826 82.36922 79.82848	[60 - 150] tous les 5 $\mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$

TABLE 3 – Gammes des paramètres calibrés à chaque étape.

### 5.3.2 Calibration de la croissance de la biomasse moléculaire microbienne des sols et du temps d'impact des pratiques agricoles

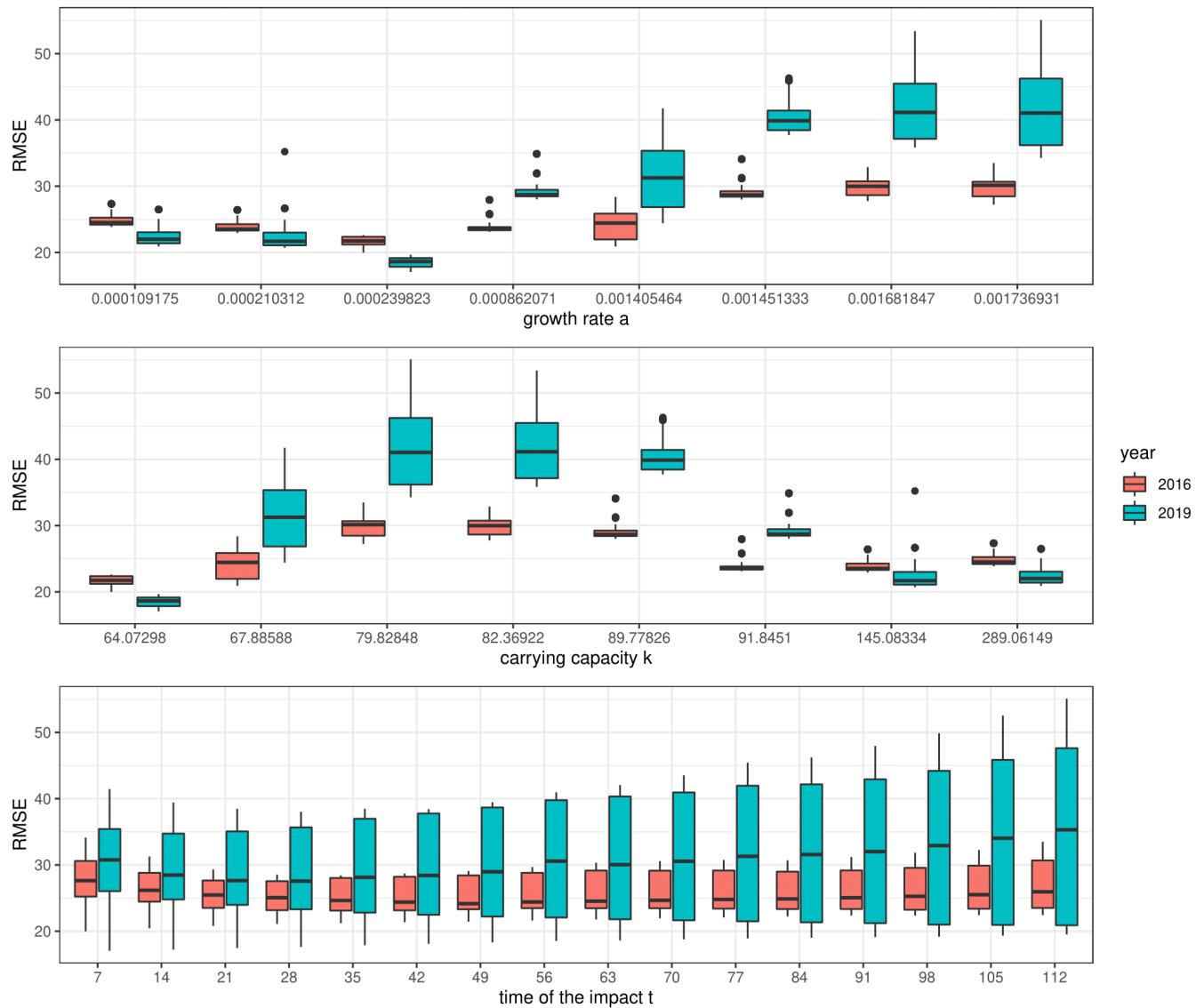


FIGURE 27 – Résultats de la 2<sup>e</sup> étape de calibration des paramètres.  
La RMSE est représentée en fonction des paramètres considérés et en fonction de l'année d'étude symbolisée par 2 couleurs différentes.

Sur la base de ces couples de paramètres de croissance, le temps d'impact des pratiques a été calibré sur 70% du jeu de données agricoles de Fénay et les paramètres  $a$  et  $k$  ont été affinés. Pour cela, 3840 simulations ont été effectuées, soit 128 combinaisons différentes des paramètres  $a$ ,  $k$  et  $t$  répliquées 30 fois.

Les temps d'impact testés étaient compris entre 7 et 112 jours avec un pas de 7 jours. Les résultats obtenus nous ont permis de fixer le taux de croissance de la biomasse microbienne à  $2.34 \times 10^{-3} \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol}).\text{jour}^{-1}$ . Bien que les paramètres de croissance aient été pris en compte

par paires, un test a été appliqué lors du raffinement pour savoir si une capacité d'accueil plus élevée (à taux de croissance égale) permettrait d'améliorer les prédictions de valeur de biomasse microbienne. Par ailleurs, la détermination du temps d'impact des pratiques à cette étape semblait compliquée, une troisième étape a donc été nécessaire.

### **5.3.3 Affinement des paramètres de croissance de la biomasse moléculaire microbienne des sols et du temps d'impact des pratiques agricoles**

Dans le but d'affiner les résultats obtenus notamment pour les paramètres  $k$  et  $t$ , 5250 nouvelles simulations ont été lancées à partir des 70% du jeu de données des parcelles agricoles de Fénay. Ces simulations correspondaient à 210 jeux de paramètres différents répliqués 25 fois. Les tendances d'augmentation de la RMSE avec l'augmentation de la valeur de capacité d'accueil étaient prononcées. Au contraire, un temps d'impact élevé permettaient de minimiser la RMSE. Cependant, la variabilité de la RMSE étant relativement forte avec des valeurs de  $t$  élevées, la valeur avec la plus faible variabilité a été choisie :  $t = 30$  jours. Finalement les paramètres qui ont été choisis pour la construction finale du modèle sont les suivants :  $a = 2.34 \times 10^{-3} \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol}).\text{jour}^{-1}$ ,  $k = 60 \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$  et  $t = 30$  jours. Pour ce jeu de paramètres, les valeurs de RMSE étaient en moyenne égales à 25,13 (minimum : 25,09 et maximum : 25,15) en 2016 et en moyenne égales à 16,92 (minimum : 16,88 et maximum : 16,96) en 2019.

## **5.4 Evaluation - Validation du modèle**

Une fois les paramètres du modèle calibrés, les valeurs simulées de la biomasse moléculaire microbienne en 2016 et en 2019 ont été confrontées aux résultats observés sur la base des 30% de données mises de côté. Les résultats sont montrés en figure 28.

La variabilité de la mesure de biomasse moléculaire microbienne a été déterminée comme étant égale à plus ou moins 20% (BOURGEOIS 2015), le premier seuil de validité a donc été fixé dans un premier temps à 20%. La figure 28 permet de montrer que la biomasse microbienne simulée des sols a évolué entre 2016 et 2019 et est sensible aux pratiques agricoles.

Parmi les 66 points d'échantillonnage, 40% ont été correctement simulés en 2016 et 55% en 2019. En considérant que les différents sous-modèles ont eux aussi leurs propres variabilités associées, un second seuil de validité a été fixé à 30%. Dans ces conditions, 50% du jeu de données de validation ont été bien prédits en 2016 et 66% en 2019. Les résultats de simulation qui divergeaient de plus de 30% avec la réalité étaient des sites dont l'écart entre les valeurs de biomasse microbienne d'initialisation et le 2<sup>e</sup> ou le 3<sup>e</sup> prélèvement avaient fortement diminué ou augmenté. Par exemple, un des échantillons a été initialisé avec une biomasse microbienne égale à  $2.7 \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$  et sa biomasse en 2016 a été mesurée à  $39.57 \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$ . La valeur simulée par le modèle MAS<sup>2</sup>MIC en 2016 était de  $12.19 \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$ , la valeur simulée était donc

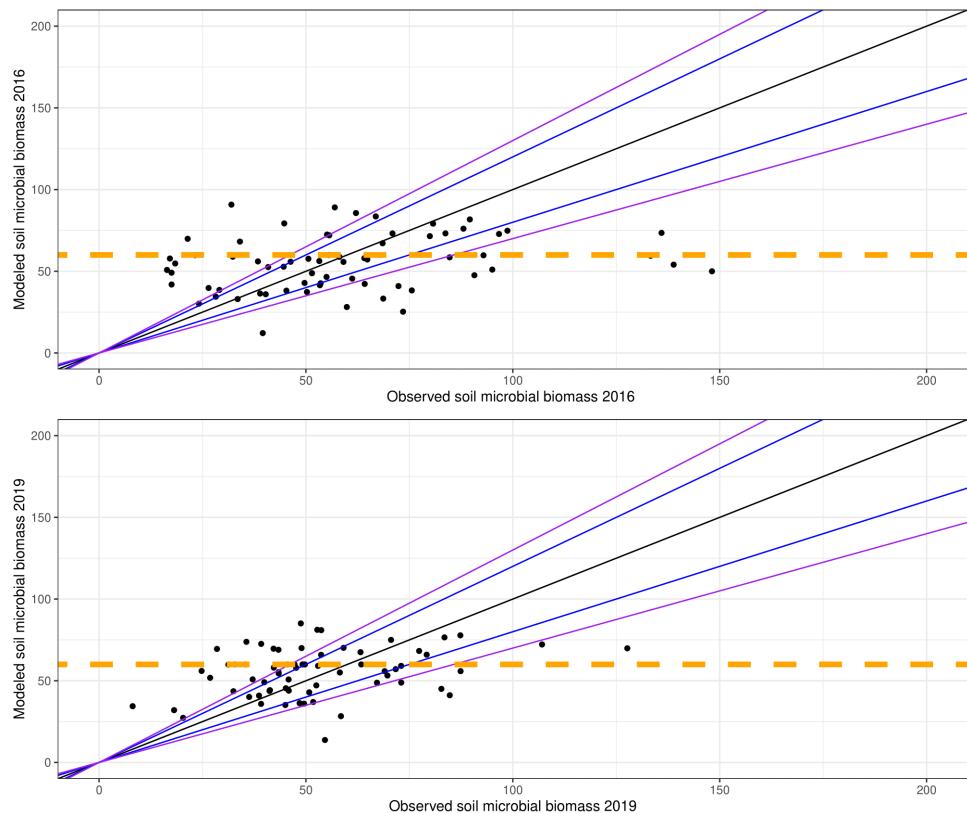


FIGURE 28 – Cross-validation sur 30% du jeu de données de Fénay en 2016 and 2019.

La ligne noire correspond à la droite d'équation  $y = x$ ; l'incertitude de la mesure de biomasse moléculaire microbienne est représentée par les lignes bleues ( $\pm 20\%$ ) et les lignes violettes ( $\pm 30\%$ ). La ligne orange en pointillés correspond à la valeur de capacité d'accueil  $k$  fixée à  $60 \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$  pour la simulation.

en dehors du seuil de validité. De même, un des échantillons a subi une diminution drastique de sa biomasse microbienne qui est passée de  $77 \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$  en 2011 à  $21.42 \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$  en 2016 avec une valeur simulée en 2016 égale à  $69.90 \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$ .

Le taux de croissance calibré est assez faible par rapport à celui observé pour certaines espèces étudiées telle que *Escherichia coli* (ANDERSEN et al. 1980). Ce faible taux ne permet pas une évolution rapide de la biomasse microbienne des sols. Cependant, les mesures de croissance disponibles dans la bibliographie sont souvent calculées dans des conditions *in vitro* et ciblent une espèce ou une communauté particulière. Il est possible qu’au sein des communautés microbiennes des sols, certains micro-organismes aient un taux de croissance différent des autres. Ainsi, WEISSMAN et al. 2021 ont pu différencier 2 groupes distincts dont les taux de croissance étaient différents. Les auteurs ont mis en avant le fait que ces 2 taux de croissance reflétaient les stratégies de vie respectives de ces micro-organismes : les organismes copiotrophes qui peuvent mobiliser rapidement les ressources de l’environnement et sont donc à croissance rapide mais ont un taux de mortalité élevé et les organismes oligotrophes qui ont une croissance plus lente et ont une forte affinité avec leur substrat. Par ailleurs, la capacité d'accueil calibrée semble être dépendante de l'usage des sols : en parcelles agricoles la capacité d'accueil de la biomasse microbienne est plus faible qu'en parcelle forestière. Ce constat est en accord avec les données observées dans le cadre du RMQS (réseau de mesure de la qualité des sols), la moyenne de biomasse microbienne des sols à l'échelle de la France étant égale à  $38 \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$  en parcelles agricoles et de  $76 \mu\text{g.g}^{-1}(\text{sol})$  en parcelles forestières (DEQUIEDT et al. 2011)). En moyenne, les biomasses microbiennes des sols observées à l'échelle du paysage de Fénay sont plus élevées, ce qui permet d'expliquer la valeur plus élevée de capacité d'accueil. Ainsi, pour approfondir cette analyse, une première discrimination doit être faite entre les communautés microbiennes des sols forestiers et celles des sols agricoles. Par ailleurs, au sein de chaque communauté, les micro-organismes ont plusieurs stratégies de vie (copiotrophes, oligotrophes) donc plusieurs taux de croissance peuvent coexister au sein de la communauté. Il est possible que les pratiques agricoles impactent différemment ces différentes communautés d'organismes. Dans le but d'améliorer les capacités prédictives du modèle, plusieurs modifications doivent être apportées suite à une exploration plus approfondie.

## 5.5 Conclusion

Ainsi, les SMA semblent être adaptées pour la prise en compte des dynamiques des processus du sol à plusieurs échelles spatiales et temporelles. Grâce à une approche de SMA couplée à l'usage de différents sous-modèles et à une mobilisation de connaissances écologiques ainsi que l'utilisation de données empiriques, le modèle MAS<sup>2</sup>MIC est capable de simuler les dynamiques des communautés microbiennes en fonction des pratiques agricoles appliquées à différentes échelles (parcelle, exploitation, paysage). Des améliorations sont à prévoir dans le but d'optimiser ses capacités prédictives. Ce modèle a été construit de telle sorte que les va-

*Un modèle de simulation multi-agents pour prédire les dynamiques de l'abondance des communautés microbiennes des sols*

---

riables en entrée notamment les pratiques agricoles et la biomasse en initialisation puissent être changées facilement dans le but d'adapter le modèle à tout type d'utilisation. Cette architecture va ainsi permettre dans un premier temps de vérifier son opérationnalité sur un jeu de données externe dans d'autres contextes pédoclimatiques et dans un second temps, il pourra servir de base pour un OAD qui sera proposé aux agriculteurs ainsi qu'aux acteurs du monde agricole pour améliorer et partager les connaissances, et ainsi tendre vers une gestion durable des sols.

# A multi-agent simulation to model soil microbial communities' dynamics in an agricultural context over time.

Laurie DUNN<sup>a,\*</sup>, Nicolas CHEMIDLIN PREVOST-BOURE<sup>a</sup>, Christophe LANG<sup>b</sup>, Nicolas MARILLEAU<sup>c</sup>

<sup>a</sup> UMR 1347 Agroécologie, INRAE, Institut Agro, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France

<sup>b</sup> UMR 6174 FEMTO-ST, Université Bourgogne Franche-Comté, CNRS, Besançon, France

<sup>c</sup> UMI 209 UMMISCO, IRD, Sorbonne Université, Bondy, France

## Abstract

In the context of an increasing population, the reduction of arable areas and climate change, higher yield are required in order to feed the planet. However, producing at a higher pace and increasing yields involve agricultural practices that can have strong consequences on soil functionality and stability. The understanding of soil processes and the capacity to predict their evolution over time is a burning issue in agriculture. As soil microbial organisms are implied in many ecological processes that drive the ecosystem, it constitutes a good indicator of soil quality. However, the prediction of soil microbial biomass at different space and time scales, in particular in an agricultural context, are not easy to conduct. We used an Agent based Modeling (ABM) that responds to the agricultural practices to evaluate the evolution trends at different scales. Acknowledged data were represented by several sub-models and empirical data plus theoretical knowledge based approaches were used. The created model required three calibration steps based on 70% of a database in an agricultural landscape. The 30% left permit a cross validation of the model. Further evaluation analysis must be carried out in order to identify model limits and its possible improvements and thus, introduce the model in a decision support instrument for agricultural stakeholders.

*Keywords:* multi-agent system, soil microbial biomass, agricultural landscape, spatially explicit model

## 1. Introduction

In a context of a growing worldwide population and a decrease of arable areas, the sustainable use of the soil is a major challenge. Agroecological practices may be the answer, by preserving soil biodiversity. The abundance of soil microorganisms and their diversity constitute key indicator to evaluate soil quality [1].

- Thanks to its high quantity (up to 1 billion cells per gram of soil) and diversity (up to 1 million species per gram of soil) [2], soil microorganisms involve in many different ecosystem services such as support nutrients and water cycling, soil structural stability, plant health and plant productivity [3].

However, climate change and anthropogenic practices impact microbial activities. For example, tillage frequency and more particularly plowing modify microbial communities, reduce bacterial diversity and biomass

\*Corresponding author

Email address: lauriedunn@inrae.fr (Laurie DUNN)

10 [4]. In addition, chemical inputs like fertilizers and pesticides add molecules on soil that deteriorate abundance, diversity and community composition of microbes [5, 6, 7]. Agroecological practices like reduced tillage, lower chemical inputs and diversification of plant species in the rotation are able to increase both microbial abundance and diversity [8, 9]. However, such practices are not easy to manage. In this context, reliable models on agricultural systems should be constructed, tested and then shared with stakeholders from  
15 the agricultural communities [10].

Multi-agent simulation (MAS) is increasingly used for modeling in agriculture [11] and soil sciences. ABM allows to build up realistic, multi-scale and end-user oriented model. It supports (i) the coupling of various family of models evolving at different time/space scales [12], (ii) the integration of accurate experimental data, (iii) the discussion between domain experts as an exchange media [13] .

20 Soil is a heterogeneous environment, where soil processes are dynamic over space and time and depend on the considered spatial scale. Soil processes including soil microbial dynamics have been studied thanks to different approaches in particular analytical models that permit to describe the system and identify variables and equations that govern system dynamics [14]. However, soil models are often focused on a specific process and / or scale for a specific application [15], so they are not valid in other contexts. Also, one of the common  
25 weakness of various soil models is the lack of communication between scientists, modelers, and domain experts.

This issue begs the question: how can we model soil microbial biomass spatial and temporal dynamics in order to share knowledge to stakeholders in the agricultural community? Soil microbial biomass depends on deterministic filters : physico-chemical parameters like pH, percentage of clay, organic carbon, etc and on agricultural practices like soil tillage, chemicals fertilizers, use of pesticides or the crop diversity. However,  
30 those environmental filters are not sufficient to predict soil microbial biomass, random phenomenon can be observed. The exploration of the model through several simulations, coupled with bibliographic data and a co-modeling approach is a suitable approach in order to do that. Simulation approach permits to describe the real system at the individual's scale in order to observe the system at multiple scales (from the smallest like the individual to the biggest like the landscape). MAS can propose participatory models and permit to  
35 exchanges with stakeholders. The main goal of this study is to help farmers to identify suitable and sustainable agricultural practices by predicting values of soil microbial biomass, a recognized bioindicator. This kind of model must be representative, easy to handle and its content must be easily understandable. MAS appeared to be a suitable modeling approach to understand and modeling soil microbial dynamics over space and time.

Several microbial dynamics model had been created thank to a multi agent-based modeling but was  
40 conducted in *in vitro* conditions and focus on only one particular species like (*Escherichia coli*) [16] or *Pseudomonades* [17] and / or type (biofilms, human gut microbiome) [18, 19]. In this article, soil microbial organisms (bacteria, archeae and fungi) were considered in *in vivo* conditions in soil. The main purpose of this study is to present MAS<sup>2</sup>MIC (Multi-Agent System for modelling Soil MICrobial biomass), a new model able to simulate soil microbial biomass dynamics at the landscape scale depending on farming practices, using  
45 a MAS on field data coupling with equation-based model from ecological concepts.



Figure 1: Green plots symbolized forest plots while yellow plots correspond to agricultural plots. Crosses indicates a sample for the cross-validation (30%) and rounds indicated a sample use for the calibration (70 %) of the model.

## 2. Material and methods

*Study case.* Field data were obtained on a monitored 12 km<sup>2</sup> landscape located in Fénay ( $47^{\circ}14'37''N$ ,  $5^{\circ}03'36''E$ , Burgundy, France). This landscape is composed approximately of 30% of forest plots and 70% of agricultural plots represented in Figure 1. Farming practices (date, type of actions, farming tool used, applied dose, recommended dose, seeded crop, harvesting) are precisely recorded since 2004. More details can be found in Dunn et al (2021) [20]. 267 sites were sampled across all the area in 2011, 2016 and 2019, based on a regular 215 x 215 m grid plus 30 randomly distributed sites. 33 sites belonged to forest plots and 224 belonged to farming plots. For each sample, soil molecular microbial biomass and soil physicochemical characteristics was analyzed. Soil DNA was extracted by the GenoSol platform, Dijon, France ([https://www2.dijon.inrae.fr/plateforme\\_genosol/](https://www2.dijon.inrae.fr/plateforme_genosol/)) following the protocol extraction in Constancias et al., 2015 [21]. Soil microbial molecular biomass correspond to purified crude DNA using a Nucleospin Soil PCR purification kit (Macherey Nagel, Illkirch, France). It was quantified on 1% agarose electrophoresis gels against serial dilutions of calf thymus DNA (Bio-rad, Hercules, CA, USA). Soil physicochemical parameters were determined by the Laboratoire d'analyse des sols d'Arras, Arras, France (<https://www6.hautsdefrance.inrae/las>) following the protocols NF ISO 10 390 for pH, NF ISO 10 694 for organic carbon (SOC, g.kg<sup>-1</sup>), NF ISO 13 878 for total nitrogen (TN, g.kg<sup>-1</sup>) and NF ISO 11 277 for clay, silt and sand percentages.

Gama platform [22] is a well candidate in order to model soil microbial biomass at the landscape scale. It permits to provide an integration of GIS data, multi-scale models, cognitive agents architectures and

participatory modeling [13]. For this study, the MAS<sup>2</sup>MIC model was first initialized with Fénay data in 65 2011. Then, several simulations permit the calibration of soil microbial growth parameters and time of impact of agricultural practices and water stress. The calibration step could be afford thanks to soil microbial biomass data measured on the 2 other sampling campaigns (2016 and 2019 and based on an iterative launching of several simulations). Furthermore, results permit to observe the variation of soil microbial biomass depending on different input parameters and permit a first exploration of the model.

70 *Background.* A previous study on Fénay landscape [20] showed that soil microbial biomass was heterogeneously distributed at the landscape scale and this spatial distribution remained stable over time. Mean soil microbial biomass did not change over time at this scale. However, local variations of biomass values were observed between years. Soil microbial biomass is mainly driven by deterministic processes: the environment selects the individuals in each specific ecological niche. According to Hutchinson's definition, an ecological 75 niche is a volume where each dimension represents a resource (food or substrate or spatial habitat etc) or an environment condition (temperature, humidity, etc). These environmental conditions and resources are limiting for living organisms so that their spatial distributions are conditioned by ecological niches. The study revealed a dependence of microbial biomass to agricultural practices which can modify both soil resources and environment conditions. It also highlights cumulative and previous effects of crop and historical farming 80 practices. Yet, soil physicochemical parameters were stable over time at the landscape scale, local biomass variations should be imputed to farming management. So, a higher or a smaller farming intensity should change microbial biomass over time. However, the effect of the succession of agricultural practices is different from the sum of each impact. With a MAS approach, levers of sustainable soil management should be more easily identified. Models in agriculture are increasingly used for helping decisions and sharing knowledge.

85 Stakeholders in the agricultural community rely on these king of model to ensure a smooth transition to sustainable use of soil. In order to evaluate the effect of agricultural management on soils, we developed a model in order to characterized soil microbial biomass temporal dynamics depending on agricultural practices and climate (here water deficit) over time. To do so, several sub-models presented in details in the ODD part 90 were used : a CART (Classification And Regression Trees [23]) method, a predicted model of soil microbial biomass based on physicochemical parameters [24], a pedo-transfer function in order to evaluate the number of days of water stress and finally a logistic equation-based growth model.

### **3. Model (ODD protocol)**

In this section, the model is described following the Overview, Design concepts and Details (ODD) protocol described by Grimm et al (2006) [25], updated in 2010 [26].

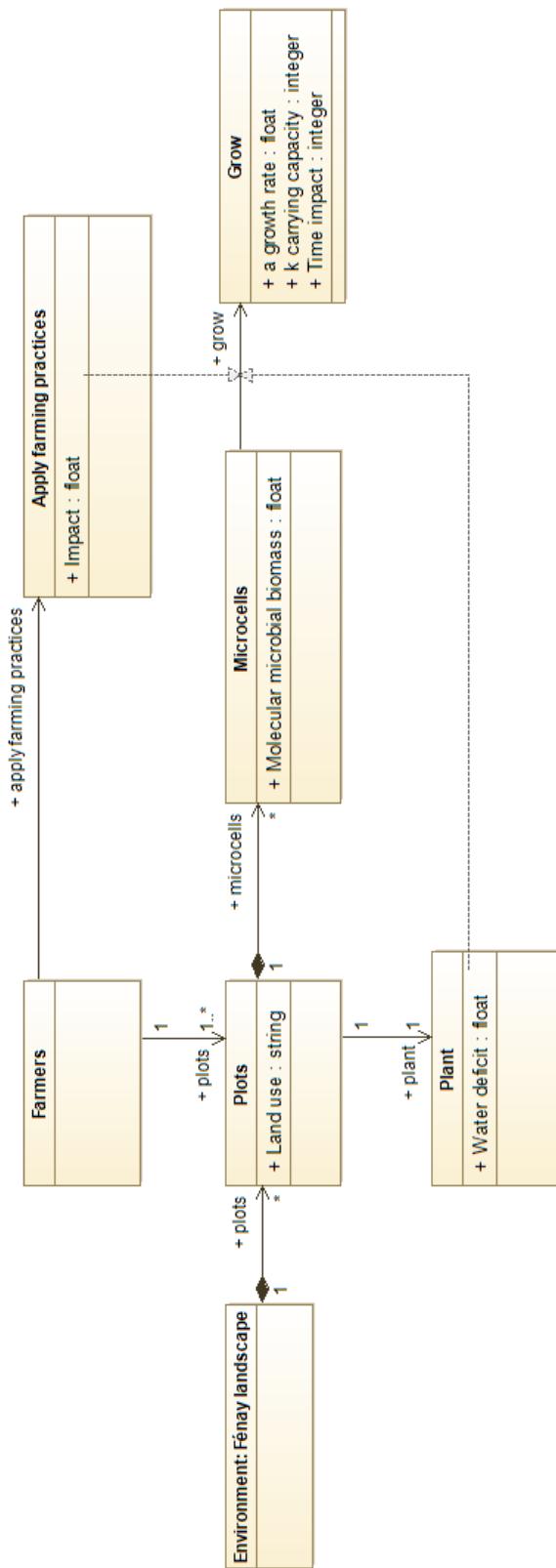


Figure 2: UML class diagram of the model

**95    3.1. Overview**

**3.1.1. Purpose**

The purpose of this model is to simulate soil microbial biomass dynamics depending on the farming practices from plot to landscape scales over time.

**3.1.2. Entities, state variables and scale**

**100** This hybrid model was created based on an agent-based approach coupling with equation-based model and was supplemented by ecological concepts and other sub-models. The environment was defined based on the shape file of Fénay landscape and was subjected to external factors like rainfall which could interact with plant and modify soil microbial biomass. In this model, different agents were considered (figure 2):

- *Farmers agent* – Farmers are represented by a farm with a unique ID and includes several plots so that each farmer own several agricultural plots over the landscape. Farmers have to manage their soils and apply farming practices based on real practices applied at Fénay landscape between 2010 and 2019.
- *Plot agents* – Plots can be distinguished by their land use (opposition between forest and agricultural plots). Each agricultural plot is owned by one farmer agent and thus, can be impacted by farming practices. All plots agents together constitute the model environment.
- *Microcells agents* – Microcells entities measure at most 30m per 30m (minimum distance between two sampled sites) and are adapted to the shape of plots (limits between plots, exclusion of roads and rivers). Each microcell agent contains information about soil physicochemical properties (SOC, TN, pH, texture, elevation, soil depth, water-holding capacity). The water-holding capacity was divided in two compartments: WHC1 (0-20 cm depth) and WHC2 (from 20 cm depth to the bottom of the soil profile). Only the WHC1 was considered in order to calculate the number of days of water stress. It also contains soil microbial characteristics, in particular soil molecular microbial biomass that will evolve uniformly in the plot agent over time.
- *Plant agents* – Plant agents permit to represent the crop cultivated at the plot level. Each plot agent can have one type of plant over it. This plant takes up water and release it into the atmosphere via evapotranspiration depending on the decade of the year (10 days per 10 days). Rainfall at the landscape scale (environment of the simulation) can fill water-holding compartments, in priority WHC1.

**3.1.3. Process overview and scheduling**

Simulation step is set with a daily timescale and last approximately 2 hours. Processes are executed as follows:

- 125    1. Farmers agents apply their farming practices (actions agents) on their fields (agricultural plots agents).**

2. Actions impact on agricultural plots. Biomass behavior was defined based on a recursive partitioning and regression trees. A threshold value of biomass is picked randomly in the corresponding tree leaf distribution and applied to the biomass of each microcell agent concerned.
  3. Microcells agents grow according to specific parameters that was calibrated (see below) and according to the impact of actions if necessary.
- 130**
4. Water deficit is calculated in each microcell agent thanks to a pedotransfer model based on a two water-holding capacity hydrological model [27] described below (see 3.3.2).
  5. Parameters are updated for each agent, depending of the actions of the day and growth parameters.

### 3.2. Design concepts

#### 135 3.2.1. Basic principles

Due to (i) the huge number of microorganisms evolving in a soil (nearby  $1e10^9$  individuals. $g^{-1}$  of soil), (ii) and the objective of the model, each bacteria or fungi, could not be represented as individuals; They should be describe with a population oriented point of view inside spatial entities animated by processes [14]. Soil microorganisms are represented by microcells agents: 30 m length X30 m height X20 m depth cells qualified by a daily behaviour. Various studies showed that microbial communities are impacted by agricultural practices such as: (i) tillage [28, 4], (ii) mineral fertilizer inputs [29, 30], (iii) pesticides [5, 6], (iv) or the crop rotation [31, 29]. These agricultural practices modify the ecological niches of bacteria and fungi, and thus lead to the variation of soil microbial biomass mainly due to determinist processes. The model MAS<sup>2</sup>MIC presented in this study is based on results obtained thanks to the monitoring of Fénay landscape (Burgundy, France) where agricultural practices are known in details since 2004 and soil physicochemical properties and microbial biomass were measured in 2011, 2016 and 2019. The simulated results of the model were confronted to observed biomass values. In particular, we hypothesis that soil microorganisms grow following a logistic equation-based model where microbial biomass growth parameters had to be defined. The growth rate is assumed to be constant over time whereas the carrying capacity which reflect microbial habitat capacity was impacted by agricultural practices and water stress. Impacts of farming practices and water stress were modeled thanks to recursive partitioning and regression trees. Bibliographic research also permitted to ensure results given by the the model.

#### 140 3.2.2. Emergence

In order to identify the emergence of microbial biomass dynamics at different spatial scales (microcells, 145 plots and landscape scales) in regard to farming management, a visualization map of microbial biomass can be displayed throughout simulations. Calibration were led first by searching soil biomass growth parameters that fit better to the Fénay calibration database and determining impacts of each farming practices based on recursive partitioning and regression trees. After this calibration step, outputs data can be compared to the measured data at Fénay landscape in September 2016 and September 2019. Spatial maps outputs can 150 also be compared to interpolated data on Fénay.

### *3.2.3. Interaction*

Farmer and plant agents (*via* water stress) can impact microcells agents and in particular their microbial biomass.

### *3.2.4. Stochasticity*

<sup>165</sup> Agricultural practices and water stress can both impact soil microbial biomass. However, this impact can be different even if soil properties and farmers' actions are identical. The impact value is randomly picked in a given distribution in the corresponding leaf decision tree, so that the impact of one practice will not always be the same. In order to restrict extreme values, each impact value is picked 30 times, the impact correspond to the mean of obtained values.

### *3.2.5. Collectives*

We hypothesized that a farming practices on a single farm parcell (represented by the plot agents) had the same impact for all the plot. So, microcells agents owned by the same plot agent will follow the same evolution of their microbial biomass (increase, decrease, stable) at the same time.

### *3.2.6. Observation*

Model outputs were chosen in order to calibrate the model and to obtain predicted values of soil microbial biomass close to those observed. The results of MAS<sup>2</sup>MIC model can permit to understand how soil microorganisms grow over time and how much time last different agricultural practice over soil microbial biomass. The impact of farming management which is composed by the different agricultural practices chosen by the farmers must be represented by the successive impacts of each practice over time. To do so, growth parameters of the model must be calibrated and explored: *a* the growth rate and *k* the carrying capacity. Maximum and minimum of both parameters were determined and 100,000 simulations were launched with a genetic algorithm exploration in order to search best parameters compared to measured data on Fénay landscape. Best paired parameters were selected by minimizing the RMSE (root mean square error, [Equation 1](#)).

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - y_i)^2} \quad (\text{Equation 1})$$

<sup>175</sup> where:

*n* = number of observations

$\hat{y}_i$  = the predicted value for the *i* observation

*y<sub>i</sub>* = the observed value of the *i* observation

<sup>180</sup> Then, 3840 simulations with different time impact (from 7 days to 112 days, every 7 days; 30 replicates each) were led in order to determine the response time of microcells agents to farming practices and water stress. Results were saved for each simulation in order to study and compared both global spatial distribution and biomass predicted as compared to real values in September 2016 and 2019 only on 30% of Fénay datasets

left. 5250 more simulations permit to refine the results of the calibration. A total of 338 different sets of  
 185 parameters were explored and permit to calibrate the model and explore its responds depending on growth parameters and time impact of practices.

### 3.3. Details

#### 3.3.1. Initialization

The model was always initialized with the information obtained on Féney landscape on September 2011. It  
 190 concerned the shape of the environment, the number of farmers, plots, microcells and plants agent. Microbial biomass growth characteristics ( $a$ ,  $k$ , time of impact  $t$ ) were explored by changing their value for each initialization parameters simulation.

#### 3.3.2. Input data

Farmers and microcells agents were provided as shapefiles. Soil physicochemical properties and microbial  
 195 biomass was determined for each microcells agent based on measured data and interpolated values. Actions correspond to each real farming practice led by farmers between September 2010 and September 2019 and were provided as csv file. Microbial biomass simulation started on 25<sup>th</sup> of September 2011, date of first data sampling and simulation is run until 25<sup>th</sup> of September 2019, date of the third (and last) data sampling. At the same time, rainfall and Penman evapotranspiration are given daily on the same period.

#### 200 3.3.3. Submodels

First, microbial biomass behavior depending on agricultural practices and water deficit had to be defined. To do so, a Recursive Partitionning and Regression Tree modeling method (RPART) was used. In order to understand agricultural practices impacts on soil microbial biomass, only agricultural plots were selected over the landscape. Agricultural practices were categorized in 4 agronomic leverage: crop rotation, soil tillage, use  
 205 of chemical fertilizers and use of chemical pesticides. For each class, corresponding variables were selected and permit to create respective trees. Those trees are binary trees that can be created based on both quantitative and qualitative variables. It permits to split the data into multiple homogeneous sub-spaces represented by the leaves of tree. The results can be used as a set of rules in order to predict the outcome variable (here, microbial biomass). An example is showed in figure 3. In order to avoid over-fitting, pruning was applied to  
 210 trees depending on the cp (complexity parameter). Basically, pruning tree permit to avoid split that does not improve the overall quality of the representation tree. Then, the distribution of the biomass for each leaf represented by the histogram were reported as rules in the multi-agent model in order to pick a threshold value of microbial biomass for agricultural practices when applied. This value is compared to a reference value calculated based only on the physicochemical parameters thank to the model created by Horrigue et  
 215 al. (2015) [24] at the France scale.

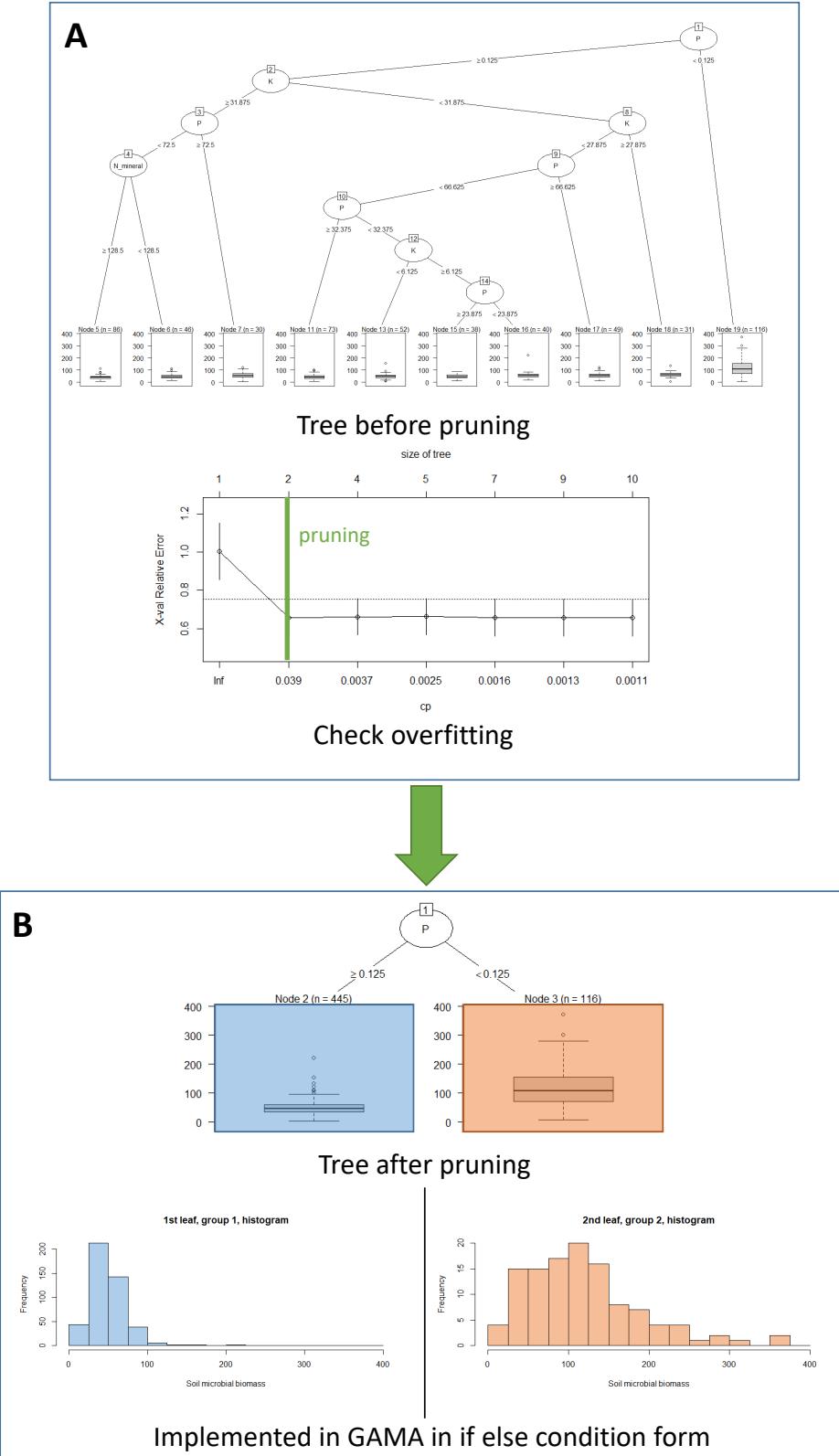


Figure 3: The A part presents the tree before pruning and its complexity parameter checking. The B part presents the final tree after pruning and the distribution of the biomass for each final leaf. the blue histogram corresponds to the distribution of soil microbial biomass in the first group created by the tree (first leaf), the orange one correspond to the second one.

As the crop rotation and the tillage variables did not lead to a valid decision tree, an other method had to be defined for those agricultural classes. These classes are composed of only one qualitative variable. As the soil microbial biomass did not follow a normal distribution, a kruskall-wallis test was applied in order to figure out if one or more plant and tillage categories could be distinguished from the others. The kruskall-wallis test was not significant for plant categories ( $p$  value = 0.2138, figure 4). On the contrary, at least one tillage category was different from the others ( $p$  value = 0.003, igure 5). So, the distribution of each tillage categories were used in order to pick a threshold value when a tillage practice is applied on an agricultural plot.

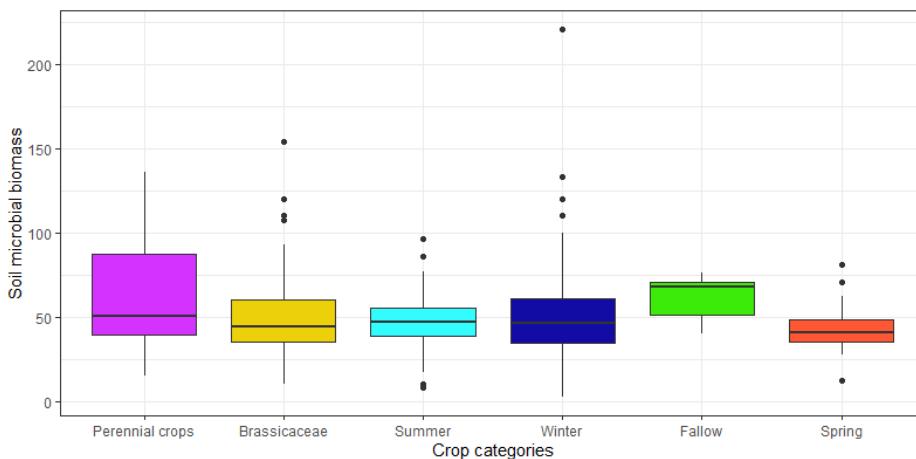


Figure 4: Boxplot representing soil microbial biomass in agricultural plots depending on tillage categories

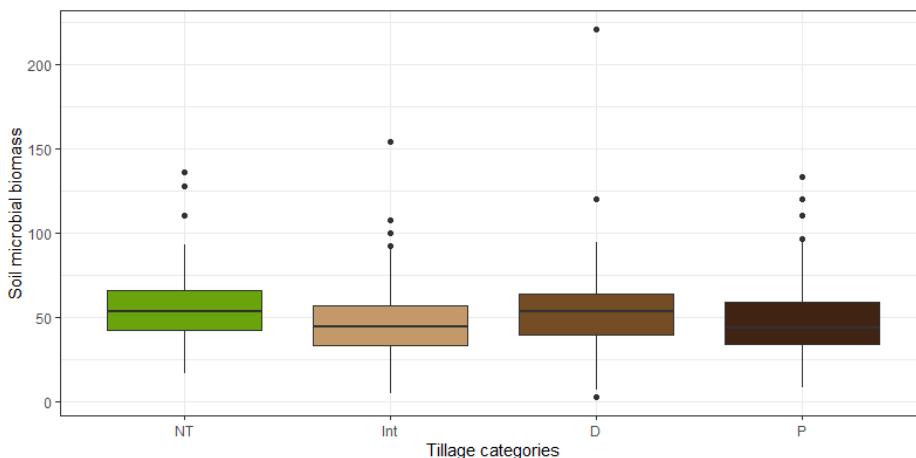


Figure 5: Boxplot representing soil microbial biomass in agricultural plots depending on tillage categories

Furthermore, microbial biomass growth had to be determined whenever an agricultural practice was applied or not. For this, a logistic equation-based model was used in order to determine growth parameters

of soil microbial biomass for each microcells agent ([Equation 2](#)).

$$\left( \frac{dn}{dt} \right) = a \times n \times \left( 1 - \frac{n}{k} \right) \quad (\text{Equation 2})$$

Parameters  $a$  (the growth rate) and  $k$  (the carrying capacity) were found based on a genetic algorithm exploration. Then, time impact is seeking based on an exploration of the model. As soil micro-organisms can grow even when there is no impact from agricultural practices, growth were permit at anytime of the simulation in any land use but with fixed growth parameters (for one simulation,  $a$  and  $k$  parameters did not change over time).

Another sub-model that permit to calculate water deficit for plant each year was incorporated to the model. This sub-model is based on a division of soil water-holding capacity into two compartments [27] where precipitation, evapotranspiration and soil texture is taking into account. In this study, when the first water-holding capacity (WHC1, shallow, 20cm deep) was empty, plant and thus micro-organisms were considered in a water stress context. The number of days of water stress on a sliding window of one year were considered in order to calculate the impact of water stress on soil microbial biomass thanks to recursive partitioning and regression tree.

**4. Results**

An exploration of the possible values of microbial growth parameters had to be led in order to identify which set of parameters can permit to obtain (or tend to) the observed data. To do so, 70 % of Fénay database was used (except for the first calibration step were all forest plots were taken into account). First, growth parameters  $a$  and  $k$  must be chosen before determining the time impact. An iterative process simulation was led in order to first calibrate  $a$  and  $k$  couples and then refine their values and determinate the time of agricultural practices and water deficit impacts on soil microbial biomass for the overall model. The several steps and the range of parameters are summarized in table 1. This exploration was performed using the GAMA platform (1.8 version) and R (3.6.3 version). The package gamar <https://r-and-gama.github.io/gamar/> was used in order to generate the experiment plan. The simulations were executed in batch via the cluster of the computing center (mésocentre de calcul) of Franche-Comté University. Thirty cores were allocated to this project, the first 3840 simulations lasted 330 days and the others 5520 took approximately 450 days (one simulation last about 2 hours).

#### *4.1. Experimental design*

The first step consisted in a calibration of the sub model for microbial growth. An exploration permit to constrain values for  $a$  and  $k$  parameters. In order to do that, soil microbial biomass only from forest plots was selected. Based on these data, growth parameters  $a$  and  $k$  had to be determined thanks to a logistic equation-based model ([Equation 2](#)).

Table 1: Range of parameters at each calibration step.

Parameter	Default value	Unit	Range step 1	Range step 2	Range step 3
Beggining of the simulation	2011-09-25	day	2011-09-25	2011-09-25	2011-09-25
End of the simulation	2019-09-25	day	2019-09-25	2019-09-25	2019-09-25
a growth rate	-	$\mu\text{g.g(soil)}^{-1}.\text{day}^{-1}$	[ $1 \times 10^{-3} : 10$ ]	[ $1.110^{-3} : 17.3710^{-3}$ ]	fixed : $2.39823 \times 10^{-3}$
k carrying capacity	-	$\mu\text{g.g(soil)}^{-1}$	[1 : 379]	[64 : 290]	[60 - 150] each 5 $\mu\text{g.g(soil)}^{-1}$
t time impact	-	day	-	[7 - 112] each 7 days	[3 - 30] each 3 days
			a	k	a
			1.09175x10 <sup>-3</sup>	289.06149	
			2.10312x10 <sup>-3</sup>	145.08334	
			2.39823x10 <sup>-3</sup>	64.07298	
			8.62071x10 <sup>-3</sup>	91.8451	fixed : [60 - 150] each
			14.05464x10 <sup>-3</sup>	67.88588	$2.39823 \times 10^{-3}$ 5 $\mu\text{g.g(soil)}^{-1}$
			14.51333x10 <sup>-3</sup>	89.77826	
			16.81847x10 <sup>-3</sup>	82.36922	
			17.36931x10 <sup>-3</sup>	79.82848	

The maximum and the minimum of the carrying capacity were assessed by the maximum and minimum values (1 to 379  $\mu\text{g.g}(\text{soil})^{-1}$ ) of soil molecular microbial biomass at Féney landscape, all plot types and all sample years together. As microbial biomass does not identify a number of individuals but a quantity in  $\mu\text{g}$  per gram of soil, the growth rate cannot represent a number of new individuals per time unit (day) but a quantity. Furthermore, a large majority of microorganisms cannot be cultivated (between 90 and 99%). Those who are cultivable can grow fast, depending on the environment (temperature, humidity, nutrients quantity and accessibility). For example, in optimal conditions, the bacteria *Escherichia coli* can divide every 20 min and so the growth rate of the population measured in individuals per hour can be between 0.2 to 1.3 units per hour [32]. Unfortunately, it could not be assumed that this bacteria can represent soil microbial organisms growth well. So, a large panel of possible growth rate values was prospected in this study from  $1 \times 10^{-3}$  to  $10 \mu\text{g.g}(\text{soil})^{-1}$ . This first step was led thanks to a genetic algorithm from a population of 44 sampling points where soil microbial biomass is known for 3 dates so 2 periods of growth were selected (from September 2011 to September 2016 and from September 2016 to September 2019). The objective function (fitness) was based by minimizing the root mean square error (RMSE) between observed and modeled values obtained with the different growth parameters  $a$  and  $k$ . This step was implemented on the Gama Platform software only.

The second step consisted in the calibration of the model by adding the impact of agricultural practices or water stress and their time impact on soil microbial growth. Based on the best couple of  $a$  and  $k$  parameters that minimize the RMSE, 16 time impact  $t$  parameters were tested with 30 replicates each, giving a total of 3840 launched simulations. Based on these simulations, an analysis of the stability of the results were assessed using 30 replicates of one set of parameters ( $a = 2.39823 \times 10^{-3} \mu\text{g.g}(\text{soil})^{-1}.\text{day}^{-1}$ ,  $k = 64.07298 \mu\text{g.g}(\text{soil})^{-1}$ ,  $t = 7$  days). In order to refine this calibration on agricultural plots, 5225 simulations were led based on a fixed growth rate  $a$  leading to 205 possible combinations of carrying capacity  $k$  and time impact  $t$  (25 replicates each).

Finally, based on the best set of parameters, a cross-validation was led on the 30% of the data left. As a focus was done on the effect of agricultural practices on soil microbial biomass over time, forest sampling points were not taken into account.

**285 4.2. Calibration**

The calibration of the present model consisted in first the calibration of the sub-model of soil microbial growth, then a calibration of the soil microbial growth in an agricultural context and finally a third step to refine results of the model parameters.

**4.2.1. Calibration of the sub-model logistic growth**

Concerning the calibration of the sub-model logistic growth, 100,000 simulations were launched. The figure 6 presents the results of the 100,000 simulations obtained with the genetic algorithm. Only 14,06% of the results led to a suitable solution (RMSE equal to a finite value). For those simulations, the growth

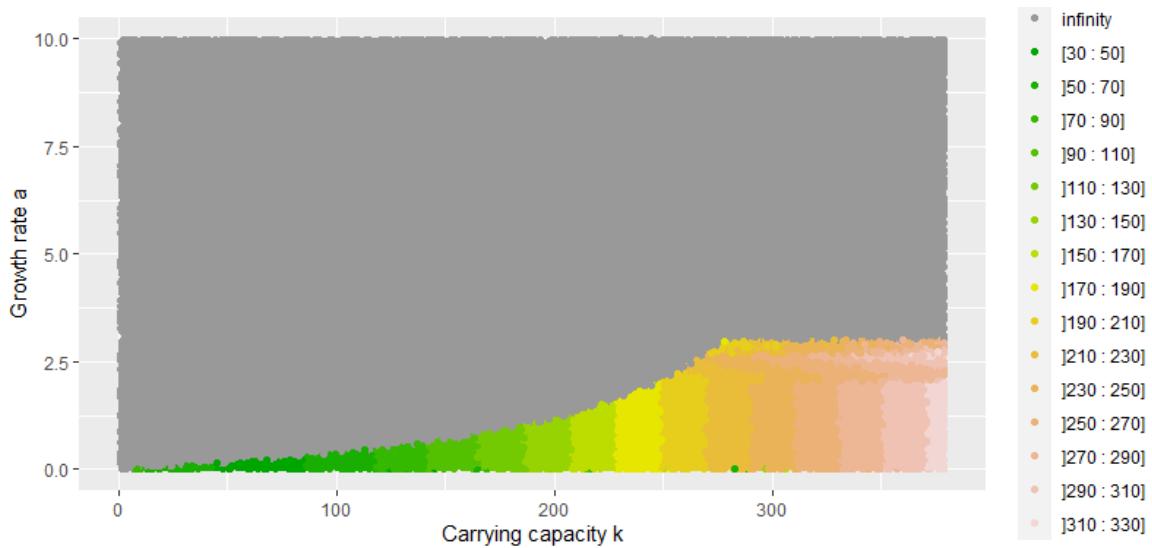


Figure 6: Results for the first step

rate was systematically under  $3.25 \mu \text{g.g(soil)}^{-1}.\text{day}^{-1}$ . Among the finite values of RMSE, the minimum value was about 35.89 while the maximum was about 326.22. The set of parameters that has obtained the smallest values of RMSE were those with a  $a$  parameter under  $0.75 \mu \text{g.g(soil)}^{-1}.\text{day}^{-1}$  and a  $k$  parameter under  $175 \mu \text{g.g(soil)}^{-1}$ . 8 couples of  $a$  and  $k$  parameters permit to obtain a RMSE under 45, so those 8 set of parameters  $a$  and  $k$  were chosen as couples in order to calibrate the model on agricultural plots.

#### 4.2.2. Calibration of soil microbial biomass growth

In this step, the impact of agricultural practices and water deficit on soil microbial biomass was added. The time that these impact last on soil microbial biomass was unknown, so 16 different time impacts were tested from 7 to 112 days with a step of 7 days. Results are shown on figure 7. Among the possible growth rate parameters, boxplots clearly show that the smallest RMSE is obtained with a small  $a$  parameter under  $1 \times 10^{-3} \mu \text{g.g(soil)}^{-1}.\text{day}^{-1}$  either in 2016 or 2019, the best results were obtained with a  $a$  equal to  $2.34 \times 10^{-3} \mu \text{g.g(soil)}^{-1}.\text{day}^{-1}$ . With a higher value of  $a$ , the RMSE increased and was more variable, which lead to more errors in the predicted values and an unstable results. As  $a$  and  $k$  parameters were considered by paired, the best carrying capacity was the one associated to the best  $a$  parameter :  $k = 64.07 \mu \text{g.g(soil)}^{-1}$ . However, other paired parameters  $a$  and  $k$  could be used. The carrying capacity depends on the habitat of the microorganisms: as forest can host more microorganisms, the  $k$  parameter that fit best forest data was equal to  $145.08 \mu \text{g.g(soil)}^{-1}$ . Thus, several carrying capacity must be evaluated in order to model soil microbial biomass in agricultural and forest plots. However, as the main goal of the present model is to predict the impact of agricultural practices on microbial biomass, we choose to focus our analysis only on agricultural plots. Regarding time of the impact, a huge variability was observed depending on the other parameters of the simulation. However, the decrease of the RMSE can be highlighted as a trend for values

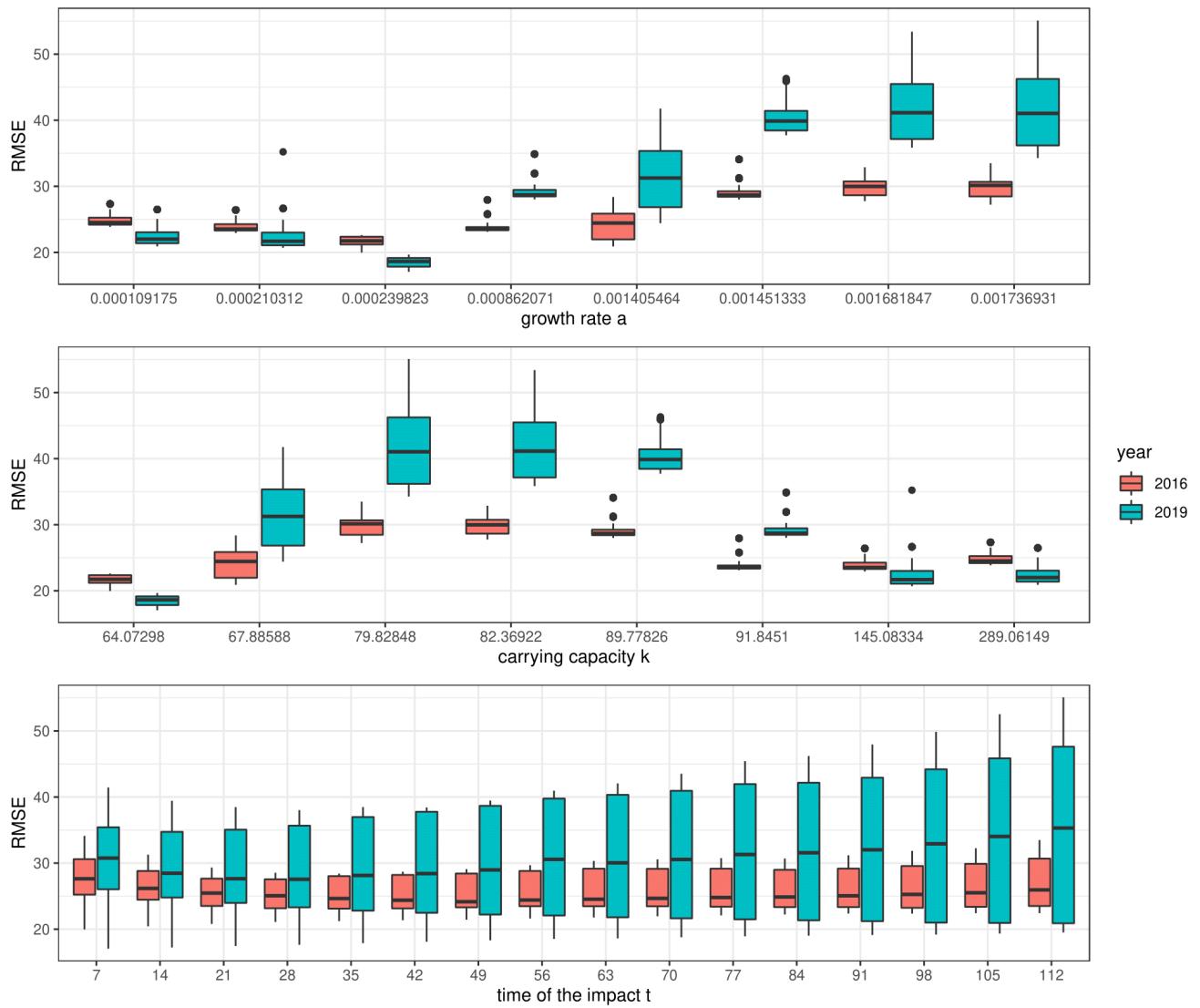


Figure 7: Results of the calibration of each parameters. The RMSE is represented depending on the parameter and the considered year symbolized by different colors.

of  $t$  under 35 days. In order to refine the calibration of the model, a parameter was fixed and several  $k$  and 315  $t$  parameters were evaluated in the third step.

#### 4.2.3. Refining of soil microbial biomass growth and time impact of agricultural practices

This third step permitted to refine the calibration for  $k$  and  $t$  parameters with a fixed value of  $a$  in an agricultural context. Results in figure 8 concern agricultural plots only. The trends were more pronounced at this step and showed that a smaller value of  $k$  parameter permitted to obtain better results by reducing the 320 RMSE. On the contrary, better results had been found with a higher time of impact. Also, the variability of the RMSE was smaller with a  $t$  equal to 30 days than the other values tested. Finally, the set of parameters

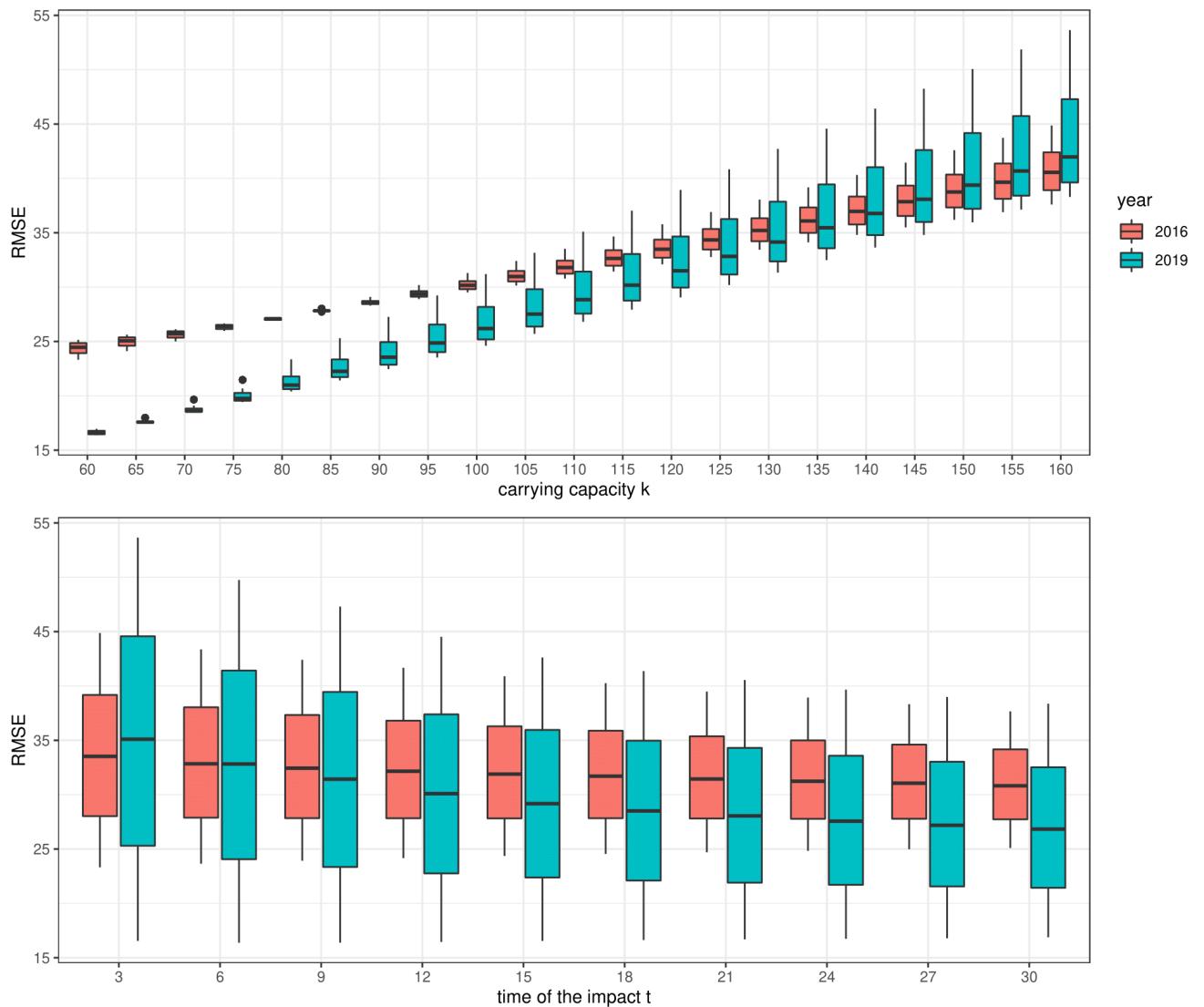


Figure 8: Results of the refine calibration of  $k$  and  $t$  parameters. The RMSE is represented depending on the parameter values and the considered year symbolized by different colors.

that seems to minimize the RMSE in the prediction of soil microbial biomass in an agricultural context and limited the variability of the result was the following :  $a = 2.34 \times 10^{-3} \mu\text{g.g(soil)}^{-1}.\text{day}^{-1}$ ,  $k = 60 \mu\text{g.g(soil)}^{-1}$  and  $t = 30$  days. For this set of parameters, the mean RMSE for microbial biomass values in 2016 was on average about 25.13 with a minimum of 25.09 and a maximum of 25.15 over the 25 repetitions and in 2019, RMSE was a little bit smaller with an average of 16.92, a minimum of 16.88 and a maximum of 16.96. Other parameters could be used as indicators in order to choose the best set of parameters. Globally, they all followed the same trends and indicated that parameters cited above are the most accurate. For example, like the RMSE indicator, the difference between observed simulated values was taking into account and must tend

330 to zero. For this set of parameters, the mean difference between observed and predicted values was about -2.66 for values in 2016 and -4,87 for values in 2019. Furthermore, the correlation between the observed and the predicted values should normally tends towards 1. However, this correlation was weak because of the forcing effect of the sub-model microbial growth that force the values to tend towards the carrying capacity. The mean of this correlation was about 0.17 in 2016 and 0.45 in 2019. These indicators show that the model  
335 was able to better predict microbial biomass in 2019 than in 2016, based on the selected set of parameters.

#### 4.3. Model stability analysis

The model stability was determined based on a specified set of parameters picked in the second step of the calibration. Based on the 30 launched replicates, variance of the RMSE for the microbial biomass in 2016 was identified depending on the number of launched simulations. For each taken number of simulation, all  
340 the different combinations had been identified. As it may represent a large number of possible combinations, 10,000 random combinations were sampled over the possible ones (or less when it was not possible). The figure 9 presents the result of the maximum and the minimum variance of the RMSE over data in 2016 depending on the considered number of simulations. The variability of the results is reduced with the increase of the number of simulations. However, the variance seems to be more stable from 20 to 25 simulations. In any  
345 case, the variance of the RMSE was really small with a maximum of  $6.39 \times 10^{-5}$  and a minimum of  $6.16 \times 10^{-10}$ , indicating that the predicted values of microbial biomass across the different simulations, with a given set of parameters, is relatively stable. The same trend was obtained based on the RMSE in 2019 (data not shown).

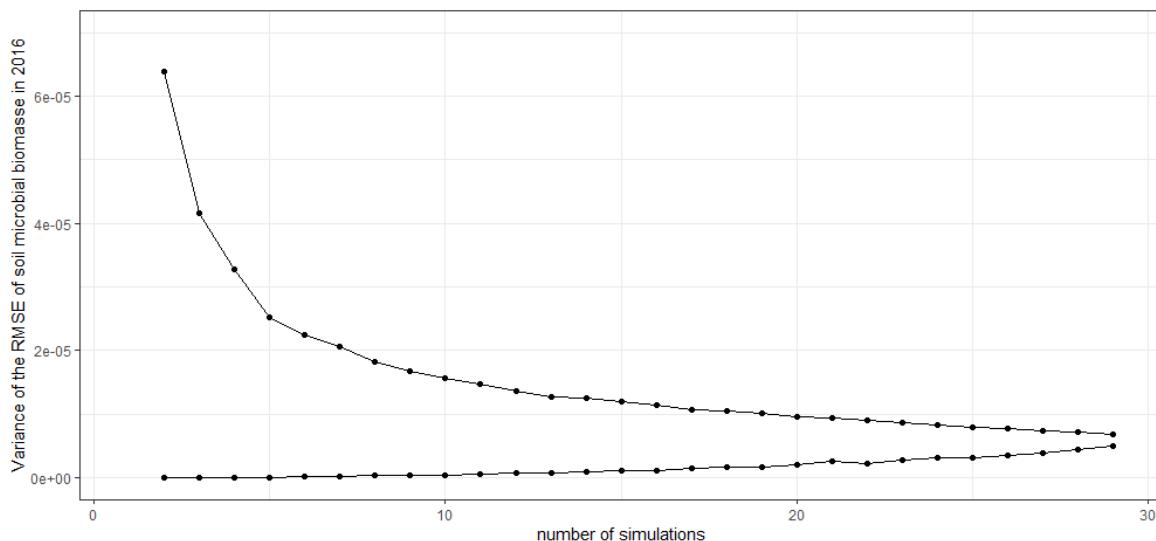


Figure 9: Variance of the RMSE of soil microbial biomass depending on the number of simulation

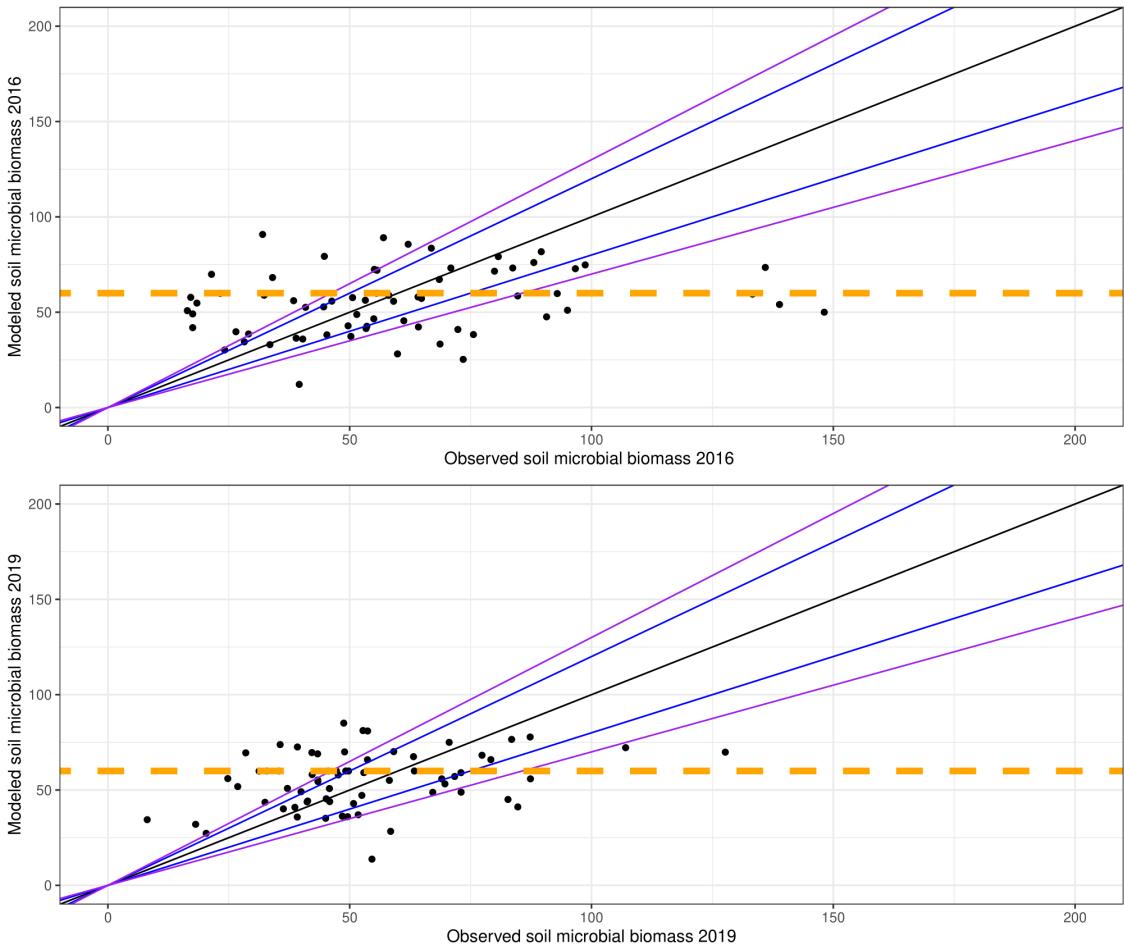


Figure 10: Cross-validation on 30% validation data in 2016 and 2019. The black line correspond to the 1:1 line ( $y=x$ ); uncertainty of the microbial biomass measures are represented by blue lines ( $\pm 20\%$ ) and purple lines ( $\pm 30\%$ ). The orange dotted line correspond to the carrying capacity  $k$ .

#### 4.4. Cross validation and ecological result analysis

The 30% part of the data permit to cross-validate the result of the model. The figure 10 permits to visualize the results of predicted data compared to observed data in sampling year 2016 and 2019. Obtained results based on the microbial molecular extraction method has 20% of variability ([33]), so a first validity threshold was fixed at 20%. Among the 66 sampling points that has been set aside for the validation, 40% were well predicted. Considering that sub-model have also its own variability, the threshold validity for the present model could be defined at 30%, so that 50% of the data were well predicted. In 2019, 66% of the data were well predicted (with a variability of 30%). Values that could not be well predicted were those with high time differences. For example, the main part of points that were underestimated by the model were those with a biomass that have more than doubled between two sampling dates. Also, as the carrying capacity define a threshold for the microbial growth, in most cases values tend to be equal to  $k$  parameter.

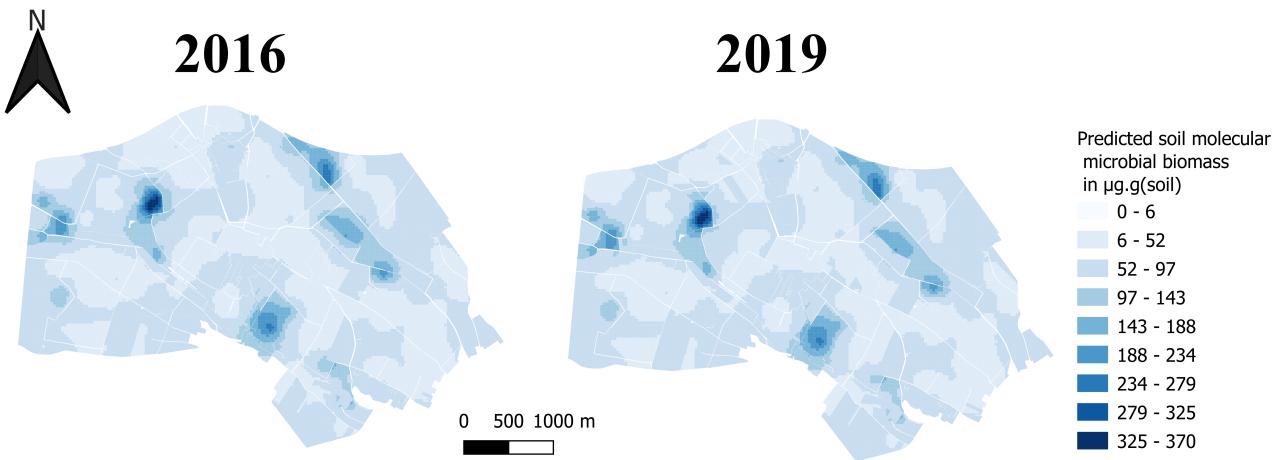


Figure 11: Spatial distribution of the predicted values of microbial biomass in 2016 and 2019

<sup>360</sup> Spatial distribution of predicted values of soil microbial biomass in 2016 and 2019 are represented in figure 11. An heterogeneous patchy distribution can be observed for both years at different scales (microcells, plots, landscape). The model permits to recreate the spatial distribution of soil microbial biomass that can be observed for the landscape [21] or at smaller scales like plots ([34]). Small variations are observed between 2016 and 2019 and this is consistent with the observed data.

<sup>365</sup> **5. Discussion**

This model was constructed in an iterative way. First, the goal of the model was defined and the architecture was set up using a coupling approach, mixing theoretical concepts and measured data. Second, several simulation steps were necessary in order to calibrate the present model: one calibration of the sub-model soil microbial biomass growth and two steps for the calibration of the model. The two last steps were not exhaustive and were carried on an exploration of the main parameters of the evolution of soil microbial biomass confronted with empirical data on a landscape, monitored over about 10 years. Parameters that best fitted to the data were selected based on the RMSE criteria. Last but not least, a data set dedicated to the validation step was confronted to the simulation results based on the selected parameters. The protocol ODD permits to define the objectives, the organization of the model, its agents and their different characteristics and behaviors. At this step, data from the monitoring landscape concerning agricultural practices, soil physico-chemical parameters and measured molecular microbial provided a baseline in order to define the behavior of the microbial biomass evolution. As the goal was mainly to evaluate the effects of agricultural practices on

soil microbial biomass, the calibration step were refine only on agricultural plots. Within these agricultural plots, microcells agents could have their microbial biomass evolving daily in response to agricultural practices and water deficit. In agricultural plots, fitted microbial growth rate was relatively slow compared to the one observed for example for *Escherichia coli* [32] bacteria. This growth rate is not easy to interpret because most often, study are focused on one particular specie or condition. Moreover, data are usually measured *in vitro* and only on cultivated microorganisms which represent only a few percentage of bacteria, archeae and fungi present in soils, whereas in the present study, data collection was *in vivo*. However, this slow growth rate can be explained by the small variation of physicochemical parameters over time, so ecological niches are nearly unchanged. Moreover, laboratory experiment uses specific growing medium where food and habitat are restricted whereas in soil, numerous interactions permit a renewal of trophic resources. A recent study [35] found that two different life strategies of microorganisms corresponding to copiotroph and oligotroph life styles, exist and lead to two different growth rates. Copiotroph prokaryotes rapidly assimilate nutrients when available but also present a higher mortality rate when there is no resources, so they have a fast growth rate whereas oligotroph prokaryotes grow more slowly and are more resistant to stress but used to have great affinities for their substrates. However, their study based on genes could correspond to the *in vivo* environment, but each gene was taken separately. Concerning the present study, it was not possible to identify a specific strategy for the entire microbial community. Nevertheless, microbial communities growth is probably different between forest and agricultural plots as various best fitted carrying capacity values were obtained for each land use. Growth rate should probably remain the same (as the second step considered all the plots) but the carrying capacity should be higher in forest plots than in agricultural plots. At the french national scale, the mean biomass values observed in the context of the French Soil Quality Monitoring Network (RMQS) was about  $38\mu\text{g}(\text{soil})^{-1}$  in cropland and about  $76\mu\text{g}(\text{soil})^{-1}$  in forest. At landscape, soil microbial biomass values observed were slightly higher, so that the carrying capacity was about  $60\mu\text{g}(\text{soil})^{-1}$ . Furthermore, the cross-validation suggests that maybe some agricultural practices can rapidly increase or decrease the microbial biomass so the growth rate could be modulated. In the same way, the time impact for each agricultural practice was considered identical for all type of practices. However, some practices could impact over a longer or a shorter time than other type of practices.

Concerning agricultural plots, the model was able to predict values in up to 55% of the cases. Bad predicted values correspond to samples where the soil microbial biomass increased or decreased more than 2 times between the 2 observed dates, so the growth rate could not permit to reach the measured value. This weak point suggests that the growth rate and carrying capacity could be modulated by the practices and / or the model does not allow enough stochasticity in the variation of the biomass when an impact is picked up. A way to improve this aspect should be that each practice could change the growth rate and the carrying capacity and could have an effect over longer or fewer days. This modification could be inserted regards to theoretical concepts like the resistance and the resilience of the microbial community after a disturbance like soil tillage or chemical pesticides uses. In fact, chemical inputs are not easy to interpret because it

adds molecules on soil that can help microorganisms (resources) or on the contrary delete them (biocide) 415 [5, 6] with a effect that could last for short to long period. Thus, these practices could last over different periods so bibliographic research must be put in regards to this study. Predicted values of microbial biomass displayed a heterogeneous distribution over space. It corresponds to the spatial patterns usually expected for soil microbial biomass at different scales [21]. So MAS are very suitable for modeling spatial ecological processes [36]. Future improvements of the model must not disrupt this patterns. In that way, it should be 420 better to model soil microbial biomass also in forest plots so that the spatial distribution at the landscape scale can be preserved. To go further, several modifications should be tested and implemented in the model. Other validation steps must be applied on completely external data in order to analyze the results in another pedological context and with different agricultural practices and thus have another validation of the model. It also permits to explore the validity range of the model. A further exploration should be led in order to 425 improve the model so that it can be used as decision support instrument. Furthermore, as the model was constructed on agricultural practice applied on Fénay landscape which is mainly conventional management, a sensitivity analysis depending on agricultural practices should be led in order to analyze the response of the model and its range validity. A participatory approach can be employed in order to confront the model to expert advice. SMA and in particular those created with Gama Platform are adapted to the participatory 430 modeling [13] and can permit to have another look on the model. This work is necessary to understand the challenges around the creation of this type of model and exchange with stakeholders.

## 6. Conclusion

Models based on multi-agent systems are able to afford dynamics of soil processes across several spatial scales over time. Thanks to SMA, a model capable of predict the dynamics of soil microbial biomass facing 435 the effect of agricultural practices and water deficit was modeled. To do so, a coupling approach where ecological concepts and empirical data based on a landscape monitored for 10 years were used. Simulated values of soil microbial biomass respond to the impacts without damaging the spatial organization of soil microbial communities. Gaps have been identified and will be managed by further exploration. This study may constitute a first step for the future of the agricultural management and can help the transition for a 440 sustainable use of agricultural soil.

## References

- [1] M. Schloter, P. Nannipieri, S. J. Sørensen, J. D. van Elsas, Microbial indicators for soil quality, *Biology and Fertility of Soils* 54 (1) (2018) 1–10. [doi:10.1007/s00374-017-1248-3](https://doi.org/10.1007/s00374-017-1248-3).
- [2] N. Fierer, Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome, *Nature Reviews Microbiology* 15 (10) (2017) 579–590. [doi:10.1038/nrmicro.2017.87](https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87).

- [3] P. K. Sahu, D. P. Singh, R. Prabha, K. K. Meena, P. Abhilash, Connecting microbial capabilities with the soil and plant health: Options for agricultural sustainability, *Ecological Indicators* 105 (2019) 601–612. [doi:10.1016/j.ecolind.2018.05.084](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.05.084).
- [4] J. Kraut-Cohen, A. Zolti, L. Shaltiel-Harpaz, E. Argaman, R. Rabinovich, S. J. Green, D. Minz, Effects of tillage practices on soil microbiome and agricultural parameters, *Science of The Total Environment* 705 (2020) 135791. [doi:10.1016/j.scitotenv.2019.135791](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135791).
- [5] E. Wołejko, A. Jabłońska-Trypuć, U. Wydro, A. Butarewicz, B. Łozowicka, Soil biological activity as an indicator of soil pollution with pesticides – A review, *Applied Soil Ecology* 147 (2020) 103356. [doi:10.1016/j.apsoil.2019.09.006](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.09.006).
- [6] B. Ramakrishnan, K. Venkateswarlu, N. Sethunathan, M. Megharaj, Local applications but global implications: Can pesticides drive microorganisms to develop antimicrobial resistance?, *Science of The Total Environment* 654 (2019) 177–189. [doi:10.1016/j.scitotenv.2018.11.041](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.041).
- [7] C. Chen, H. Y. H. Chen, X. Chen, Z. Huang, Meta-analysis shows positive effects of plant diversity on microbial biomass and respiration, *Nature Communications* 10 (1) (2019) 1332. [doi:10.1038/s41467-019-09258-y](https://doi.org/10.1038/s41467-019-09258-y).
- [8] J. Li, S. Jian, C. S. Lane, C. Guo, Y. Lu, Q. Deng, M. A. Mayes, K. E. Dzantor, D. Hui, Nitrogen Fertilization Restructured Spatial Patterns of Soil Organic Carbon and Total Nitrogen in Switchgrass and Gamagrass Croplands in Tennessee USA, *Scientific Reports* 10 (1) (2020) 1211. [doi:10.1038/s41598-020-58217-x](https://doi.org/10.1038/s41598-020-58217-x).
- [9] D. N. Chavarria, C. Pérez-Brandan, D. L. Serri, J. M. Meriles, S. B. Restovich, A. E. Andriulo, L. Jacquelín, S. Vargas-Gil, Response of soil microbial communities to agroecological versus conventional systems of extensive agriculture, *Agriculture, Ecosystems & Environment* 264 (2018) 1–8. [doi:10.1016/j.agee.2018.05.008](https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.05.008).
- [10] R. Huber, M. Bakker, A. Balmann, T. Berger, M. Bithell, C. Brown, A. Grêt-Regamey, H. Xiong, Q. B. Le, G. Mack, P. Meyfroidt, J. Millington, B. Müller, J. G. Polhill, Z. Sun, R. Seidl, C. Troost, R. Finger, Representation of decision-making in European agricultural agent-based models, *Agricultural Systems* 167 (2018) 143–160. [doi:10.1016/j.agsy.2018.09.007](https://doi.org/10.1016/j.agsy.2018.09.007).
- [11] B. Kaye-Blake, F. Y. Li, A. M. Martin, A. McDermott, S. Rains, N. Lincoln University (Canterbury (Eds.), *Multi-Agent Simulation Models in Agriculture: A Review of Their Construction and Uses*, no. 318 in *Research Report / Agribusiness and Economics Research Unit, Lincoln University, Agribusiness and Economics Research Unit, Lincoln University, Lincoln, N.Z*, 2010, "March 2010 Includes bibliographical references (p. 41-45).

- [12] R. C. Cardoso, A. Ferrando, A Review of Agent-Based Programming for Multi-Agent Systems, Computers 10 (2) (2021) 16. [doi:10.3390/computers10020016](https://doi.org/10.3390/computers10020016).
- 480 [13] P. Taillandier, A. Grignard, N. Marilleau, D. Philippon, Q.-N. Huynh, B. Gaudou, A. Drogoul, Participatory Modeling and Simulation with the GAMA Platform, Journal of Artificial Societies and Social Simulation 22 (2) (2019) 3. [doi:10.18564/jasss.3964](https://doi.org/10.18564/jasss.3964).
- [14] N. Marilleau, C. Cambier, A. Drogoul, J.-L. Chotte, E. Perrier, E. Blanchart, Multiscale MAS modelling to simulate the soil environment: Application to soil ecology, Simulation Modelling Practice and Theory 16 (7) (2008) 736–745. [doi:10.1016/j.simpat.2008.04.021](https://doi.org/10.1016/j.simpat.2008.04.021).
- 485 [15] H. Vereecken, A. Schnepf, J. Hopmans, M. Javaux, D. Or, T. Roose, J. Vanderborght, M. Young, W. Amelung, M. Aitkenhead, S. Allison, S. Assouline, P. Baveye, M. Berli, N. Brüggemann, P. Finke, M. Flury, T. Gaiser, G. Govers, T. Ghezzehei, P. Hallett, H. Hendricks Franssen, J. Heppell, R. Horn, J. Huisman, D. Jacques, F. Jonard, S. Kollet, F. Lafolie, K. Lamorski, D. Leitner, A. McBratney, B. Minasny, C. Montzka, W. Nowak, Y. Pachepsky, J. Padarian, N. Romano, K. Roth, Y. Rothfuss, E. Rowe, A. Schwen, J. Šimůnek, A. Tiktak, J. Van Dam, S. van der Zee, H. Vogel, J. Vrugt, T. Wöhling, I. Young, Modeling Soil Processes: Review, Key Challenges, and New Perspectives, Vadose Zone Journal 15 (5) (2016) vzej2015.09.0131. [doi:10.2136/vzej2015.09.0131](https://doi.org/10.2136/vzej2015.09.0131).
- 490 [16] J.-U. Kreft, G. Booth, J. W. T. Wimpenny, BacSim, a simulator for individual-based modelling of bacterial colony growth, Microbiology 144 (12) (1998) 3275–3287. [doi:10.1099/00221287-144-12-3275](https://doi.org/10.1099/00221287-144-12-3275).
- [17] J. L. Wilmoth, P. W. Doak, A. Timm, M. Halsted, J. D. Anderson, M. Ginovart, C. Prats, X. Portell, S. T. Retterer, M. Fuentes-Cabrera, A Microfluidics and Agent-Based Modeling Framework for Investigating Spatial Organization in Bacterial Colonies: The Case of *Pseudomonas Aeruginosa* and H1-Type VI Secretion Interactions, Frontiers in Microbiology 9 (2018) 33. [doi:10.3389/fmicb.2018.00033](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00033).
- 500 [18] A. Modwal, S. Rao, Agent-based modelling of biofilm formation and inhibition in *Escherichia coli*, Current Science 109 (5) (2015) 930. [doi:10.18520/cs/v109/i5/930-937](https://doi.org/10.18520/cs/v109/i5/930-937).
- [19] T. Shashkova, A. Popenko, A. Tyakht, K. Peskov, Y. Kosinsky, L. Bogolubsky, A. Raigorodskii, D. Ischenko, D. Alexeev, V. Govorun, Agent Based Modeling of Human Gut Microbiome Interactions and Perturbations, PLOS ONE 11 (2) (2016) e0148386. [doi:10.1371/journal.pone.0148386](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148386).
- 505 [20] L. Dunn, C. Lang, N. Marilleau, S. Terrat, L. Biju-Duval, M. Lelièvre, S. Perrin, N. Chemidlin Prévost-Bouré, Soil microbial communities in the face of changing farming practices: A case study in an agricultural landscape in France, PLOS ONE 16 (6) (2021) e0252216. [doi:10.1371/journal.pone.0252216](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252216).
- [21] F. Constancias, S. Terrat, N. P. A. Saby, W. Horrigue, J. Villerd, J.-P. Guillemin, L. Biju-Duval, V. Nowak, S. Dequiedt, L. Ranjard, N. Chemidlin Prévost-Bouré, Mapping and determinism of soil
- 510

- microbial community distribution across an agricultural landscape, *MicrobiologyOpen* 4 (3) (2015) 505–517. [doi:10.1002/mbo3.255](https://doi.org/10.1002/mbo3.255).
- [22] P. Taillandier, B. Gaudou, A. Grignard, Q.-N. Huynh, N. Marilleau, P. Caillou, D. Philippon, A. Drogoul, Building, composing and experimenting complex spatial models with the GAMA platform, *GeoInformatica* 23 (2) (2019) 299–322. [doi:10.1007/s10707-018-00339-6](https://doi.org/10.1007/s10707-018-00339-6).
- [23] L. Breiman, J. Friedman, C. J. Stone, R. Olshen, Classification and Regression Trees, 1st Edition, Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, Fla., 1984, literaturverz. S. 342 - 346.
- [24] W. Horriquie, S. Dequiedt, N. Chemidlin Prévost-Bouré, C. Jolivet, N. P. Saby, D. Arrouays, A. Bispo, P.-A. Maron, L. Ranjard, Predictive model of soil molecular microbial biomass, *Ecological Indicators* 64 (2016) 203–211. [doi:10.1016/j.ecolind.2015.12.004](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.004).
- [25] V. Grimm, U. Berger, F. Bastiansen, S. Eliassen, V. Ginot, J. Giske, J. Goss-Custard, T. Grand, S. K. Heinz, G. Huse, A. Huth, J. U. Jepsen, C. Jørgensen, W. M. Mooij, B. Müller, G. Pe'er, C. Piou, S. F. Railsback, A. M. Robbins, M. M. Robbins, E. Rossmanith, N. Rüger, E. Strand, S. Souissi, R. A. Stillman, R. Vabø, U. Visser, D. L. DeAngelis, A standard protocol for describing individual-based and agent-based models, *Ecological Modelling* 198 (1-2) (2006) 115–126. [doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023).
- [26] V. Grimm, U. Berger, D. L. DeAngelis, J. G. Polhill, J. Giske, S. F. Railsback, The ODD protocol: A review and first update, *Ecological Modelling* 221 (23) (2010) 2760–2768. [doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019).
- [27] C. Jacquart, E. Choisnel, Un modèle de bilan hydrique simplifié à deux réservoirs utilisable en agrométéorologie, *La Météorologie* 8 (9) (1995) 29. [doi:10.4267/2042/51939](https://doi.org/10.4267/2042/51939).
- [28] C. Le Guillou, N. Chemidlin Prévost-Bouré, B. Karimi, N. Akkal-Corfini, S. Dequiedt, V. Nowak, S. Terrat, S. Menasseri-Aubry, V. Viaud, P.-A. Maron, L. Ranjard, Tillage intensity and pasture in rotation effectively shape soil microbial communities at a landscape scale, *MicrobiologyOpen* 8 (4) (2019) e00676. [doi:10.1002/mbo3.676](https://doi.org/10.1002/mbo3.676).
- [29] D. Geisseler, P. A. Lazicki, K. M. Scow, Mineral nitrogen input decreases microbial biomass in soils under grasslands but not annual crops, *Applied Soil Ecology* 106 (2016) 1–10. [doi:10.1016/j.apsoil.2016.04.015](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.04.015).
- [30] T. A. F. de Souza, H. Freitas, Long-Term Effects of Fertilization on Soil Organism Diversity, in: S. Gaba, B. Smith, E. Lichtfouse (Eds.), *Sustainable Agriculture Reviews* 28, Vol. 28, Springer International Publishing, Cham, 2018, pp. 211–247. [doi:10.1007/978-3-319-90309-5\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-90309-5_7).
- [31] R. N. Upton, E. M. Bach, K. S. Hofmockel, Spatio-temporal microbial community dynamics within soil aggregates, *Soil Biology and Biochemistry* 132 (2019) 58–68. [doi:10.1016/j.soilbio.2019.01.016](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.01.016).

- [32] K. B. Andersen, K. von Meyenburg, Are growth rates of Escherichia coli in batch cultures limited by respiration?, *Journal of Bacteriology* 144 (1) (1980) 114–123. [doi:10.1128/jb.144.1.114-123.1980](https://doi.org/10.1128/jb.144.1.114-123.1980).
- [33] E. Bourgeois, Contribution au développement de bioindicateurs microbiens pour l'évaluation de l'impact de pratiques agricoles sur les sols, Ph.D. thesis, Université de Bourgogne (2015).
- [34] S. Heinze, J. Raupp, R. G. Joergensen, Effects of fertilizer and spatial heterogeneity in soil pH on microbial biomass indices in a long-term field trial of organic agriculture, *Plant and Soil* 328 (1-2) (2010) 203–215. [doi:10.1007/s11104-009-0102-2](https://doi.org/10.1007/s11104-009-0102-2).
- [35] J. L. Weissman, S. Hou, J. A. Fuhrman, Estimating maximal microbial growth rates from cultures, metagenomes, and single cells via codon usage patterns, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118 (12) (2021) e2016810118. [doi:10.1073/pnas.2016810118](https://doi.org/10.1073/pnas.2016810118).
- [36] F. Bousquet, C. Le Page, Multi-agent simulations and ecosystem management: A review, *Ecological Modelling* 176 (3-4) (2004) 313–332. [doi:10.1016/j.ecolmodel.2004.01.011](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.01.011).

## Supplementary material

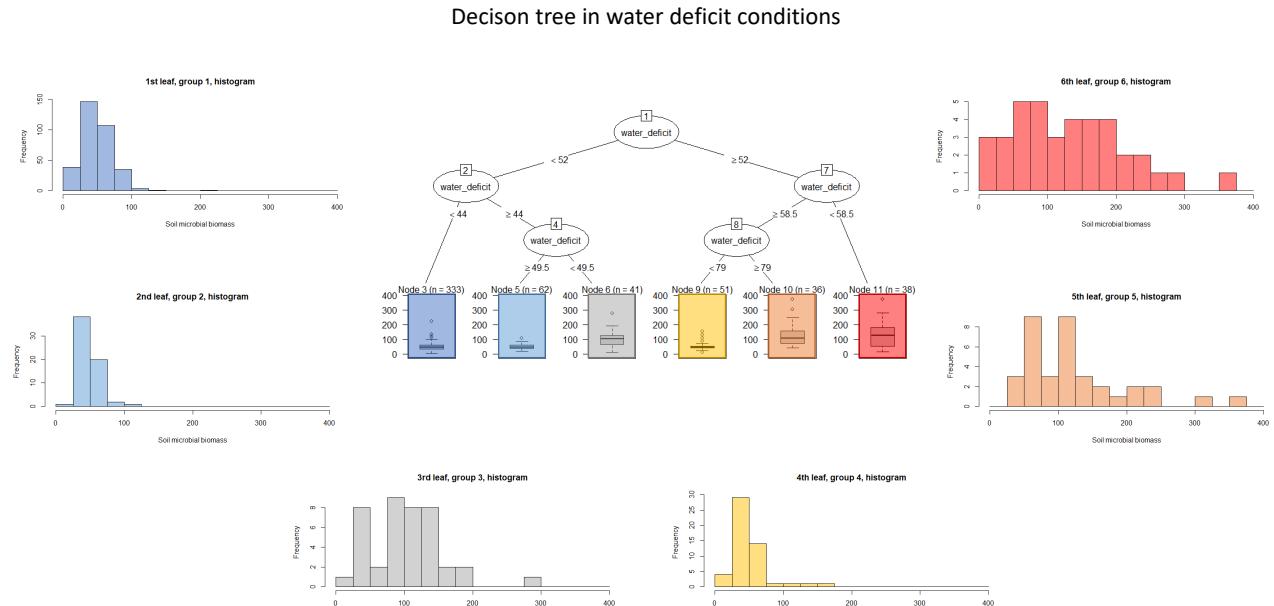


Figure 12: Decision tree for the impact of water deficit on soil microbial biomass

Decision tree for pesticides uses conditions

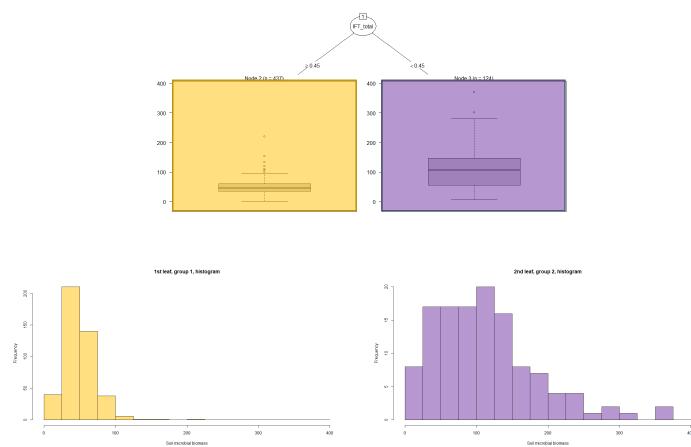


Figure 13: Decision tree for the impact of pesticide use on soil microbial biomass



## **Chapitre 6**

**Test de générnicité du modèle et mise en place d'ateliers participatifs pour tendre vers l'aide à la décision**



Dans ce chapitre, le modèle MAS<sup>2</sup>MIC présenté précédemment est testé sur un jeu de données externe à celui qui a été utilisé pour sa création. Cette analyse permet d'évaluer la générnicité du modèle dans d'autres contextes pédoclimatiques et face à d'autres itinéraires techniques. Dans un second temps, deux ateliers participatifs ont permis à la fois d'explorer le modèle en testant des itinéraires techniques différents et de s'assurer de la prise en main de l'interface et de la compréhension du modèle et de ses sorties.

## 6.1 Évaluation du modèle sur un sous-échantillon des parcelles du REVA

Quel que soit son domaine d'application, un modèle peut être utilisé de manière sérieuse et dans de bonnes conditions s'il a fait l'objet d'analyses préalables. Nous parlons généralement de validation, la méthode la plus simple consistant à confronter des données observées aux données simulées, le modèle pouvant être considéré comme valide lorsque les valeurs simulées sont proches des données observées. Mais cette validation sur des données mesurées n'est souvent pas suffisante pour pouvoir se servir d'un modèle en toute confiance. En effet, les sorties du modèle peuvent être proches des valeurs mesurées sans pour autant que les processus modélisés soient fidèlement reproduits. Il est possible aussi que les sorties soient valides pour un jeu de données particulier et erronées pour d'autres. Par ailleurs, comme souligné dans la publication AMBLARD et al. 2006, l'évaluation des capacités prédictives du modèle est une étape clé mais n'est pas le seul critère à prendre en compte pour valider un modèle. Ainsi, les auteurs proposent le terme évaluation d'un modèle plutôt que de validation. Cette évaluation dépend du ou des objectifs du modèle qui peuvent être de compréhension, de prédiction ou d'action et ainsi de la construction et de l'architecture du modèle.

Pour construire le modèle MAS<sup>2</sup>MIC, une approche de modélisation KILT (*keep it a learning tool*, LE PAGE et al. 2017) a été mise en œuvre, poursuivant un compromis entre une simplicité en termes de représentation du système et le caractère descriptif du modèle en détaillant le plus possible ses constituants, l'objectif étant de pouvoir utiliser MAS<sup>2</sup>MIC pour accompagner une gestion durable des sols dans un contexte de transition agroécologique. L'avantage de cette approche est de faciliter la compréhension par toutes les parties prenantes, tout en conservant un objectif de compréhension des effets liés à chaque pratique agricole et à leur succession. MAS<sup>2</sup>MIC a été cross-validé sur le paysage agricole de Fénay, ce qui a permis de montrer les capacités prédictives du modèle et ses limites. L'enjeu suite à cette cross-validation était d'évaluer la générnicité de MAS<sup>2</sup>MIC pour juger de son utilisation dans d'autres contextes pédoclimatiques différents de ceux du paysage de Fénay, conditions associées à des itinéraires techniques différents. Pour cela, un jeu de données externe regroupant des parcelles françaises issues des groupes du Réseau d'Expérimentation et de Veille à l'Innovation Agricole (REVA) a permis de tester cette générnicité.

### **6.1.1 Présentation du jeu de données**

Le REVA (Réseau d'expérimentation et de veille à l'innovation agricole) est un réseau regroupant des groupes d'agriculteurs désireux de faire évoluer l'agriculture et de concilier rentabilité économique et durabilité des sols (<https://www.ofsv.org/le-reva>). Les agriculteurs de ces groupes sont libres de choisir les actions à mener sur leurs parcelles et suivent la qualité de leurs sols au cours du temps par le biais de plusieurs indicateurs, notamment la biomasse moléculaire microbienne des sols. Ainsi, les variables disponibles pour ce réseau sont les mêmes que celles utilisées dans le cadre de la zone atelier de Fénay : recensement des pratiques agricoles avec une précision au niveau du mois (dans le cadre de la zone atelier de Fénay, la précision est au jour), caractéristiques physico-chimiques des sols, biomasse microbienne des sols. Les mesures des paramètres physico-chimiques ainsi que la biomasse moléculaire microbienne des sols suivent les mêmes protocoles que ceux appliqués dans le cadre de la zone atelier de Fénay. Dans le cadre de cette analyse, 12 parcelles suivies depuis 2014 ont pu être étudiées. Ces parcelles sont situées en Côte d'or (8 parcelles), en Nièvre (3 parcelles) et en Vendée (1 parcelle). Les prélèvements de sol disponibles pour l'ensemble de ces parcelles ont été effectués en mars 2018 et mars 2021. Les variables météorologiques (précipitations et évapotranspiration de Penman) ont été renseignées pour chaque site par le biais des stations climatiques INRAe ou Météo France recensées sur l'application Climatik (<https://agroclim.inrae.fr/climatik/ClimatikGwt.html>) les plus proches. Pour chaque simulation, la biomasse microbienne mesurée en 2018 a servi à l'initialisation du modèle et celle de 2021 a été confrontée aux valeurs des variables simulées par le modèle. Les pratiques agricoles appliquées par les agents "agriculteurs" des simulations sont celles qui ont été menées par les agriculteurs des groupes REVA concernés sur la période 2018 - 2021. A l'image de Fénay, les parcelles étudiées sont en grandes cultures avec des rotations plus ou moins longues. Cependant, les pratiques sont plus diversifiées, certaines parcelles sont gérées de manière conventionnelle, une parcelle est en semis sous-couvert, une parcelle intègre du pâturage environ tous les trois mois dans la rotation et enfin une parcelle n'utilise pas de fongicides. Les caractéristiques physico-chimiques des sols sont quant-à eux dans les mêmes gammes de variations que celles de Fénay, sauf pour la texture des sols dont la gamme de variation est plus élevée, les sols considérés étant majoritairement argilo-limoneux ou limono-argileux et un sol est sableux. Sur la base de ces caractéristiques physico-chimiques des sols, des valeurs de biomasse théoriques ont été renseignées en utilisant le modèle prédictif développé par HORRIGUE et al. 2016 pour lancer les simulations.

### **6.1.2 Résultats et discussion**

La figure 29 permet de comparer les valeurs observées par rapport aux valeurs simulées de biomasse moléculaire microbienne des sols sur les 12 sites sélectionnés. Les valeurs simulées de la biomasse moléculaire microbienne des sols sont sensibles aux pratiques agricoles (à l'ex-

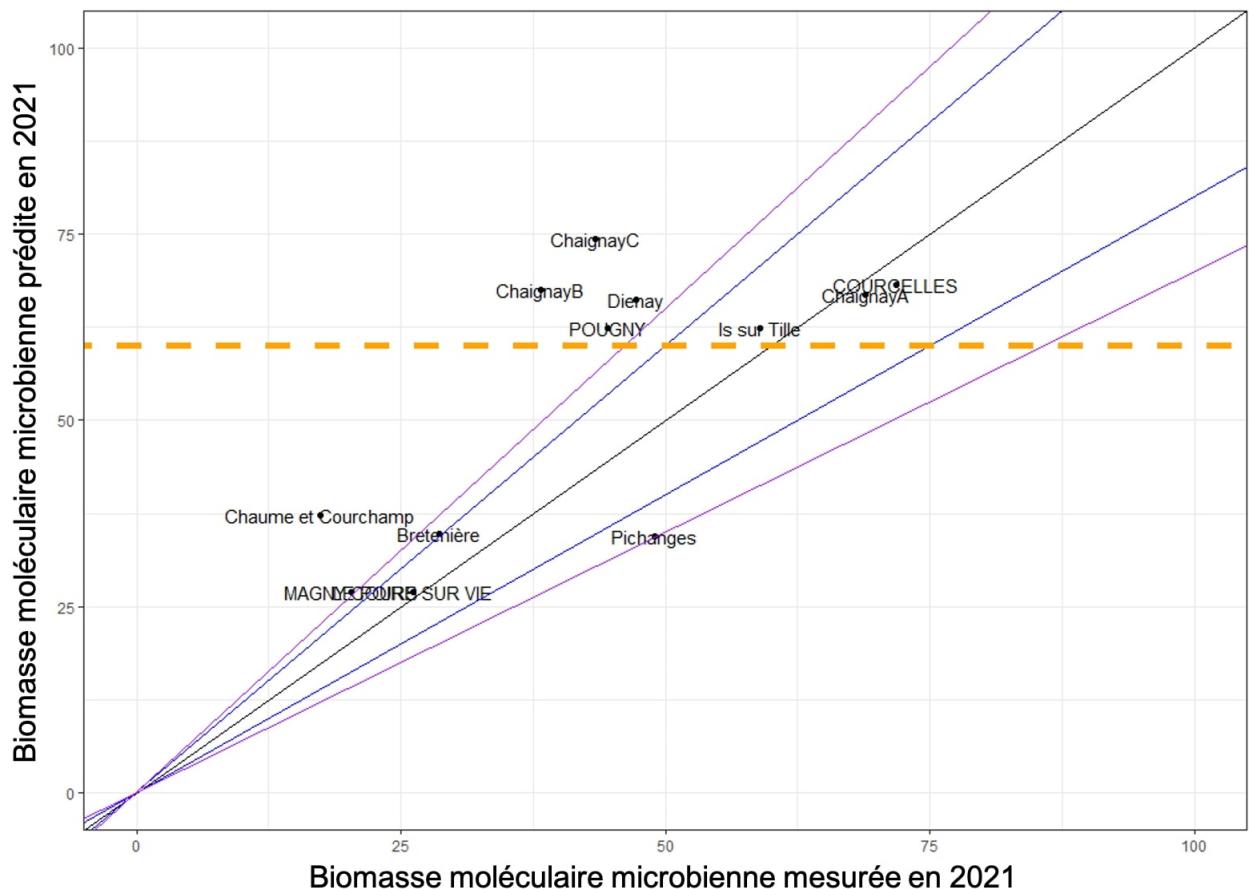


FIGURE 29 – Comparaisons des valeurs de biomasse moléculaire microbienne observées et simulées sur les différents sites sélectionnés.

Les différents points représentent les sites analysés. La droite noire en ligne continue symbolise la droite d'équation  $y = x$  soit pas de différence entre la valeur observée et la valeur simulée. Les droites bleues de part et d'autre de la droite noire correspondent à un écart entre la valeur mesurée et la valeur simulée de 20%, les droites en mauve correspondent à un écart entre la valeur mesurée et la valeur simulée de 30%. La droite orange en pointillés correspond à la valeur de capacité d'accueil utilisée pour la simulation.

ception de celles qui n'ont pas encore pu être intégrées au modèle). Cependant, lorsque l'écart entre la biomasse d'initialisation en 2018 et la biomasse observée en 2021 est trop important, le modèle perd sa capacité prédictive. Ainsi, parmi ces 12 sites, 6 sont correctement simulés avec une précision de 30%, soit 50% des résultats. 6 sites sont en dehors de la zone de validation choisie. Pour ces sites, les biomasses microbiennes simulées sont plus élevées que les biomasses microbiennes mesurées. Cette surestimation est observée à la fois sur des parcelles de Côte d'or, comme de la Nièvre. Ainsi, l'écart observé n'est pas associé à la localisation géographique. Les résultats sur ce jeu de données sont proches de ceux obtenus à partir de la cross-validation de la zone atelier de Fénay avec une capacité de prédiction égale à 55%. Ces résultats nous laissent supposer que le modèle pourrait être déployé dans d'autres contextes, les valeurs de simulations éloignées des données observées étant sans doutes associées à la précision des informations issues du REVA ainsi qu'à l'architecture du modèle. Par rapport au paysage de Fénay, les données sur les parcelles issues du REVA présentent une incertitude plus grande pouvant expliquer certains écarts ; et surtout des pratiques agricoles absentes sur le paysage de Fénay ont été mises en œuvre sur certaines parcelles REVA. C'est particulièrement le cas des amendements organiques (compost, digestat ou fientes de poule), associés à un résultat de biomasse éloigné de la valeur observée pour une parcelle. L'insertion du pâturage dans la rotation qui concernait une parcelle dans cette étude n'a pas été bien évaluée par le modèle : entre 2018 et 2021, cette parcelle a vu sa biomasse moléculaire microbienne diminuer de près de la moitié de sa valeur initiale. La valeur de biomasse modélisée est également en baisse entre 2018 et 2021 mais ne parvient pas à se rapprocher de la valeur observée. Cette pratique d'insertion du pâturage n'a pas été évaluée et a été renseignée comme une pratique de fertilisation, ce qui probablement conduit à une erreur d'évaluation d'impact de la pratique. La seule parcelle de ce jeu de données en semis direct sous couvert a été mal évaluée, cette pratique n'ayant pas fait l'objet d'une évaluation d'impact sur Fénay. Enfin, la moitié des parcelles dont les valeurs simulées sont éloignées des valeurs observées sont des parcelles avec mise en place d'intercultures, pratiques n'ayant pas fait l'objet d'une évaluation sur le paysage agricole de Fénay. Ces pratiques non-évaluées sur la zone atelier de Fénay sont en général associées à une augmentation de la biomasse microbienne des sols puisqu'elles permettent d'augmenter et de diversifier les ressources du sol disponibles pour les micro-organismes et influent ainsi sur les niches écologiques. Toutefois, la valeur de biomasse de ces parcelles a systématiquement été sur-évaluée par le modèle, soit par manque de données concernant l'effet de ces pratiques, soit par le taux de croissance de la biomasse microbienne des sols relativement faible pour permettre une forte évolution du système. Par ailleurs, l'échelle de temps considérée pour ce jeu de données (3 ans) est plus courte que celle qui a servi à la cross-validation (5 ans). La calibration du modèle ayant été effectuée sur une échelle de temps plus longue, les paramètres ne sont probablement pas optimisés pour la prédiction sur des échelles de temps plus courtes.

Ainsi, le modèle MAS<sup>2</sup>MIC possède des capacités prédictives sensiblement identiques à celles constatées lors de sa première évaluation. Ce modèle peut être transposable à d'autres

systèmes et d'autres contextes pédo-climatiques. L'enjeu à court terme est d'y intégrer un ou plusieurs modules considérant l'impact des pratiques relatives aux apports organiques. Selon le type de matière organique apportée, ces matières vont favoriser certains micro-organismes des sols : les matières compostées contiennent des éléments directement mobilisables et améliorent donc les micro-organismes à croissance rapide notamment les copiotrophes, tandis que les matières fraîches moins accessibles car complexes favorisent des micro-organismes à croissance plus lente tels que les oligotrophes. Ainsi, en différenciant ces stratégies de vie au sein des communautés microbiennes des sols en fonction des pratiques agricoles, les capacités du modèle pourraient être améliorées en modulant les paramètres de croissance de la biomasse moléculaire microbienne et le temps de réponse aux pratiques agricoles. L'avis d'experts permettrait d'explorer des pistes pour ces améliorations. La modélisation participative est une solution pour approfondir la connaissance des mécanismes gouvernant la dynamique de la biomasse moléculaire microbienne des sols. Par ailleurs, ce modèle est construit dans le but d'être un support de réflexion autour de la gestion durable des sols agricoles, c'est-à-dire une utilisation en tant qu'OAD.

## 6.2 Utilisation du modèle : mise en place d'ateliers participatifs

L'utilisation d'un modèle est dépendant de sa compréhension et de sa prise en main. L'agriculture se modernise et suit une transition vers le numérique. Ainsi, de plus en plus d'OAD pour l'agriculture voient le jour (BORDES 2017). Dans le cadre de ce projet, le modèle MAS<sup>2</sup>MIC a pour objectif de devenir un support de réflexion et de communication autour de la gestion agricole des sols en se servant de la dynamique de la biomasse moléculaire microbienne des sols, un bio-indicateur de qualité microbiologique des sols. Ce modèle a été testé au cours de 2 ateliers participatifs dont les objectifs étaient multiples :

- apporter des améliorations au modèle grâce à l'expertise des participants ;
- tester le modèle avec de nouvelles conditions d'applications, notamment avec l'application de pratiques agricoles formant des itinéraires techniques innovants ;
- évaluer la prise en main de l'interface du modèle

Ainsi, cette démarche tend à se rapprocher de la modélisation participative bien qu'un premier modèle ait été développé en interne avant l'implication des différents acteurs lors des ateliers participatifs.

### 6.2.1 Préparation des ateliers participatifs

Avant la mise en place de ces ateliers, les personnes susceptibles d'être intéressées par le projet et pouvant y contribuer devaient être identifiées. Le modèle ayant pour but de mieux comprendre la dynamique spatiale et temporelle de la biomasse moléculaire microbienne des

sols à l'échelle du paysage agricole et pouvoir prédire son évolution en fonction des itinéraires techniques appliqués, les futurs utilisateurs d'un tel outil sont des acteurs du milieu agricole possédant des connaissances dans le domaine. Il peut s'agir d'agriculteurs, de conseillers agricoles, de chercheurs mais également d'enseignants, d'étudiants, de personnes d'association fédératrices dans le domaine agricole. Les ateliers ayant pour but de partager des idées et de faire évoluer le modèle, un nombre de participants devait être défini pour permettre l'échange d'idées. Deux ateliers participatifs ont pu être menés : le premier a permis de rassembler cinq agriculteurs, une conseillère de la chambre d'agriculture de Côte d'Or et la coordinatrice du réseau national REVA ; le second atelier a rassemblé neuf chercheurs, deux étudiants ainsi que la coordinatrice du REVA. Les ateliers ont été animés par les quatre personnes conceptrices du modèle MAS<sup>2</sup>MIC. Les participants étant différents entre les 2 ateliers, certains objectifs de ces ateliers étaient plus ou moins prononcés.

## **Infrastructure logicielle**

Lors des 2 ateliers menés, les participants ont été divisés en 4 équipes différentes désignées par 4 joueurs comme indiqué dans la figure 30. Chaque équipe doit gérer une exploitation composée de différentes parcelles au sein d'un paysage. Les 4 exploitations sont réparties dans le paysage et les parcelles agricoles sont donc voisines les unes des autres. Afin de refléter au mieux les conditions réelles, les parcelles fictives des joueurs ont été créées à partir de parcelles et d'exploitations existantes sur une partie de la zone atelier de Fénay. Ainsi, les caractéristiques de chaque parcelle tant en terme de physico-chimie des sols, de pratiques agricoles passées que de biomasse moléculaire microbienne initiale sont renseignées et accessibles pour les participants.

L'architecture logicielle appliquée ici est fortement inspirée de celle des ateliers menés dans le cadre du projet LittoSIM (<https://littosim.hypotheses.org/>). Ainsi, un format original a été adopté mêlant modélisation scientifique et techniques de jeux sérieux afin de rendre l'atelier interactif et ludique. Afin que les joueurs puissent gérer leurs parcelles en même temps sur une même carte, un ensemble constitué de plusieurs modèles a été créé et relié à un serveur informatique local (figure 30). Des modèles joueurs proposent une interface graphique permettant de connaître les informations de chacune des parcelles de l'exploitation et de renseigner des pratiques agricoles pouvant être appliquées sur ces parcelles. Les possibilités de ce modèle sont présentées dans la partie déroulement des ateliers. Le serveur informatique est lié à un modèle capable de récupérer les informations de pratiques agricoles de chaque joueur et de les appliquer comme données d'entrée sur le modèle de dynamique de la biomasse moléculaire microbienne des sols. L'atelier s'est déroulé en plusieurs temps. Afin d'avoir un contrôle sur les différents "tours de jeu" de l'atelier, un modèle manager a été créé, permettant de lancer la simulation, l'arrêter et d'envoyer des messages à chacun des joueurs.

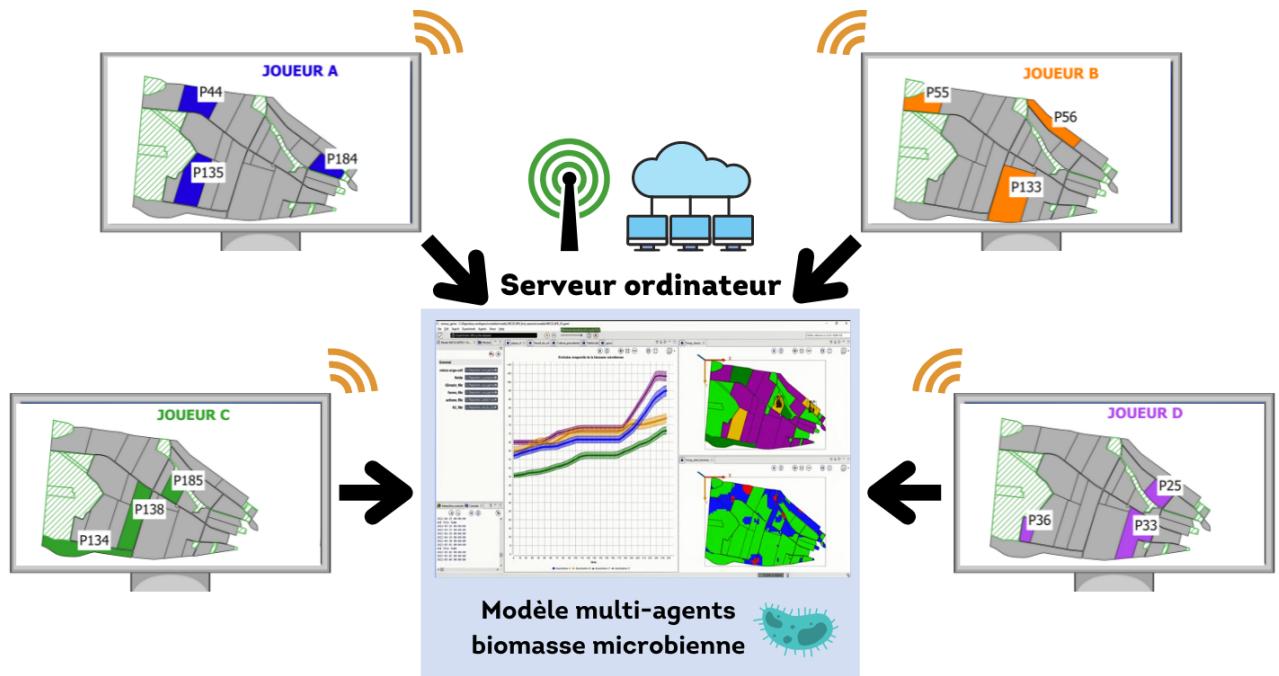


FIGURE 30 – Schéma de l'infrastructure logicielle utilisée lors des ateliers participatifs.

### Mise en scène de l'atelier

Des objectifs plus précis pour les participants aux ateliers ont été définis et sont présentés sur la figure 31.

Dans un premier temps, les ateliers permettent de tester et d'évaluer le modèle pour l'utilisation de l'interface ainsi que la visualisation des résultats. Dans un second temps, un partage d'expérience avec les autres participants de l'atelier est proposé. Enfin, à l'issue de cette étape de partage, une réflexion sur de nouveaux itinéraires techniques peut être effectuée pour tester à nouveau le modèle avec de nouvelles entrées. Il est alors possible de scinder l'atelier en 2 niveaux de réflexion pour les joueurs qui sont présentés en figure 32 : une partie individuelle où chaque joueur applique les pratiques qu'il souhaite pour chacune de ses parcelles ; une partie collective où les joueurs se réunissent autour d'une table où la simulation est projetée afin de visualiser les changements de la biomasse moléculaire microbienne des sols et des pratiques agricoles au cours du temps. Ainsi, chaque participant peut échanger à propos des résultats obtenus en fonction des pratiques agricoles appliquées et peut partager ses ressentis. Afin de cadrer les ateliers, un déroulement a été décidé en amont.

#### 6.2.2 Déroulement des ateliers

Les 2 ateliers menés dans le cadre de la thèse se sont déroulés selon un schéma précis présenté en figure 32 :

1. Dans un premier temps, une courte présentation permet d'introduire l'atelier et son dé-



FIGURE 31 – Objectifs des ateliers participatifs.

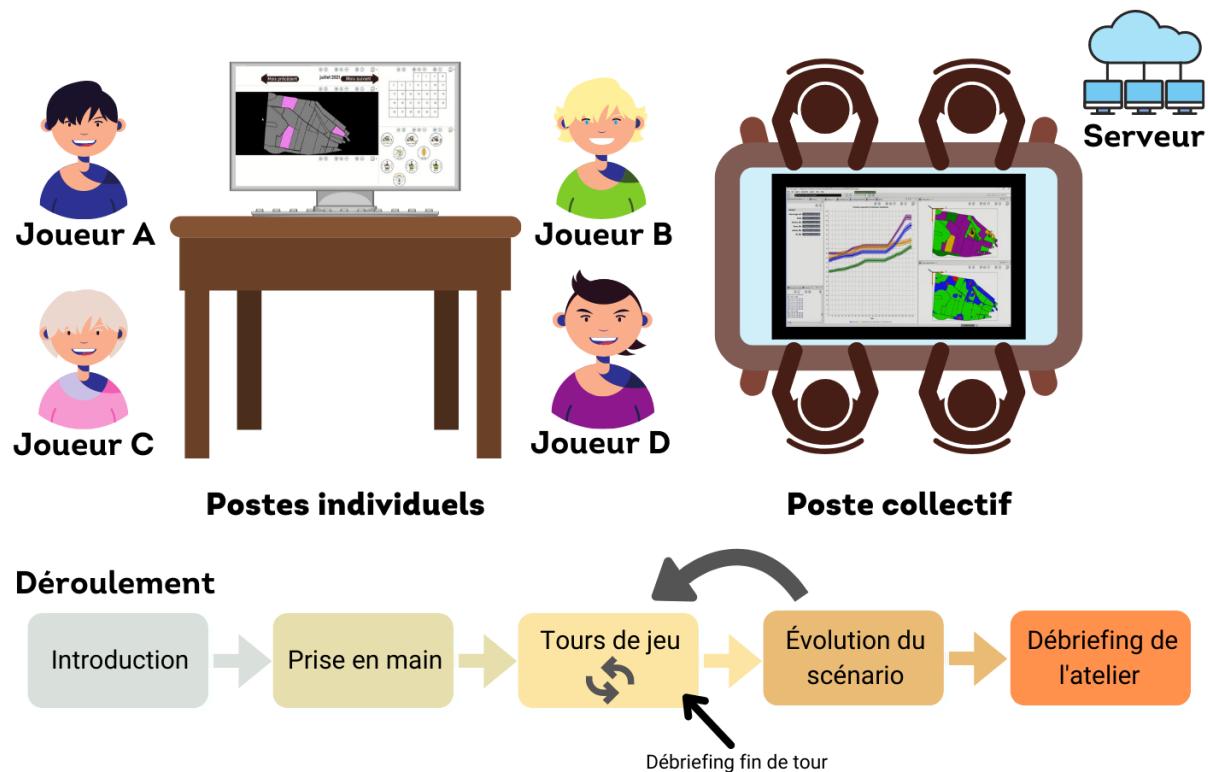


FIGURE 32 – Schéma de la mise en scène des ateliers participatifs.

roulement ainsi que de donner les éléments de base et le contexte. L'objectif personnel de chaque joueur pendant le jeu sérieux peut être soit de maintenir une biomasse moléculaire microbienne des sols stable, soit de l'améliorer grâce aux itinéraires techniques appliqués.

2. Ensuite l'interface de renseignement des pratiques agricoles est introduite.
3. Le jeu sérieux commence. Celui-ci est divisé en plusieurs tours de jeu équivalents à une année culturelle. Ainsi, les joueurs renseignent les pratiques agricoles pour chaque parcelle sur une année, l'année culturelle débutant au mois de septembre et se terminant au mois d'août suivant (postes individuels, figure 32). Lorsque tous les joueurs ont complété leurs pratiques agricoles, tous les participants se rassemblent autour d'une table où les résultats sont projetés (poste collectif, figure 32). Un court débriefing est proposé à chaque fin de tour puis un nouveau commence.
4. Au bout de quelques tours de jeu, le scénario est modifié avec l'introduction d'un nouvel élément. Dans le cadre de ces ateliers, nous avons fait le choix d'introduire une espèce adventice dont la reproduction rapide induit des pertes de rendements fortes. Ce renouvellement du scénario permet aux joueurs de modifier leurs pratiques agricoles afin de s'adapter à la situation tout en essayant de limiter les impacts sur la biomasse moléculaire microbienne des sols.
5. Enfin, après le dernier tour de jeu, un débriefing de l'atelier est proposé. La méthode de modélisation qui a permis de créer le modèle de dynamique de biomasse MAS<sup>2</sup>MIC est rapidement présenté et des questions sont posées quant à l'utilisation de l'interface (usage, ergonomie, améliorations), les résultats des simulations (compréhension, éléments manquants), et le déroulement de l'atelier en soi (les connaissances apportées). Une projection vers un usage de ce modèle en tant qu'OAD est également mentionnée avec une demande par rapport aux besoins des futurs utilisateurs pour l'usage d'un tel modèle.

Les pratiques agricoles pouvant être appliquées sur les parcelles par les utilisateurs de l'interface montrée en figure 33 sont les suivantes :

- le semis de cultures parmi le choix de 8 espèces végétales (colza, blé tendre d'hiver, blé tendre de printemps, orge d'hiver, orge de printemps, soja, maïs, tournesol)
- la récolte des cultures
- le travail du sol avec une distinction entre le travail superficiel (préparation de semis, roulage, binage, reprise de sol, ...), le travail profond sans retournement (déchaumage, décompactage) et le travail du sol profond avec retournement des horizons (labour)
- l'apport de fertilisants minéraux avec un renseignement des doses selon les principaux éléments apportés (N, P, K) sous forme d'un entier.
- l'usage de produits phytosanitaires (tous les pesticides en général) avec 3 doses pos-

sibles indiquées sous l'indication IFT (indice de fréquence de traitement) : 0.5, 1 ou 1.5)

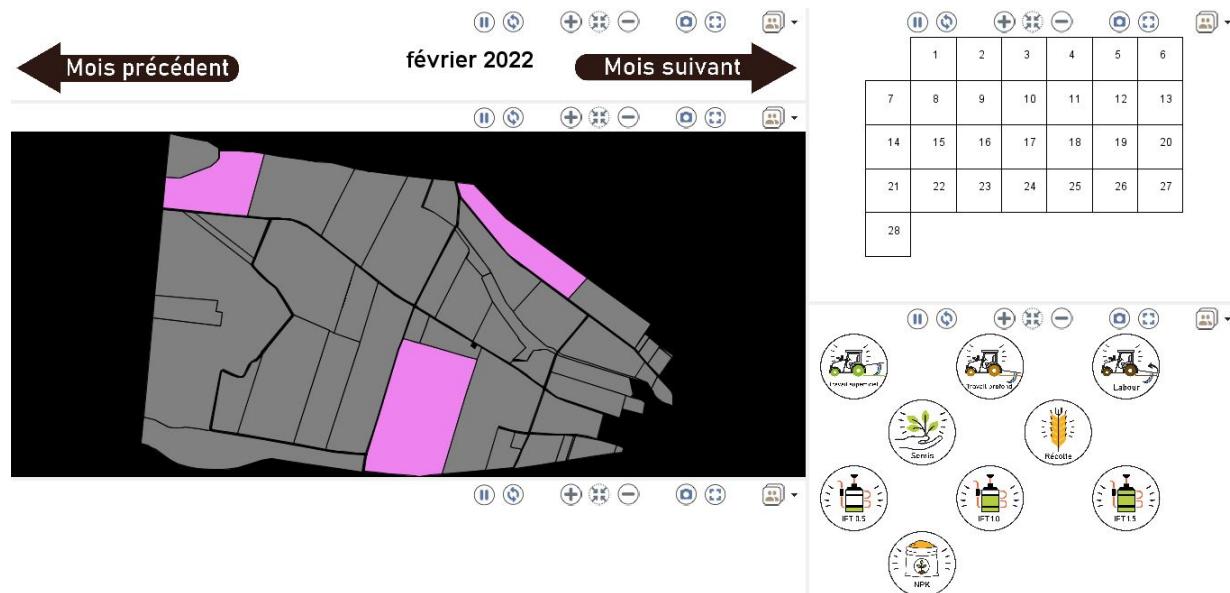


FIGURE 33 – Interface visuelle utilisée lors des ateliers participatifs.

NB : Les informations diverses de la parcelle n'apparaissent pas dans cette capture d'écran, le modèle ayant été lancé sans connexion avec le serveur.

### 6.2.3 Résultats obtenus grâce à ces ateliers et discussion

Les 2 ateliers se sont déroulés en janvier et en mai 2021 avec une durée d'environ 3h. Globalement, les participants ont apprécié le format original de ces ateliers. Les échanges tout au long des ateliers ainsi que les débriefings finaux ont permis d'identifier les points forts comme les points faibles de l'interface, du modèle ainsi que du déroulement de l'atelier résumé dans le tableau 4.

TABLE 4 – Synthèse des retours suite aux deux ateliers participatifs.

Points positifs	Points négatifs
<ul style="list-style-type: none"> <li>— Atelier enrichissant, intéressant, pouvant s'adapter à un public divers</li> <li>— Choix libre et assez varié des pratiques agricoles</li> <li>— Bonnes représentations des dynamiques spatiales et temporelles des variables considérées</li> <li>— Support de réflexion, de communication et d'apprentissage</li> <li>— Interface facile à prendre en main</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>— Léger manque d'encadrement (déterminer des objectifs personnels pour la simulation)</li> <li>— Certaines pratiques agricoles manquent (apport de MO, mise en place d'intercultures)</li> <li>— Affichage des résultats un peu chargé</li> <li>— Utilisation du modèle uniquement dans le cadre des ateliers participatifs</li> <li>— Renseignement des pratiques long (améliorations à prévoir)</li> </ul>

### Prise en main de l'interface

Les retours concernant la partie individuelle du jeu sérieux, c'est-à-dire le renseignement des pratiques agricoles à l'aide de l'interface graphique illustrée en figure 34 sont globalement positifs. L'interface est intuitive et permet d'illustrer de nombreuses informations en une seule page. Les actions possibles en termes de pratiques agricoles sont restreintes mais sont cependant suffisantes pour son utilisation. Toutefois, les deux groupes d'utilisateurs ont jugé nécessaire d'ajouter deux pratiques agricoles supplémentaires : l'amendement en matière organique et le paillage. Ces deux pratiques n'ont pas pu être intégrées au modèle de base, ces pratiques n'ayant pas ou peu été appliquées sur la zone atelier de Fénay, l'impact de ces pratiques sur la biomasse moléculaire microbienne des sols n'a donc pas pu être mesuré.



Partie individuelle



Partie collective

FIGURE 34 – Photos illustrant la partie individuelle et la partie collective des ateliers.

Par ailleurs, certains aspects pratiques demandent à être améliorés. Par exemple, dans le cadre d'une exploitation, certaines pratiques agricoles sont souvent appliquées le même jour à l'ensemble des parcelles qui constituent l'exploitation agricole. C'est le cas par exemple du labour. Ainsi, une sélection multiple des parcelles permettrait de renseigner en une seule fois cette intervention au lieu de la décliner pour chaque parcelle concernée. Selon la profession et les connaissances des utilisateurs de l'interface, certaines pratiques sont difficiles à renseigner. Les apports en éléments nutritifs pour les cultures sont difficiles à déterminer pour un public autre que les agriculteurs. Ainsi, pour que l'usage de cette interface soit tout public, des bulles d'informations permettant de connaître les besoins nutritifs des cultures pourraient être ajoutées, ce qui rendrait l'usage de l'interface plus simple pour un utilisateur autre que les agriculteurs.

## Résultats des simulations

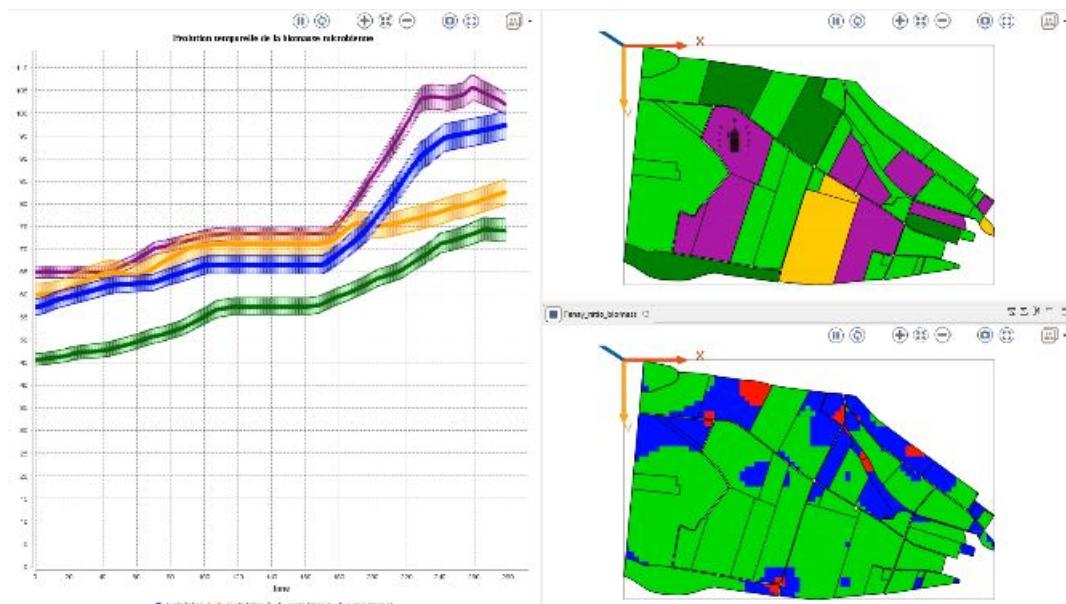


FIGURE 35 – Partie des résultats montrés au cours des simulations lors des ateliers participatifs.

Le suivi des pratiques agricoles et l'évolution de la biomasse moléculaire microbienne des sols s'affichent à la fin de chaque tour de jeu. Ainsi, les évolutions des itinéraires techniques peuvent être mises en parallèle avec l'évolution de la biomasse moléculaire microbienne des sols comme identifié dans la figure 35. La simulation était lancée en septembre puis arrêtée fin août de l'année d'après avec une actualisation de l'affichage chaque année. Les utilisateurs ont regretté de ne pas avoir arrêté la simulation plus régulièrement (tous les mois par exemple) afin de pouvoir mieux décrypter l'incidence des pratiques agricoles sur la biomasse moléculaire microbienne des sols. Par ailleurs, afin de permettre plus d'interactions entre les participants, l'évolution de la moyenne de la biomasse moléculaire microbienne des sols de chaque joueur

était affichée avec un pas de temps d'actualisation journalier. Au début du jeu, ce système paraissait bon mais lorsque plusieurs années culturelles sont modélisées, cette affichage est trop précis et devient moins lisible. Ainsi, une actualisation tous les 15 jours permettrait un meilleur rendu. Enfin, pour chaque levier agricole (culture mise en place, travail du sol, usage de PPP, application de fertilisant minéral) ainsi que pour la biomasse moléculaire microbienne des sols, une carte s'affichait. L'affichage des résultats était alors trop chargé. La superposition des informations sur une seule et même carte avec la possibilité d'afficher ou non certaines variables est une solution à envisager.

D'un point de vue biologique, certains résultats obtenus ont été surprenants. Lors du second atelier, des parcelles menées avec des pratiques conventionnelles ont obtenu des valeurs de biomasse moléculaire microbienne des sols plus élevées que des parcelles en transition vers des pratiques plus agroécologiques, ce qui est contraire aux prévisions des participants. Ces résultats étaient tout d'abord liés aux effets stochastiques du modèle et à la croissance de la biomasse microbienne : la valeur seuil piochée aléatoirement dans la répartition de biomasse microbienne pour la pratique agricole considérée pouvait être extrêmement élevée ou au contraire extrêmement basse et menait à des changements trop brutaux de la biomasse microbienne des sols, en lien avec le taux de croissance qui dépendait alors de la pratique appliquée et de la valeur seuil à atteindre. Il en était de même pour l'impact du nombre de jours de déficit hydrique. Afin de pallier ce problème, le modèle a été modifié pour que la valeur seuil d'une pratique soit piochée trente fois plutôt qu'une seule, limitant ainsi les impacts extrêmes. De même, la croissance de la biomasse moléculaire microbienne des sols a été actualisée sur la base de recherche bibliographique et les différents paramètres ont été calibrés. Enfin, chaque pratique peut avoir un effet différent sur la biomasse moléculaire microbienne mais les effets de combinaisons des pratiques (itinéraires techniques) mènent à des impacts qui ne sont pas égaux à la somme des différentes pratiques. Ce constat a déjà été évoqué au cours des précédents chapitres de la thèse. Certains participants auraient souhaité avoir plus de visibilité sur l'impact de ces itinéraires techniques sur la biomasse moléculaire microbienne des sols dans le but de savoir quelle serait la meilleure gestion des parcelles à adopter pour améliorer la qualité des sols.

## **Retours sur le déroulement des ateliers en général**

Dans son ensemble, ces ateliers participatifs ont suscité beaucoup d'intérêt, que ce soit auprès des agriculteurs et des conseillers comme des chercheurs, étudiants et chargés de projet. Le format d'une demi-journée semblait pertinent pour mener ce type d'exercice. L'idée de laisser les utilisateurs choisir les pratiques agricoles à appliquer sur les parcelles qu'ils gèrent a été bien perçue par les agriculteurs mais a compliqué la complétion pour les autres utilisateurs qui ne sont pas habitués à ce genre d'exercice. Par ailleurs, les ateliers ont été créés de sorte que l'outil final ne soit pas un outil prescriptif mais plutôt un support de réflexion. Ainsi, beaucoup de liberté a été laissée aux utilisateurs qui ont indiqué leur besoin d'avoir un meilleur

encadrement. Le cadre de travail pourrait passer notamment par l'assignation de rôles et des objectifs personnels pour chacun des joueurs (par exemple, un joueur devra mettre en place des pratiques respectueuses de l'environnement, un autre aurait une interdiction formelle d'utiliser des PPP, etc). Par ailleurs, certains aspect socio-économiques sont manquants au cours de cet atelier. Ainsi, d'autres scenarii pourraient être envisagés en intégrant des personnes intervenant dans les lois qui régissent l'agriculture à l'échelle du paysage par exemple. Les évolutions du scénario au cours de quelques tours de jeu permettent de renouveler les discussions et d'ajouter de la dynamique à l'atelier. Cependant, le scénario utilisé a été jugé trop fictif, la plante invasive ayant un taux de croissance et une capacité de propagation assez élevés. L'aspect dynamique et la sensibilité de la biomasse moléculaire microbienne des sols ont bien été représentés lors de ces ateliers. Ainsi, ces ateliers ont été jugés comme étant un bon support de communication et pourquoi pas d'apprentissage auprès des ingénieurs agricoles et des agriculteurs.

### **6.3 Conclusion**

La mise en place de ces ateliers participatifs constitue une bonne entrée pour pouvoir tendre vers un outil d'aide à la décision. La mise à disposition des outils technologiques et l'aspect numérique proposés par les systèmes multi-agents et plus particulièrement par le logiciel GAMA Platform ont été bien accueillis par les différents participants. Les retours de ces testeurs sur les différents aspects de ces ateliers nous ont permis de corriger certains bogues non-repérés par les modélisateurs ainsi que de déterminer les points faibles sur lesquels se concentrer dans le but d'améliorer la compréhension du modèle. D'autres ateliers participatifs seront à prévoir afin de confronter les améliorations de l'interface à l'avis des experts l'ayant déjà utilisée, améliorer les capacités du modèle de prédiction et de l'atelier en lui-même et de recueillir des avis de nouveaux utilisateurs sur la version améliorée de l'atelier.

# **Chapitre 7**

## **Discussion et perspectives**



L'amélioration de la compréhension, la modélisation et le partage des connaissances sur la dynamique des communautés microbiennes des sols en fonction des pratiques agricoles sont un enjeu pour la gestion durable des sols dans un contexte de besoins alimentaires croissants. Ce projet a permis un gain de connaissances sur l'impact des itinéraires techniques au cours du temps. Sur la base de ces nouvelles connaissances, le modèle MAS<sup>2</sup>MIC a été développé en utilisant des approches à la fois mathématiques, statistiques et informatiques. Des concepts ainsi que des données empiriques ont été utilisés et l'architecture rend les améliorations du modèle possibles grâce à son principe d'utilisation de modules. Sur la base de ce modèle, un simulateur a été créé et permet aux utilisateurs de simuler et de comprendre l'impact des itinéraires techniques choisis sur la biomasse microbienne du sol. Ce travail a permis de poser les bases pour la création d'un outil d'aide à la décision.

### **Une meilleure compréhension de l'impact des pratiques agricoles sur les communautés microbiennes des sols**

A l'échelle du paysage agricole de Fénay, la biomasse moléculaire microbienne est distribuée spatialement de manière hétérogène et structurée. Les niveaux de biomasse microbiennes des sols sont différents selon l'usage des sols avec des valeurs plus élevées en forêt par rapport aux grandes cultures : en accord avec la bibliographie (DEQUIEDT et al. 2011 ; DRENOVSKY et al. 2010 ; van LEEUWEN et al. 2017b). Ces patterns spatiaux n'évoluent pas au cours du temps, de même que les patterns des caractéristiques physico-chimiques des sols et contrairement à la distribution spatiale des pratiques agricoles qui ont été modifiées entre 2011 et 2016. Ceci constitue un gain de connaissance puisque la dynamique temporelle de la biomasse microbienne des sols n'avait jamais été caractérisée à l'échelle du paysage et a démontré localement que les niveaux de biomasse microbienne présentent des variations au cours du temps. Des variations temporelles de la biomasse microbienne des sols en fonction de pratiques agricoles ont déjà été observées à des échelles plus fines telles que les parcelles : selon le type de culture dans la rotation (HAMER et al. 2021), l'apport de matière organique (YANG et al. 2017), le travail du sol (SUN et al. 2016). Cependant, ces études n'ont pas nécessairement pris en compte la succession de plusieurs pratiques agricoles dont les effets ne sont pas identiques selon leur agencement au cours du temps.

Afin de comprendre ces modifications temporelles locales de la biomasse microbienne des sols, une analyse PLS PM a été mise en œuvre. Cette méthode est un modèle d'équations structurelles qui est efficace pour comprendre les liens entre de grands ensembles qui constituent le système (SERRANO et al. 2014). Les valeurs de R<sup>2</sup> pour la biomasse microbienne sont élevées et permettent d'indiquer une bonne compréhension globale de la biomasse grâce aux variables sélectionnées pour l'étude. Elle a permis de conforter le fait que la biomasse microbienne des sols soit déterminée par des filtres environnementaux. Ainsi, la biomasse microbienne des sols dépend de paramètres physico-chimiques des sols (carbone organique, azote, pH, texture, ...)

ainsi que des pratiques agricoles à l'échelle du paysage en accord avec les travaux menés précédemment par CONSTANCIAS et al. 2015. La hiérarchisation des filtres environnementaux ne change pas au cours du temps, les paramètres physico-chimiques des sols étant systématiquement le filtre majeur suivi des pratiques agricoles. La répartition spatiale de la biomasse microbienne ne varie pas dans le temps mais les niveaux locaux sont parfois fortement différents entre les 2 années d'études : la biomasse moléculaire microbienne des sols a diminué au maximum de  $182.91 \mu \text{g.g}(\text{sol})$  et a augmenté au maximum de  $237.38 \mu \text{g.g}(\text{sol})$ . Ces résultats laissent penser que les différents filtres environnementaux interviennent à différentes échelles spatiales, les filtres liés aux propriétés physico-chimiques des sols déterminant les patterns globaux tandis que les pratiques agricoles déterminent les niveaux de biomasse locale. Les leviers agronomiques mobilisés par les agriculteurs dans cette zone seraient donc responsables d'une partie des variations temporelles de la biomasse microbienne du sol. La revue bibliographique en chapitre 3 a également permis d'identifier des tendances d'impact de pratiques agricoles assez génériques malgré les divers contextes pédoclimatiques considérés : la biomasse microbienne des sols est globalement améliorée par certaines pratiques comme la réduction du travail du sol (LE GUILLOU et al. 2019; VAZQUEZ et al. 2019), la diminution ou l'arrêt de l'usage de PPP (CARPIO et al. 2020; KARPOUZAS et al. 2014), l'amendement de matière organique (MARTÍNEZ-GARCÍA et al. 2018; TREONIS et al. 2010; WANG et al. 2021), la diversification de la rotation de culture (JIAO et al. 2019; GENTSCH et al. 2020; KING et al. 2017). Toutefois, l'impact d'une même pratique agricole n'a pas systématiquement la même valeur d'impact comme cela est souligné dans la revue bibliographique. Ceci peut expliquer les différences d'évolution observées pour la biomasse moléculaire microbienne à l'échelle du paysage de Fénay entre les parcelles agricoles ayant des itinéraires techniques identiques. Ces différences pourraient être liées aux impacts indirects des pratiques agricoles *via* de légères modifications des propriétés physico-chimiques des sols.

Par ailleurs, cette analyse PLS PM complète les connaissances acquises grâce à la revue bibliographique en indiquant qu'il existe une dépendance temporelle de la biomasse microbienne des sols à l'historique de la parcelle tant par rapport à l'usage des sols qu'aux pratiques agricoles et donc à l'itinéraire technique. Les effets directs et indirects identifiés laissent également supposer que l'impact global d'un itinéraire technique ne peut pas être considéré comme la somme des impacts de chaque pratique agricole prise individuellement, mais qu'il correspondrait d'avantage à une interaction entre pratiques souvent formalisée sous la forme d'un facteur multiplicatif. Modéliser l'évolution de la BMM à l'échelle du paysage de Fénay en fonction des pratiques agricoles nécessite donc de mettre en œuvre une approche permettant de formaliser simplement les interactions entre pratiques agricoles.

De ce point de vue, l'approche PLS PM utilisée ici n'est pas totalement satisfaisante car, outre la masse de données nécessaire à son utilisation, elle ne permet pas d'identifier et de hiérarchiser strictement l'impact de chaque pratique ou combinaison de pratiques sur la biomasse moléculaire microbienne. Par exemple, dans le cadre de l'analyse des données du paysage agri-

cole de Fénay, la variable latente *intensité des pratiques* ne permet ni de hiérarchiser l'effet des pratiques entre elles, ni de déterminer quels changements au sein de cette variable ont entraîné des variations de la biomasse microbienne des sols. Les méthodes statistiques analytiques sont restreintes pour représenter la complexité d'un système et sont très utiles pour modéliser un système stable mais beaucoup moins efficaces lorsqu'il s'agit d'un système dynamique (MÉRIAN et al. 2018). Ce type d'approche a également tendance à optimiser chacun des éléments et à recomposer le système en imbriquant les éléments optimisés (MÉRIAN et al. 2018). Le continu temporel se retrouve alors compressé et il est impossible de retrouver quels constituants ont pu avoir un impact sur la variable modélisée. Enfin, les modèles basés sur des équations structurelles comme les méthodes PLS PM sont difficilement applicables à des systèmes autres que celui étudié, celui-ci ne pourra donc pas être utilisé facilement en dehors de la zone atelier de Fénay sur la période 2011 - 2016. Une représentation plus complète du système en le décomposant en plusieurs objets et une succession d'actions permettent de pallier ce problème de limite. Toutefois, de nouvelles hypothèses doivent être formulées et la description plus complète du système nécessite de nombreuses connaissances. L'utilisation de sous-modèles permet de prendre en compte ces connaissances. Les simulations multi-agents permettent en revanche de représenter des dynamiques plus proches de la réalité des systèmes (BOLAND et al. 2009) et permettent une bonne prise en compte des systèmes complexes.

### **La modélisation par simulations multi-agents de la dynamique temporelle et spatiale de la biomasse microbienne des sols : vers la création d'un OAD**

Dans le but de mieux prendre en compte les impacts liés aux pratiques agricoles sur la biomasse microbienne des sols au cours du temps, nous nous sommes servis d'une modélisation multi-agents, modélisation permettant la mise en place de simulations. L'une des principales limites identifiées pour la méthode PLS PM est l'impossibilité de discriminer les impacts de chacune des pratiques agricoles au cours du temps. Les SMA permettent l'emboîtement de multiples échelles et des phénomènes observables uniquement à l'échelle du système peuvent être perçus grâce à la dynamique des agents et de leurs interactions. Ainsi, dans le modèle MAS<sup>2</sup>MIC, nous avons cherché à modéliser la distribution spatiale et les niveaux locaux de biomasse moléculaire microbienne des sols au cours du temps grâce à l'évolution de chacun des agents microcells, des sous-espaces à une résolution de 30m par 30m caractérisés par une valeur locale de biomasse microbienne des sols. Les micro-organismes sont trop nombreux à l'échelle du paysage pour être chacun représenté par 1 agent et cette résolution est assez fine pour détecter une éventuelle hétérogénéité à l'échelle d'une parcelle agricole. Cette résolution spatiale a été validée dans le cadre du modèle SWORM (BLANCHART et al. 2009) et de l'approche APSF (Arborescent-Pore-Solide-Fractal) (MARILLEAU et al. 2008). Ainsi, les agents

microcells sont au sein d'agents plots (ou parcelles qui mesurent entre 0.01 ha et 35 ha) qui permettent de dessiner un paysage (plus de 1200 ha). Du point de vue des échelles temporelles, les pratiques agricoles ont un effet à un pas de temps journalier sur une période de plusieurs jours et la croissance des micro-organismes, souvent considérée comme étant rapide (quelques heures à quelques jours), est intégrée permettant d'aboutir à des simulations pluriannuelles. La représentation de la biomasse microbienne par des sous-espaces à une résolution de 30 m par 30 m est un bon compromis, chacun des micro-organismes étant petit (moins de 10  $\mu\text{m}$ ). Cette approche permet de reproduire la distribution spatiale de la biomasse moléculaire microbienne à l'échelle du paysage et ses variations temporelles à un pas de temps pluriannuel.

Plusieurs sous-modèles et des valeurs de référence ont été utilisés dans la cadre du modèle MAS<sup>2</sup>MIC. Ces sous-modèles permettent de se rapprocher davantage de la réalité du système étudié (MÉRIAN et al. 2018). Ainsi, tout un ensemble de connaissances déjà acquises a pu être mobilisé. L'utilisation des valeurs de référence de biomasse microbienne à partir des paramètres physico-chimiques des sols via le modèle développé par HORRIGUE et al. 2016 permet notamment de focaliser notre étude sur l'impact des pratiques agricoles, les paramètres physico-chimiques étant déjà pris en compte par les valeurs théoriques de biomasse. Le sous-modèle de déficit hydrique nous a permis de prendre en compte des effets du climat et plus particulièrement le stress hydrique, reconnu pour son effet sur la biomasse microbienne des sols (REN et al. 2018) à une échelle spatiale plus fine que celle du paysage, les précipitations étant identiques pour toute la zone. Le sous-modèle de croissance logistique de la biomasse moléculaire microbienne a, quant à lui, permis de représenter la dynamique de la biomasse moléculaire microbienne des sols que ce soit dans des conditions avec ou sans pratiques agricoles ou stress hydrique. Enfin, les impacts des pratiques agricoles sur le comportement de la biomasse microbienne des sols ont été déterminés par arbres de décision. Nous avons fait le choix de baser ces comportements sur des données observées sur la zone atelier de Fénay plutôt que sur les résultats de la revue bibliographique. Ce choix est principalement basé sur le fait que dans la cadre de la zone atelier de Fénay, les pratiques sont recensées en détails depuis 2004 et les conditions pédologiques et climatiques sont connues tandis que les résultats de la revue bibliographique considèrent de nombreux contextes pédoclimatiques et les successions des pratiques dans le temps ne sont pas systématiquement connues. Toutefois, les gammes de valeurs des impacts pour chacune des pratiques agricoles communes sont similaires entre les 2 analyses, ce qui est encourageant pour les perspectives du modèle MAS<sup>2</sup>MIC. Le modèle MAS<sup>2</sup>MIC retranscrit bien la sensibilité de la biomasse microbienne aux pratiques agricoles. Toutefois, ses capacités prédictives sont limitées dans certains cas, notamment lorsque la biomasse microbienne a fortement diminué ou augmenté entre l'initialisation et la sortie du modèle (entre 3 et 10 années modélisées). Cette incapacité à prédire des changements trop rapides de la biomasse microbienne des sols est probablement liée à des processus aléatoires qui ne sont pas pris en compte dans le modèle. Par ailleurs, les paramètres de croissance calibrés ne permettent pas une dynamique très rapide de la biomasse microbienne des sols. Ces paramètres de croissance sont

différents en fonction de l'usage des sols : c'est notamment le cas de la capacité d'accueil du milieu qui est plus élevée en forêt par rapport aux grandes cultures, indiqué par les valeurs plus élevées de biomasse microbienne au sein de ces systèmes (DEQUIEDT et al. 2011). Concernant les parcelles agricoles, le taux de croissance de la biomasse microbienne et la capacité de croissance sont supposés stables au cours du temps et indépendants des pratiques agricoles. Néanmoins, certaines pratiques modifient la croissance des micro-organismes des sols tels que les apports organiques, des études montrant une accélération de la croissance microbienne des sols après un apport de MO (ZORNOZA et al. 2016 ; LAZCANO et al. 2013). Les pratiques agricoles modifient l'habitat microbien des sols tant en termes de qualité, que d'accessibilité et de quantité de ressources. Il est possible notamment d'opposer les micro-organismes oligotrophes dont la croissance serait favorisée par l'apport de MO compostée (HO et al. 2017) sur un pas de temps long et les copiotrophes dont la croissance serait améliorée par l'apport de MO fraîche sur un pas de temps plus court. Ainsi, il est possible que les paramètres  $a$ ,  $k$  et  $t$  considérés comme identiques et stables soient en réalité dépendants des pratiques agricoles appliquées. Par ailleurs, nous avons fait le choix de modéliser une résilience de la biomasse microbienne des sols une fois le temps d'impact écoulé. Cette résilience a été observée dans différentes études (RINCON-FLOREZ et al. 2016 ; GRIFFITHS et al. 2008 ; BÉRARD et al. 2011). Cependant, la résilience est dépendante des caractéristiques physico-chimiques des sols (GRIFFITHS et al. 2008) et elle n'est probablement pas la même selon le niveau de stress et selon la résistance du système. Evaluer ces points nécessite de nouvelles explorations du modèle en modulant les paramètres de croissance de la biomasse microbienne des sols, stratégie qui permettrait d'identifier les éléments induisant les fortes variations de biomasse moléculaires microbiennes et ainsi améliorer les capacités prédictives du modèle.

Lorsque le modèle est testé dans d'autres conditions pédo-climatiques, les capacités prédictives sont très proches de celles observées sur les données de Fénay. Ainsi, les résultats laissent supposer que MAS<sup>2</sup>MIC pourrait être transférable à d'autres contextes. L'une des finalités de ce projet de thèse était d'aboutir à une première version d'un outil d'aide à la décision (OAD). Pour ce faire, une approche de modélisation KILT (*keep it a learning tool!*, LE PAGE et al. 2017) a été utilisée. Cette approche est un compromis entre l'intégration de l'ensemble des composants du système étudié et la simplification du système. Le système à modéliser est alors initialisé de manière simple et fondé sur des données empiriques permettant de prendre en compte sa complexité. Grâce à la mise en place d'un aspect participatif, le simulateur est modifié et amélioré pour atteindre au mieux ses objectifs (information, compréhension, prédition). Cette approche est adaptée aux socio-écosystèmes et convient donc pour cette étude, la modélisation de phénomènes écologiques associée à la biomasse microbienne du sol étant destinée à comprendre les impacts des pratiques agricoles et de leurs successions au cours du temps dans le but d'accompagner les agriculteurs dans leur démarche pour une gestion durable de leurs

sols. A ce stade, le modèle MAS<sup>2</sup>MIC est encore en cours de développement mais a, d'ores et déjà, pu être amélioré grâce à son exploration et la mise en place d'ateliers participatifs.

L'adoption du format numérique pour l'outil d'aide à la décision et la mise en place des ateliers participatifs sont pertinentes. Les nouvelles technologies et le numérique sont de plus en plus utilisés dans le domaine de l'agronomie (matériels connectés, jeux sérieux basés sur des simulations, ateliers de co-conception, OAD ...). Les utilisateurs sont réceptifs à ces supports, qu'ils soient sous format outil ou lors d'ateliers participatifs. Les simulations multi-agents sont propices à la mise en place de jeux de rôle qui permettent de lever les barrières disciplinaires, ce qui mène à de la modélisation d'accompagnement (COMMOD, <https://www.commod.org/>). Ce type de modélisation est d'ailleurs de plus en plus utilisé afin d'accompagner les différents acteurs du monde agricole vers une gestion durable des sols (ETIENNE 2010). La modélisation permet également la création d'outils tels que la plate-forme MAELIA (<http://maelia-platform.inra.fr/>). Dans le cadre du modèle MAS<sup>2</sup>MIC, le modèle multi-agents a été implémenté dans l'outil de développement GAMA Platform qui a par ailleurs permis la création d'une interface numérique. L'ensemble de ces éléments forme un simulateur qui a permis une meilleure compréhension de l'impact des pratiques agricoles par les participants aux ateliers, de partager et faire un débriefing des résultats. L'interface développée a été jugée comme étant facile à prendre en main et ergonomique. Alliée au modèle MAS<sup>2</sup>MIC, elle constitue une bonne base pour la création d'un OAD.

Les 2 ateliers menés au cours de la thèse ont permis d'explorer en partie le modèle en appliquant des pratiques différentes de celles observées sur la zone atelier de Fénay. Les résultats des ateliers ont permis des améliorations majeures pour la modélisation de la dynamique temporelle de la biomasse moléculaire microbienne en fonction des pratiques agricoles, notamment par rapport à la prise en compte de la croissance de la biomasse microbienne. Ces ateliers ont également permis de mieux cerner les attentes des potentiels futurs utilisateurs de l'OAD.

## Perspectives

L'architecture choisie pour ce modèle concernant la prise en compte des leviers agronomiques a été réfléchie sous la forme de modules indépendants. Ainsi, les pratiques agricoles mentionnées comme manquantes au cours des ateliers participatifs, notamment l'apport de MO, pourront être intégrées à leur tour grâce à l'ajout de nouveaux modules. Cette étape peut être réalisée en se servant d'un jeu de données externes ou sur la base des résultats de la revue bibliographique. Par ailleurs, un modèle déjà existant permet de modéliser à une résolution plus fine que celle du modèle MAS<sup>2</sup>MIC les effets d'apports organiques sur les communautés microbiennes des sols (projet Cammisol, <http://www.cammisole.fr/>). Ce modèle pourrait remplacer l'arbre de décision permettant de modéliser le comportement de la biomasse microbienne des sols face à une pratique agricole (ici l'apport de MO) et de différencier les types d'apports organiques, certains favorisant plus les organismes à stratégie r ou à stratégie

k. Toutefois, la résolution de ces processus étant plus précise que celle utilisée dans le cadre de MAS<sup>2</sup>MIC, une puissance informatique plus élevée serait nécessaire. Selon les objectifs de compréhension ciblés, l'environnement de la simulation pourrait être restreint : par exemple, l'objectif de l'ajout de ce modèle pourrait être la compréhension de la dynamique des ressources et des communautés microbiennes des sols en fonction de l'hétérogénéité des apports organiques sur une parcelle agricole (plutôt qu'à l'échelle du paysage). L'amélioration des modules existants, l'ajout de modules et l'utilisation de modèles déjà existants permettraient une meilleure prise en compte des différents leviers agronomiques pour l'amélioration de la qualité des sols. De même, nous avons fait le choix de ne pas intégrer d'aspects socio-économiques dans ce modèle, ces aspects pouvant fluctuer selon le contexte et l'objectif de l'OAD n'étant pas de modéliser ces aspects . Cependant, ils pourraient être intégrés sous le format de rôle lors de futurs ateliers participatifs.

Ce modèle constitue une bonne base pour évaluer l'impact des pratiques agricoles sur la qualité des sols. Toutefois, les communautés microbiennes des sols peuvent également être caractérisées par la richesse taxonomique des bactéries ou des champignons, la composition des communautés bactériennes et fongiques et les réseaux d'interactions entre micro-organismes ; la richesse taxonomique des bactéries et des champignons étant toutes les deux utilisées de manière opérationnelle pour évaluer la qualité des sols. Les bactéries peuvent être classées biologiquement selon une hiérarchie de catégories appelées taxa : Règne (*Bacteria*), Embranchement (ex : *Proteobacteria*), Classe (ex : Gamma proteobacteria) , Ordre (ex : *Enterobacteriales*), Famille (ex : *Enterobacteriaceae*), Genre (ex : *Escherichia*), Espèce (ex : *Escherichia coli*). La composition de la communauté bactérienne correspondant à l'abondance de chacun des taxa pour un même échantillon de sols tandis que la richesse bactérienne correspond au nombre de taxa différents. Les interactions entre taxa bactériens ont été étudiées par KARIMI et al. 2019 et permettent une meilleure compréhension de la dynamique de la richesse bactérienne des sols. L'enjeu à court terme est donc d'être en mesure de modéliser la richesse taxonomique des communautés bactériennes ou de champignons. Pour cela, deux approches peuvent être envisagées.

La première approche consisterait à transposer l'approche utilisée pour la biomasse moléculaire microbienne. Ainsi, la richesse bactérienne serait évaluée de manière uniquement quantitative. Dans cette approche schématisée en figure 36 A, la richesse bactérienne serait à l'image de la biomasse un attribut des agents microcells, considérée comme homogène au sein de ces entités spatiales. Leurs comportements pourraient être définis à l'aide d'arbres de décisions permettant d'identifier les impacts des pratiques agricoles et le nombre de jours de déficit hydrique. Leur croissance pourrait être définie grâce à une équation mathématique dont les paramètres seraient à calibrer. Cependant, la distribution spatiale de la richesse bactérienne des sols dépend à la fois de processus écologiques déterministes (sélection) mais également de processus stochastiques (mutation, dérive écologique, dispersion). L'aspect spatial du modèle permettrait de prendre en compte ces aspects en ajoutant de la diffusion de taxa entre agents

microcells dont le pas et la portée pourront être déterminés à partir des données disponibles.

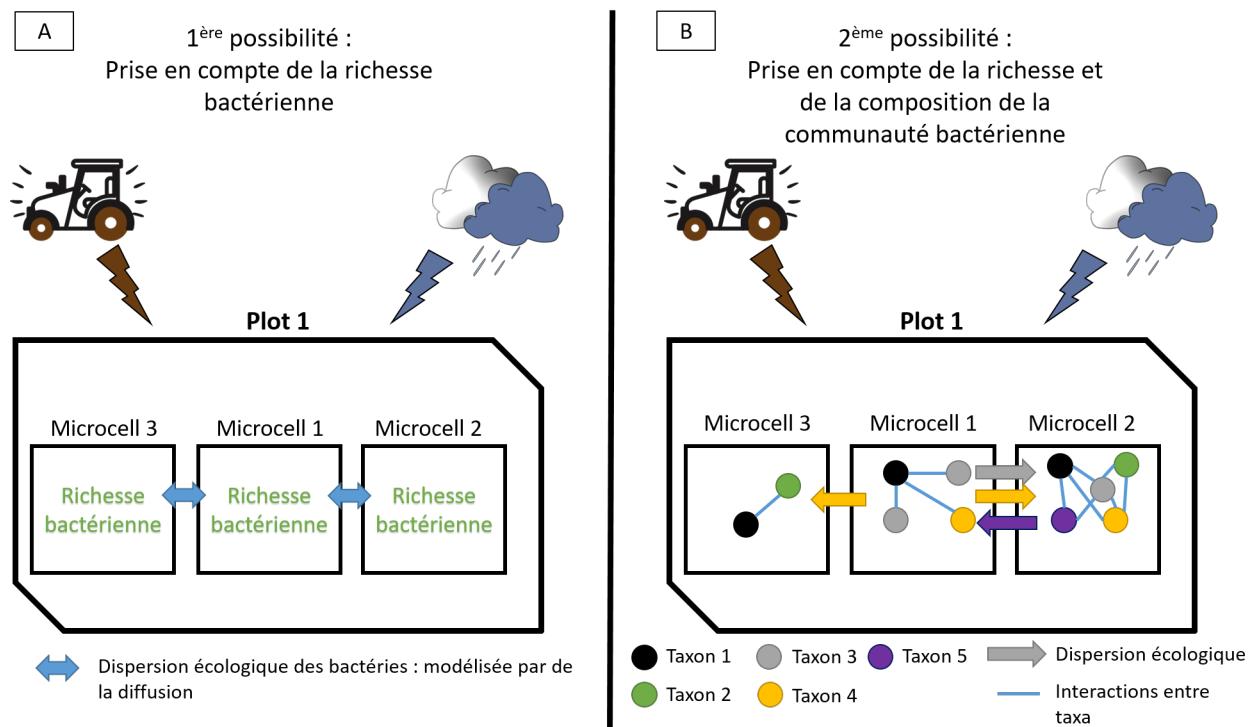


FIGURE 36 – Schéma de la prise en compte de la richesse bactérienne en modélisation multi-agents.

La partie A indique une modélisation de la richesse en utilisant plus ou moins la même méthode que celle utilisée pour la biomasse microbienne. La richesse bactérienne est un attribut des agents microcell dont le comportement est modifié au cours du temps suite à une pratique agricole ou à un stress hydrique ; une dispersion spatiale des bactéries est permise grâce à la diffusion d'une cellule (microcell) à l'autre. Dans la partie B, la richesse bactérienne est déduite à partir du nombre des différents taxa présents sur le même agent microcell ; dans cette configuration, les pratiques agricoles et le stress hydrique jouent toujours le rôle de filtre environnemental et la dispersion est prise en compte grâce à de la diffusion entre microcell mais cette fois-ci, la diffusion est dépendante du taxon considéré.

De plus, au sein de chaque microcell, les taxa peuvent interagir entre eux et ainsi modifier la composition de la communauté et la richesse bactérienne.

Une seconde approche permettrait de mêler à la fois des aspects quantitatifs et qualitatifs en modélisant les variations de composition des communautés microbiennes et en dérivant les variations de richesse taxonomique. Un des enjeux serait d'arriver à associer de la précision dans la modélisation du système et des phénomènes émergents et de la simplification pour ne pas alourdir le temps de calcul. Chaque taxon serait représenté par un agent indépendant, évoluant à l'échelle des microcells, avec des attributs et des comportements qui lui seraient propres. Dans cette approche schématisée en figure 36 B, les agents taxa symbolisés dans notre exemple par chacun des cercles de couleurs différentes au sein des microcells, pourront être influencés 1) par l'environnement et notamment les paramètres physico-chimiques (processus déterministes) ; 2) par les pratiques agricoles et le déficit hydrique (processus déterministes avec une

part d’aléatoire via le tirage aléatoire des valeurs seuil) ; 3) par des phénomènes stochastiques notamment de dispersion spatiale ; 4) par les autres agents micro-organismes, en s’appuyant sur les interactions entre micro-organismes du sol identifiés (KARIMI et al. 2019). Cette démarche de modélisation nécessitera une analyse bibliographique ciblant la richesse et la composition microbienne des sols en réponse aux pratiques agricoles et la mise à disposition du modèle aux utilisateurs dans le cadre de nouveaux ateliers participatifs. Ceci permettra d’évaluer la compréhension et la pertinence du modèle au sein d’un OAD.

## Conclusion

Les analyses menées au cours de ce projet ont permis une meilleure compréhension de la distribution spatiale et des variations temporelles de la biomasse moléculaire microbienne des sols. La biomasse moléculaire microbienne des sols est dans un premier lieu déterminée par les paramètres physico-chimiques des sols et dans le cas des grandes cultures, des pratiques agricoles et de l’historique de la parcelle. La modélisation des impacts de ces pratiques *via* un système multi-agents a été mise en œuvre et a permis une meilleure compréhension de l’effet des changements de pratiques agricoles observés à de multiples échelles spatiales (du point de prélèvement au paysage en passant par la parcelle et l’exploitation) et temporelles (jours, mois, années, décennie). MAS<sup>2</sup>MIC a une bonne capacité prédictive de la biomasse microbienne des sols, et l’originalité de sa structure liée à l’intégration de plusieurs sous-modèles divisés en modules permettra de le faire évoluer pour l’améliorer. L’aspect graphique proposé par le logiciel qui a servi à créer MAS<sup>2</sup>MIC a permis de créer une interface facile à prendre en main et constitue ainsi un premier pas vers l’aide à la décision. Bien que pour le moment, l’utilisation de ce modèle soit limitée à une utilisation supervisée, son utilisation peut être améliorée facilement et permettra ainsi aux acteurs du milieu agricole de mieux comprendre leurs sols et ainsi de mieux les gérer en testant *in silico* des variations ou de nouveaux itinéraires techniques de leur choix. Le modèle MAS<sup>2</sup>MIC constitue également un bon outil scientifique pour étudier les dynamiques spatiales et temporelles de la biomasse microbienne des sols dans un contexte agricole.



# Bibliographie

- ABABAEI, Behnam et Karine CHENU (24 déc. 2019). « Recent Trends in Drought, Heat and Frost-Induced Yield Losses Across the Australian Wheatbelt ». In : *Proceedings* 36.1, p. 5. ISSN : 2504-3900. DOI : 10.3390/proceedings2019036005.
- AGENCE DE L'ENVIRONNEMENT ET DE LA MAÎTRISE DE L'ÉNERGIE et OBSERVATOIRE FRANÇAIS DES SOLS VIVANTS, éd. (2017). *La microbiologie moléculaire : au service du diagnostic environnemental*. Expertises. Angers : ADEME. ISBN : 979-10-297-0485-7.
- AMBLARD, Frédéric et al. (jan. 2006). « Evaluation et Validation de Modèles Multi-Agents ». In : p. 103-140.
- AMUNDSON, Ronald et al. (8 mai 2015). « Soil and Human Security in the 21st Century ». In : *Science* 348.6235, p. 1261071. ISSN : 0036-8075, 1095-9203. DOI : 10.1126/science.1261071.
- ANDERSEN, K B et K von MEYENBURG (oct. 1980). « Are Growth Rates of Escherichia Coli in Batch Cultures Limited by Respiration ? » In : *Journal of Bacteriology* 144.1, p. 114-123. ISSN : 0021-9193, 1098-5530. DOI : 10.1128/jb.144.1.114-123.1980.
- ASSESSMENT, Millennium Ecosystem (2005). *Ecosystems and Human Well-Being : Synthesis*. How is desertification related to ecosystem services and human well-being ? – Who is affected by desertification ? – What are the major causes of desertification ? – How will different future development paths affect desertification ? – How can we prevent or reverse desertification ? – What are the linkages among desertification, global climate change and biodiversity loss ? – How can we better understand the significance of desertification ? OCLC : ocm59279709. Washington, DC : Island Press. 137 p. ISBN : 978-1-59726-040-4 978-1-59726-039-8.
- AZAM, F., R. L. MULVANEY et F. J. STEVENSON (jan. 1989). « Synthesis of 15N-labelled Microbial Biomass in Soil in Situ and Extraction of Biomass N ». In : *Biology and Fertility of Soils* 7.2, p. 180-185. ISSN : 0178-2762, 1432-0789. DOI : 10.1007/BF00292580.
- BAAS BECKING, Lourens Gerhard Marinus (1934). *Geobiologie of Inleiding Tot de Milieukunde*. 18-19. WP Van Stockum & Zoon.
- BAHRAM, Mohammad et al. (août 2018). « Structure and Function of the Global Topsoil Microbiome ». In : *Nature* 560.7717, p. 233-237. ISSN : 0028-0836, 1476-4687. DOI : 10.1038/s41586-018-0386-6.

## Bibliographie

---

- BEN-ARI, Tamara et al. (déc. 2018). « Causes and Implications of the Unforeseen 2016 Extreme Yield Loss in the Breadbasket of France ». In : *Nature Communications* 9.1, p. 1627. ISSN : 2041-1723. DOI : 10.1038/s41467-018-04087-x.
- BÉRARD, A et al. (3 déc. 2015). « Soil Microbial Community Responses to Heat Wave Components : Drought and High Temperature ». In : *Climate Research* 66.3, p. 243-264. ISSN : 0936-577X, 1616-1572. DOI : 10.3354/cr01343.
- BÉRARD, A. et al. (nov. 2011). « Resilience of Soil Microbial Communities Impacted by Severe Drought and High Temperature in the Context of Mediterranean Heat Waves ». In : *European Journal of Soil Biology* 47.6, p. 333-342. ISSN : 11645563. DOI : 10.1016/j.ejsobi.2011.08.004.
- BILLEN, Gilles, Luis LASSALETTA et Josette GARNIER (nov. 2014). « A Biogeochemical View of the Global Agro-Food System : Nitrogen Flows Associated with Protein Production, Consumption and Trade ». In : *Global Food Security* 3.3-4, p. 209-219. ISSN : 22119124. DOI : 10.1016/j.gfs.2014.08.003.
- BISPO, Antonio et Nathalie SCHNEBELEN (2018). « Synthèse Des Outils, Indicateurs, Référentiels Disponibles Pour Comprendre et Piloter La Biologie Des Sols ». In : *Innovations Agronomiques* 69. Ce numéro est constitué d'articles issus du colloque “De la connaissance de la biologie des sols et de ses fonctions, à son pilotage ” organisé en partenariat avec l’Ademe et l’AFB, le 18 octobre 2018 à Dijon., p. 91-100. DOI : 10.15454/DCZJMP.
- BLANCHART, E. et al. (fév. 2009). « SWORM : An Agent-Based Model to Simulate the Effect of Earthworms on Soil Structure ». In : *European Journal of Soil Science* 60.1, p. 13-21. ISSN : 13510754. DOI : 10.1111/j.1365-2389.2008.01091.x.
- BLOUNT, Zachary D (25 mars 2015). « The Unexhausted Potential of E. Coli ». In : *eLife* 4, e05826. ISSN : 2050-084X. DOI : 10.7554/eLife.05826.
- BOLAND, Richard et Daniel THIEL (2009). « Un numéro spécial consacré à la simulation ». In : *Systèmes d'information & management* 14.4, p. 3. ISSN : 1260-4984. DOI : 10.3917/sim.094.0003.
- BORDES, Jean-Paul (2017). « Numérique et agriculture de précision ». In : *Annales des Mines - Responsabilité et environnement* N° 87.3, p. 87. ISSN : 1268-4783, 2271-8052. DOI : 10.3917/re1.087.0087.
- BOURGEOIS, Emilie (2015). « Contribution Au Développement de Bioindicateurs Microbiens Pour l'évaluation de l'impact de Pratiques Agricoles Sur Les Sols ». Université de Bourgogne.
- BRAKHAGE, Axel A. et Volker SCHROECKH (jan. 2011). « Fungal Secondary Metabolites – Strategies to Activate Silent Gene Clusters ». In : *Fungal Genetics and Biology* 48.1, p. 15-22. ISSN : 10871845. DOI : 10.1016/j.fgb.2010.04.004.
- BROOKES, P.C. et al. (jan. 1985). « Chloroform Fumigation and the Release of Soil Nitrogen : A Rapid Direct Extraction Method to Measure Microbial Biomass Nitrogen in Soil ». In :

- Soil Biology and Biochemistry* 17.6, p. 837-842. ISSN : 00380717. DOI : 10.1016/0038-0717(85)90144-0.
- BRU, D et al. (mars 2011). « Determinants of the Distribution of Nitrogen-Cycling Microbial Communities at the Landscape Scale ». In : *The ISME Journal* 5.3, p. 532-542. ISSN : 1751-7362, 1751-7370. DOI : 10.1038/ismej.2010.130.
- BÜNEMANN, E. K., G. D. SCHWENKE et L. VAN ZWIETEN (2006). « Impact of Agricultural Inputs on Soil Organisms—a Review ». In : *Soil Research* 44.4, p. 379. ISSN : 1838-675X. DOI : 10.1071/SR05125.
- CANNAVACCIULO, M. et al. (2017). « Validation d'un Tableau de Bord d'indicateurs Sur Un Réseau National de Fermes En Grande Culture et En Viticulture Pour Diagnostiquer La Qualité Biologique Des Sols Agricoles ». In : DOI : 10.15454/1.5137753402510786E12.
- CARPIO, María José et al. (8 août 2020). « Soil Microbial Community Changes in a Field Treatment with Chlorotoluron, Flufenacet and Diflufenican and Two Organic Amendments ». In : *Agronomy* 10.8, p. 1166. ISSN : 2073-4395. DOI : 10.3390/agronomy10081166.
- CHAUDHARY, Dhiraj Kumar, Altankhuu KHULAN et Jaisoo KIM (déc. 2019). « Development of a Novel Cultivation Technique for Uncultured Soil Bacteria ». In : *Scientific Reports* 9.1, p. 6666. ISSN : 2045-2322. DOI : 10.1038/s41598-019-43182-x.
- CHAVARRIA, Diego N. et al. (sept. 2018). « Response of Soil Microbial Communities to Agroecological versus Conventional Systems of Extensive Agriculture ». In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 264, p. 1-8. ISSN : 01678809. DOI : 10.1016/j.agee.2018.05.008.
- CHEMIDLIN PRÉVOST-BOURÉ, N. et al. (2018). « Appréhender l'impact des pratiques agricoles sur l'état biologique et le fonctionnement du sol. Quelles recommandations et pistes de R en matière de pilotage biologique des sols ? Innovations Agronomiques 69, 39-46 ». In : DOI : 10.15454/0W3CJS.
- CHEN, Chen et al. (déc. 2019). « Meta-Analysis Shows Positive Effects of Plant Diversity on Microbial Biomass and Respiration ». In : *Nature Communications* 10.1, p. 1332. ISSN : 2041-1723. DOI : 10.1038/s41467-019-09258-y.
- CHEN, Xu et al. (sept. 2020). « Land Use and Mineral Fertilization Influence Soil Microbial Biomass and Residues : A Case Study of a Chinese Mollisol ». In : *European Journal of Soil Biology* 100, p. 103216. ISSN : 11645563. DOI : 10.1016/j.ejsobi.2020.103216.
- CHRISTEL, Amélie, Pierre-Alain MARON et RANJARD (déc. 2021). « Impact of Farming Systems on Soil Ecological Quality : A Meta-Analysis ». In : *Environmental Chemistry Letters* 19.6, p. 4603-4625. ISSN : 1610-3653, 1610-3661. DOI : 10.1007/s10311-021-01302-y.
- CLIVOT, Hugues et al. (août 2019). « Modeling Soil Organic Carbon Evolution in Long-Term Arable Experiments with AMG Model ». In : *Environmental Modelling & Software* 118, p. 99-113. ISSN : 13648152. DOI : 10.1016/j.envsoft.2019.04.004.

## Bibliographie

---

- CLUZEAU, D. et al. (mars 2012). « Integration of Biodiversity in Soil Quality Monitoring : Baselines for Microbial and Soil Fauna Parameters for Different Land-Use Types ». In : *European Journal of Soil Biology* 49, p. 63-72. ISSN : 11645563. DOI : 10.1016/j.ejsobi.2011.11.003.
- CONSTANCIAS, Florentin (17 déc. 2014). « Distribution Spatiale de La Diversité Bactérienne Tellurique à Différentes Échelles Spatiales : De l'agrégat Au Paysage ». Université de Bourgogne.
- CONSTANCIAS, Florentin et al. (oct. 2014). « Microscale Evidence for a High Decrease of Soil Bacterial Density and Diversity by Cropping ». In : *Agronomy for Sustainable Development* 34.4, p. 831-840. ISSN : 1774-0746, 1773-0155. DOI : 10.1007/s13593-013-0204-3.
- CONSTANCIAS, Florentin et al. (juin 2015). « Mapping and Determinism of Soil Microbial Community Distribution across an Agricultural Landscape ». In : *MicrobiologyOpen* 4.3, p. 505-517. ISSN : 20458827. DOI : 10.1002/mbo3.255.
- CURTIS, T. P. et W. T. SLOAN (26 août 2005). « Exploring Microbial Diversity—A Vast Below ». In : *Science* 309.5739, p. 1331-1333. ISSN : 0036-8075, 1095-9203. DOI : 10.1126/science.1118176.
- DEBSKA, Bozena, Iwona JASKULSKA et Dariusz JASKULSKI (25 août 2020). « Method of Tillage with the Factor Determining the Quality of Organic Matter ». In : *Agronomy* 10.9, p. 1250. ISSN : 2073-4395. DOI : 10.3390/agronomy10091250.
- DELGADO-BAQUERIZO, Manuel et David J. ELDRIDGE (sept. 2019). « Cross-Biome Drivers of Soil Bacterial Alpha Diversity on a Worldwide Scale ». In : *Ecosystems* 22.6, p. 1220-1231. ISSN : 1432-9840, 1435-0629. DOI : 10.1007/s10021-018-0333-2.
- DELGADO-BAQUERIZO, Manuel et al. (mars 2017). « It Is Elemental : Soil Nutrient Stoichiometry Drives Bacterial Diversity : C :N :P Stoichiometry Drives Bacterial Diversity ». In : *Environmental Microbiology* 19.3, p. 1176-1188. ISSN : 14622912. DOI : 10.1111/1462-2920.13642.
- DELGADO-BAQUERIZO, Manuel et al. (19 jan. 2018). « A Global Atlas of the Dominant Bacteria Found in Soil ». In : *Science* 359.6373, p. 320-325. ISSN : 0036-8075, 1095-9203. DOI : 10.1126/science.aap9516.
- DELONG, Catherine, Richard CRUSE et John WIENER (13 jan. 2015). « The Soil Degradation Paradox : Compromising Our Resources When We Need Them the Most ». In : *Sustainability* 7.1, p. 866-879. ISSN : 2071-1050. DOI : 10.3390/su7010866.
- DEQUIEDT, S. et al. (juill. 2011). « Biogeographical Patterns of Soil Molecular Microbial Biomass as Influenced by Soil Characteristics and Management : Biogeography of Soil Microbial Biomass ». In : *Global Ecology and Biogeography* 20.4, p. 641-652. ISSN : 1466822X. DOI : 10.1111/j.1466-8238.2010.00628.x.
- De SOUZA, Tancredo Augusto Feitosa et Helena FREITAS (2018). « Long-Term Effects of Fertilization on Soil Organism Diversity ». In : *Sustainable Agriculture Reviews* 28. Sous la

- dir. de Sabrina GABA, Barbara SMITH et Eric LICHFOUSE. T. 28. Sustainable Agriculture Reviews. Cham : Springer International Publishing, p. 211-247. ISBN : 978-3-319-90308-8 978-3-319-90309-5. DOI : 10.1007/978-3-319-90309-5\_7.
- DÍAZ-RAVIÑA, M., M. J. ACEA et T. CARBALLAS (fév. 1995). « Seasonal Changes in Microbial Biomass and Nutrient Flush in Forest Soils ». In : *Biology and Fertility of Soils* 19.2-3, p. 220-226. ISSN : 0178-2762, 1432-0789. DOI : 10.1007/BF00336163.
- DJEMIEL, Christophe et al. (12 jan. 2022). « Inferring Microbiota Functions from Taxonomic Genes : A Review ». In : *GigaScience* 11, giab090. ISSN : 2047-217X. DOI : 10.1093/gigascience/giab090.
- DORAN, John W. et Timothy B. PARKIN (1994). « Defining and Assessing Soil Quality ». In : *SSSA Special Publications*. Sous la dir. de J.W. DORAN et al. Madison, WI, USA : Soil Science Society of America and American Society of Agronomy, p. 1-21. ISBN : 978-0-89118-930-5 978-0-89118-807-0. DOI : 10.2136/sssaspecpub35.c1.
- (1997). « Quantitative Indicators of Soil Quality : A Minimum Data Set ». In : *SSSA Special Publications*. Sous la dir. de John W. DORAN et Alice J. JONES. Madison, WI, USA : Soil Science Society of America, p. 25-37. ISBN : 978-0-89118-944-2 978-0-89118-826-1. DOI : 10.2136/sssaspecpub49.c2.
- DRENOVSKY, Rebecca E. et al. (jan. 2010). « Land Use and Climatic Factors Structure Regional Patterns in Soil Microbial Communities : Biogeography of Soil Microbial Communities ». In : *Global Ecology and Biogeography* 19.1, p. 27-39. ISSN : 1466822X. DOI : 10.1111/j.1466-8238.2009.00486.x.
- DUBEY, Anamika et al. (juill. 2019). « Soil Microbiome : A Key Player for Conservation of Soil Health under Changing Climate ». In : *Biodiversity and Conservation* 28.8-9, p. 2405-2429. ISSN : 0960-3115, 1572-9710. DOI : 10.1007/s10531-019-01760-5.
- DUDLEY, Nigel et Sasha ALEXANDER (3 juill. 2017). « Agriculture and Biodiversity : A Review ». In : *Biodiversity* 18.2-3, p. 45-49. ISSN : 1488-8386, 2160-0651. DOI : 10.1080/14888386.2017.1351892.
- DUNN, Laurie et al. (17 juin 2021). « Soil Microbial Communities in the Face of Changing Farming Practices : A Case Study in an Agricultural Landscape in France ». In : *PLOS ONE* 16.6. Sous la dir. de Tanvir SHAHZAD, e0252216. ISSN : 1932-6203. DOI : 10.1371/journal.pone.0252216.
- ETIENNE, Michel (2010). *La modélisation d'accompagnement : une démarche participative en appui au développement durable*. Update sciences & technologies. Versailles : Éd. Quae. ISBN : 978-2-7592-0620-9.
- EUROPEAN COMMISSION, JOINT RESEARCH CENTRE et GLOBAL SOIL BIODIVERSITY INITIATIVE (2016). *Global Soil Biodiversity Atlas*. ISBN : 978-92-79-48169-7.
- FERREIRA, Carla S.S., Paulo PEREIRA et Zahra KALANTARI (déc. 2018). « Human Impacts on Soil ». In : *Science of The Total Environment* 644, p. 830-834. ISSN : 00489697. DOI : 10.1016/j.scitotenv.2018.06.391.

## Bibliographie

---

- FIERER, N. et R. B. JACKSON (17 jan. 2006). « The Diversity and Biogeography of Soil Bacterial Communities ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103.3, p. 626-631. ISSN : 0027-8424, 1091-6490. DOI : 10.1073/pnas.0507535103.
- FOUCHER, Anthony et al. (sept. 2014). « Increase in Soil Erosion after Agricultural Intensification : Evidence from a Lowland Basin in France ». In : *Anthropocene* 7, p. 30-41. ISSN : 22133054. DOI : 10.1016/j.ancene.2015.02.001.
- FROSTEGÅRD, Å., A. TUNLID et E. BÅÅTH (déc. 1991). « Microbial Biomass Measured as Total Lipid Phosphate in Soils of Different Organic Content ». In : *Journal of Microbiological Methods* 14.3, p. 151-163. ISSN : 01677012. DOI : 10.1016/0167-7012(91)90018-L.
- GEISSELER, Daniel, Patricia A. LAZICKI et Kate M. SCOW (oct. 2016). « Mineral Nitrogen Input Decreases Microbial Biomass in Soils under Grasslands but Not Annual Crops ». In : *Applied Soil Ecology* 106, p. 1-10. ISSN : 09291393. DOI : 10.1016/j.apsoil.2016.04.015.
- GEISSELER, Daniel et Kate M. SCOW (août 2014). « Long-Term Effects of Mineral Fertilizers on Soil Microorganisms – A Review ». In : *Soil Biology and Biochemistry* 75, p. 54-63. ISSN : 00380717. DOI : 10.1016/j.soilbio.2014.03.023.
- GENTSCH, Norman et al. (oct. 2020). « Catch Crop Diversity Increases Rhizosphere Carbon Input and Soil Microbial Biomass ». In : *Biology and Fertility of Soils* 56.7, p. 943-957. ISSN : 0178-2762, 1432-0789. DOI : 10.1007/s00374-020-01475-8.
- GILLER, K.E. et al. (août 1997). « Agricultural Intensification, Soil Biodiversity and Agroecosystem Function ». In : *Applied Soil Ecology* 6.1, p. 3-16. ISSN : 09291393. DOI : 10.1016/S0929-1393(96)00149-7.
- GIRAUD, Eric et Darrell FLEISCHMAN (nov. 2004). « Nitrogen-Fixing Symbiosis between Photosynthetic Bacteria and Legumes ». In : *Photosynthesis Research* 82.2, p. 115-130. ISSN : 0166-8595, 1573-5079. DOI : 10.1007/s11120-004-1768-1.
- GRIFFITHS, B. S. et al. (mai 2008). « Functional Resilience of Soil Microbial Communities Depends on Both Soil Structure and Microbial Community Composition ». In : *Biology and Fertility of Soils* 44.5, p. 745-754. ISSN : 0178-2762, 1432-0789. DOI : 10.1007/s00374-007-0257-z.
- GRIFFITHS, Robert I. et al. (juin 2011). « The Bacterial Biogeography of British Soils : Mapping Soil Bacteria ». In : *Environmental Microbiology* 13.6, p. 1642-1654. ISSN : 14622912. DOI : 10.1111/j.1462-2920.2011.02480.x.
- GRIFFITHS, Robert I. et al. (jan. 2016). « Mapping and Validating Predictions of Soil Bacterial Biodiversity Using European and National Scale Datasets ». In : *Applied Soil Ecology* 97, p. 61-68. ISSN : 09291393. DOI : 10.1016/j.apsoil.2015.06.018.
- GRIMM, Volker et al. (11 nov. 2005). « Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems : Lessons from Ecology ». In : *Science* 310.5750, p. 987-991. ISSN : 0036-8075, 1095-9203. DOI : 10.1126/science.1116681.

- GRIMM, Volker et al. (sept. 2006). « A Standard Protocol for Describing Individual-Based and Agent-Based Models ». In : *Ecological Modelling* 198.1-2, p. 115-126. ISSN : 03043800. DOI : 10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023.
- GRIMM, Volker et al. (nov. 2010). « The ODD Protocol : A Review and First Update ». In : *Ecological Modelling* 221.23, p. 2760-2768. ISSN : 03043800. DOI : 10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019.
- HAMER, Ute et al. (juin 2021). « Soil Microbial Biomass and Enzyme Kinetics for the Assessment of Temporal Diversification in Agroecosystems ». In : *Basic and Applied Ecology* 53, p. 143-153. ISSN : 14391791. DOI : 10.1016/j.baae.2021.03.014.
- HANSON, China A. et al. (juill. 2012). « Beyond Biogeographic Patterns : Processes Shaping the Microbial Landscape ». In : *Nature Reviews Microbiology* 10.7, p. 497-506. ISSN : 1740-1526, 1740-1534. DOI : 10.1038/nrmicro2795.
- HO, Adrian, D. Paolo Di LONARDO et Paul L. E. BODELIER (22 jan. 2017). « Revisiting Life Strategy Concepts in Environmental Microbial Ecology ». In : *FEMS Microbiology Ecology*, fix006. ISSN : 1574-6941. DOI : 10.1093/femsec/fix006.
- HO, The Nhan (2016). « Couplage d'algorithmes d'optimisation par un système multi-agents pour l'exploration distribuée de simulateurs complexes : application à l'épidémiologie ». Université Pierre et Marie Curie - Paris VI.
- HORRIGUE, Walid et al. (mai 2016). « Predictive Model of Soil Molecular Microbial Biomass ». In : *Ecological Indicators* 64, p. 203-211. ISSN : 1470160X. DOI : 10.1016/j.ecolind.2015.12.004.
- HUBBELL, Stephen P. (fév. 2005). « Neutral Theory in Community Ecology and the Hypothesis of Functional Equivalence ». In : *Functional Ecology* 19.1, p. 166-172. ISSN : 0269-8463, 1365-2435. DOI : 10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x.
- HUBER, Robert et al. (nov. 2018). « Representation of Decision-Making in European Agricultural Agent-Based Models ». In : *Agricultural Systems* 167, p. 143-160. ISSN : 0308521X. DOI : 10.1016/j.agsy.2018.09.007.
- HUTCHINSON, G. E. (1<sup>er</sup> jan. 1957). « Concluding Remarks ». In : *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22.0, p. 415-427. ISSN : 0091-7451, 1943-4456. DOI : 10.1101/SQB.1957.022.01.039.
- JACOBS, A.A. et al. (avr. 2022). « Cover Crops and No-Tillage Reduce Crop Production Costs and Soil Loss, Compensating for Lack of Short-Term Soil Quality Improvement in a Maize and Soybean Production System ». In : *Soil and Tillage Research* 218, p. 105310. ISSN : 01671987. DOI : 10.1016/j.still.2021.105310.
- JACQUART, Catherine et Emmanuel CHOISNEL (1995). « Un Modèle de Bilan Hydrique Simplifié à Deux Réservoirs Utilisable En Agrométéorologie ». In : *La Météorologie* 8.9, p. 29. ISSN : 0026-1181. DOI : 10.4267/2042/51939.

## *Bibliographie*

---

- JAMES, Jason N. et al. (juill. 2019). « Land Use Change Alters the Radiocarbon Age and Composition of Soil and Water-Soluble Organic Matter in the Brazilian Cerrado ». In : *Geoderma* 345, p. 38-50. ISSN : 00167061. DOI : 10.1016/j.geoderma.2019.03.019.
- JENKINSON, D.S. et D.S. POWLSON (jan. 1976). « The Effects of Biocidal Treatments on Metabolism in Soil—V ». In : *Soil Biology and Biochemistry* 8.3, p. 209-213. ISSN : 00380717. DOI : 10.1016/0038-0717(76)90005-5.
- JIAO, Yujie et Ling YUAN (2019). « Positive Effects of Increasing Crop Diversity in Land Use on Soil Microbial Biomass, Enzyme Activity and Bacterial Community Composition ». In : *Soil Research* 57.7, p. 779. ISSN : 1838-675X. DOI : 10.1071/SR18240.
- JOERGENSEN, Rainer Georg et Christoph EMMERLING (juin 2006). « Methods for Evaluating Human Impact on Soil Microorganisms Based on Their Activity, Biomass, and Diversity in Agricultural Soils ». In : *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 169.3, p. 295-309. ISSN : 1436-8730, 1522-2624. DOI : 10.1002/jpln.200521941.
- KABIR, Zahangir (1<sup>er</sup> jan. 2005). « Tillage or No-Tillage : Impact on Mycorrhizae ». In : *Canadian Journal of Plant Science* 85.1, p. 23-29. ISSN : 0008-4220, 1918-1833. DOI : 10.4141/P03-160.
- KARIMI, Battle et al. (déc. 2019). « Biogeography of Soil Bacterial Networks along a Gradient of Cropping Intensity ». In : *Scientific Reports* 9.1, p. 3812. ISSN : 2045-2322. DOI : 10.1038/s41598-019-40422-y.
- KARIMI, Battle et al. (août 2020). « Biogeography of Soil Microbial Habitats across France ». In : *Global Ecology and Biogeography* 29.8. Sous la dir. d'Edward MITCHELL, p. 1399-1411. ISSN : 1466-822X, 1466-8238. DOI : 10.1111/geb.13118.
- KARPOUZAS, D.G. et al. (août 2014). « A Tiered Assessment Approach Based on Standardized Methods to Estimate the Impact of Nicosulfuron on the Abundance and Function of the Soil Microbial Community ». In : *Soil Biology and Biochemistry* 75, p. 282-291. ISSN : 00380717. DOI : 10.1016/j.soilbio.2014.04.022.
- KAYE-BLAKE, Bill et al., éd. (2010). *Multi-Agent Simulation Models in Agriculture : A Review of Their Construction and Uses*. Research Report / Agribusiness and Economics Research Unit, Lincoln University 318. "March 2010 Includes bibliographical references (p. 41-45). Lincoln, N.Z : Agribusiness and Economics Research Unit, Lincoln University. ISBN : 978-1-877519-08-6.
- KING, Alison E. et Kirsten S. HOFMOCKEL (mars 2017). « Diversified Cropping Systems Support Greater Microbial Cycling and Retention of Carbon and Nitrogen ». In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 240, p. 66-76. ISSN : 01678809. DOI : 10.1016/j.agee.2017.01.040.
- KRAUT-COHEN, Judith et al. (fév. 2020). « Effects of Tillage Practices on Soil Microbiome and Agricultural Parameters ». In : *Science of The Total Environment* 705, p. 135791. ISSN : 00489697. DOI : 10.1016/j.scitotenv.2019.135791.

- KREFT, Jan-Ulrich, Ginger BOOTH et Julian W. T. WIMPENNY (1<sup>er</sup> déc. 1998). « BacSim, a Simulator for Individual-Based Modelling of Bacterial Colony Growth ». In : *Microbiology* 144.12, p. 3275-3287. ISSN : 1350-0872, 1465-2080. DOI : 10.1099/00221287-144-12-3275.
- LARKIN, Robert P. (4 août 2015). « Soil Health Paradigms and Implications for Disease Management ». In : *Annual Review of Phytopathology* 53.1, p. 199-221. ISSN : 0066-4286, 1545-2107. DOI : 10.1146/annurev-phyto-080614-120357.
- LAUDICINA, Vito Armando et al. (sept. 2012). « Effects of Afforestation with Four Unmixed Plant Species on the Soil-Water Interactions in a Semiarid Mediterranean Region (Sicily, Italy) ». In : *Journal of Soils and Sediments* 12.8, p. 1222-1230. ISSN : 1439-0108, 1614-7480. DOI : 10.1007/s11368-012-0522-0.
- LAZCANO, Cristina et al. (août 2013). « Short-Term Effects of Organic and Inorganic Fertilizers on Soil Microbial Community Structure and Function : A Field Study with Sweet Corn ». In : *Biology and Fertility of Soils* 49.6, p. 723-733. ISSN : 0178-2762, 1432-0789. DOI : 10.1007/s00374-012-0761-7.
- LE GUILLOU, Cédric et al. (avr. 2019). « Tillage Intensity and Pasture in Rotation Effectively Shape Soil Microbial Communities at a Landscape Scale ». In : *MicrobiologyOpen* 8.4, e00676. ISSN : 2045-8827, 2045-8827. DOI : 10.1002/mbo3.676.
- LE PAGE, Christophe et Arthur PERROTTON (2017). « KILT : A Modelling Approach Based on Participatory Agent-Based Simulation of Stylized Socio-Ecosystems to Stimulate Social Learning with Local Stakeholders ». In : *Autonomous Agents and Multiagent Systems*. Sous la dir. de Gita SUKTHANKAR et Juan A. RODRIGUEZ-AGUILAR. T. 10643. Lecture Notes in Computer Science. Cham : Springer International Publishing, p. 31-44. ISBN : 978-3-319-71678-7 978-3-319-71679-4. DOI : 10.1007/978-3-319-71679-4\_3.
- LENTZSCH, Peter, Ralf WIELAND et Stephan WIRTH (sept. 2005). « Application of Multiple Regression and Neural Network Approaches for Landscape-Scale Assessment of Soil Microbial Biomass ». In : *Soil Biology and Biochemistry* 37.9, p. 1577-1580. ISSN : 00380717. DOI : 10.1016/j.soilbio.2005.01.017.
- LEPCHA, Nima Tshering et N. Bijayalaxmi DEVI (déc. 2020). « Effect of Land Use, Season, and Soil Depth on Soil Microbial Biomass Carbon of Eastern Himalayas ». In : *Ecological Processes* 9.1, p. 65. ISSN : 2192-1709. DOI : 10.1186/s13717-020-00269-y.
- LI, Yan et al. (juill. 2019). « Excessive Rainfall Leads to Maize Yield Loss of a Comparable Magnitude to Extreme Drought in the United States ». In : *Global Change Biology* 25.7, p. 2325-2337. ISSN : 1354-1013, 1365-2486. DOI : 10.1111/gcb.14628.
- LIENHARD, Pascal et al. (avr. 2013). « No-till and Cover Crops Shift Soil Microbial Abundance and Diversity in Laos Tropical Grasslands ». In : *Agronomy for Sustainable Development* 33.2, p. 375-384. ISSN : 1774-0746, 1773-0155. DOI : 10.1007/s13593-012-0099-4.

## Bibliographie

---

- LIU, Weixing, Zhe ZHANG et Shiqiang WAN (jan. 2009). « Predominant Role of Water in Regulating Soil and Microbial Respiration and Their Responses to Climate Change in a Semiarid Grassland ». In : *Global Change Biology* 15.1, p. 184-195. ISSN : 13541013, 13652486. DOI : 10.1111/j.1365-2486.2008.01728.x.
- LOREAU, M. et al. (nov. 2001). « Biodiversity and Ecosystem Functioning : Current Knowledge and Future Challenges ». In : *Science (New York, N.Y.)* 294, p. 804-8.
- LOUIS, Benjamin P. et al. (sept. 2016). « Soil C and N Models That Integrate Microbial Diversity ». In : *Environmental Chemistry Letters* 14.3, p. 331-344. ISSN : 1610-3653, 1610-3661. DOI : 10.1007/s10311-016-0571-5.
- LUCK, Gary W. et al. (mars 2009). « Quantifying the Contribution of Organisms to the Provision of Ecosystem Services ». In : *BioScience* 59.3, p. 223-235. ISSN : 1525-3244, 0006-3568. DOI : 10.1525/bio.2009.59.3.7.
- MA, Suhui et al. (2 fév. 2018). « Variations and Determinants of Carbon Content in Plants : A Global Synthesis ». In : *Biogeosciences* 15.3, p. 693-702. ISSN : 1726-4189. DOI : 10.5194/bg-15-693-2018.
- MAJEEED, Zahid et al. (2016). « Gompertz Kinetics of Soil Microbial Biomass in Response to Lignin Reinforcing of Urea-Crosslinked Starch Films ». In : *Procedia Engineering* 148, p. 553-560. ISSN : 18777058. DOI : 10.1016/j.proeng.2016.06.510.
- MALARD, Lucie A et al. (1<sup>er</sup> sept. 2019). « Biogeographical Patterns in Soil Bacterial Communities across the Arctic Region ». In : *FEMS Microbiology Ecology* 95.9, fiz128. ISSN : 1574-6941. DOI : 10.1093/femsec/fiz128.
- MARILLEAU, N. et al. (août 2008). « Multiscale MAS Modelling to Simulate the Soil Environment : Application to Soil Ecology ». In : *Simulation Modelling Practice and Theory* 16.7, p. 736-745. ISSN : 1569190X. DOI : 10.1016/j.simpat.2008.04.021.
- MARTÍNEZ-GARCÍA, Laura B. et al. (août 2018). « Organic Management and Cover Crop Species Steer Soil Microbial Community Structure and Functionality along with Soil Organic Matter Properties ». In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 263, p. 7-17. ISSN : 01678809. DOI : 10.1016/j.agee.2018.04.018.
- MCDANIEL, Marshall D. et A. Stuart GRANDY (2 nov. 2016). « Soil Microbial Biomass and Function Are Altered by 12 Years of Crop Rotation ». In : *SOIL* 2.4, p. 583-599. ISSN : 2199-398X. DOI : 10.5194/soil-2-583-2016.
- MÉRIAN, Yves et al. (oct. 2018). *Approach and Systemic Approach for Risk Management [Approche Analytique et Approche Systemique Pour La Maitrise Des Risques Analytic]*. Postprint hal-02065309. HAL.
- MODWAL, Anusha et Shrisha RAO (17 sept. 2015). « Agent-Based Modelling of Biofilm Formation and Inhibition in Escherichia Coli ». In : *Current Science* 109.5, p. 930. ISSN : 0011-3891. DOI : 10.18520/cs/v109/i5/930-937.
- NEINA, Dora, Andreas BUERKERT et Rainer Georg JOERGENSEN (jan. 2017). « Effects of Land Use on Microbial Indices in Tantalite Mine Soils, Western Rwanda ». In : *Land De-*

- gradation & Development* 28.1, p. 181-188. ISSN : 1085-3278, 1099-145X. DOI : 10.1002/ldr.2515.
- NORRIS, Ken (12 mai 2008). « Agriculture and Biodiversity Conservation : Opportunity Knocks : Agriculture and Biodiversity ». In : *Conservation Letters* 1.1, p. 2-11. ISSN : 1755263X. DOI : 10.1111/j.1755-263X.2008.00007.x.
- PIERCE, F. J. et R. LAL (2017). *Soil Erosion Research Methods*. Milton, UNITED KINGDOM : Routledge. ISBN : 978-1-351-41597-2 978-0-203-73935-8 978-1-351-41596-5 978-1-351-41595-8.
- PLASSART, Pierre et al. (11 sept. 2012). « Evaluation of the ISO Standard 11063 DNA Extraction Procedure for Assessing Soil Microbial Abundance and Community Structure ». In : *PLoS ONE* 7.9. Sous la dir. de Vishal SHAH, e44279. ISSN : 1932-6203. DOI : 10.1371/journal.pone.0044279.
- PONGE, Jean-François et al. (déc. 2013). « The Impact of Agricultural Practices on Soil Biota : A Regional Study ». In : *Soil Biology and Biochemistry* 67, p. 271-284. ISSN : 00380717. DOI : 10.1016/j.soilbio.2013.08.026.
- RAMAKRISHNAN, Balasubramanian et al. (mars 2019). « Local Applications but Global Implications : Can Pesticides Drive Microorganisms to Develop Antimicrobial Resistance ? » In : *Science of The Total Environment* 654, p. 177-189. ISSN : 00489697. DOI : 10.1016/j.scitotenv.2018.11.041.
- RAMETTE, Alban et James M. TIEDJE (14 fév. 2007). « Biogeography : An Emerging Cornerstone for Understanding Prokaryotic Diversity, Ecology, and Evolution ». In : *Microbial Ecology* 53.2, p. 197-207. ISSN : 0095-3628, 1432-184X. DOI : 10.1007/s00248-005-5010-2.
- RANJARD, L. et al. (juin 2013). « Turnover of Soil Bacterial Diversity Driven by Wide-Scale Environmental Heterogeneity ». In : *Nature Communications* 4.1, p. 1434. ISSN : 2041-1723. DOI : 10.1038/ncomms2431.
- REAU, Raymond et al. (mai 2005). « Effets Allélopathiques Des Brassicacées via Leurs Actions Sur Les Agents Pathogènes Telluriques et Les Mycorhizes : Analyse Bibliographique. Partie 1 ». In : *Oléagineux, Corps gras, Lipides* 12.3, p. 261-271. ISSN : 1258-8210, 1950-697X. DOI : 10.1051/ocl.2005.0261.
- REN, Chengjie et al. (jan. 2018). « Responses of Soil Total Microbial Biomass and Community Compositions to Rainfall Reductions ». In : *Soil Biology and Biochemistry* 116, p. 4-10. ISSN : 00380717. DOI : 10.1016/j.soilbio.2017.09.028.
- RINCON-FLOREZ, Vivian A. et al. (mai 2016). « Short-Term Impact of an Occasional Tillage on Microbial Communities in a Vertosol after 43 Years of No-Tillage or Conventional Tillage ». In : *European Journal of Soil Biology* 74, p. 32-38. ISSN : 11645563. DOI : 10.1016/j.ejsobi.2016.03.001.

## Bibliographie

---

- ROJAS, Ronald Vargas et al. (fév. 2016). « Healthy Soils : A Prerequisite for Sustainable Food Security ». In : *Environmental Earth Sciences* 75.3, 180, s12665-015-5099-7. ISSN : 1866-6280, 1866-6299. DOI : 10.1007/s12665-015-5099-7.
- ROSA, Lorenzo et al. (déc. 2021). « Energy Implications of the 21st Century Agrarian Transition ». In : *Nature Communications* 12.1, p. 2319. ISSN : 2041-1723. DOI : 10.1038/s41467-021-22581-7.
- ROSINDELL, James et al. (avr. 2012). « The Case for Ecological Neutral Theory ». In : *Trends in Ecology & Evolution* 27.4, p. 203-208. ISSN : 01695347. DOI : 10.1016/j.tree.2012.01.004.
- SAHU, Pramod K. et al. (oct. 2019). « Connecting Microbial Capabilities with the Soil and Plant Health : Options for Agricultural Sustainability ». In : *Ecological Indicators* 105, p. 601-612. ISSN : 1470160X. DOI : 10.1016/j.ecolind.2018.05.084.
- SCHLOTER, Michael et al. (jan. 2018). « Microbial Indicators for Soil Quality ». In : *Biology and Fertility of Soils* 54.1, p. 1-10. ISSN : 0178-2762, 1432-0789. DOI : 10.1007/s00374-017-1248-3.
- SCHMIDT-LAINÉ, Claudine et Alain PAVE (jan. 2002). « Environnement : Modélisation et Modèles Pour Comprendre, Agir Ou Décider Dans Un Contexte Interdisciplinaire ». In : *World Pumps* 10.
- SEATON, Fiona M. et al. (mai 2020). « Soil Textural Heterogeneity Impacts Bacterial but Not Fungal Diversity ». In : *Soil Biology and Biochemistry* 144, p. 107766. ISSN : 00380717. DOI : 10.1016/j.soilbio.2020.107766.
- SERRANO, E. et al. (mars 2014). « The Use of Null Models and Partial Least Squares Approach Path Modelling (PLS-PM) for Investigating Risk Factors Influencing Post-Weaning Mortality in Indoor Pig Farms ». In : *Epidemiology and Infection* 142.3, p. 530-539. ISSN : 0950-2688, 1469-4409. DOI : 10.1017/S0950268813001295.
- SINGH, Brajesh K. et al. (nov. 2010). « Microorganisms and Climate Change : Terrestrial Feedbacks and Mitigation Options ». In : *Nature Reviews Microbiology* 8.11, p. 779-790. ISSN : 1740-1526, 1740-1534. DOI : 10.1038/nrmicro2439.
- SINGH, Jay Shankar et Vijai Kumar GUPTA (sept. 2018). « Soil Microbial Biomass : A Key Soil Driver in Management of Ecosystem Functioning ». In : *Science of The Total Environment* 634, p. 497-500. ISSN : 00489697. DOI : 10.1016/j.scitotenv.2018.03.373.
- SMITH, Linnea C. et al. (oct. 2021). « Large-scale Drivers of Relationships between Soil Microbial Properties and Organic Carbon across Europe ». In : *Global Ecology and Biogeography* 30.10, p. 2070-2083. ISSN : 1466-822X, 1466-8238. DOI : 10.1111/geb.13371.
- SPRUNGER, Christine D., Tvisha MARTIN et Meredith MANN (jan. 2020). « Systems with Greater Perenniality and Crop Diversity Enhance Soil Biological Health ». In : *Agricultural & Environmental Letters* 5.1. ISSN : 2471-9625, 2471-9625. DOI : 10.1002/ael2.20030.

- SROUR, Ali Y. et al. (25 juin 2020). « Microbial Communities Associated With Long-Term Tillage and Fertility Treatments in a Corn-Soybean Cropping System ». In : *Frontiers in Microbiology* 11, p. 1363. ISSN : 1664-302X. DOI : 10.3389/fmicb.2020.01363.
- STAMPS, J. (2008). « Habitat ». In : *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, p. 1807-1810. ISBN : 978-0-08-045405-4. DOI : 10.1016/B978-008045405-4.00502-4.
- STEGEN, James C et al. (sept. 2012). « Stochastic and Deterministic Assembly Processes in Subsurface Microbial Communities ». In : *The ISME Journal* 6.9, p. 1653-1664. ISSN : 1751-7362, 1751-7370. DOI : 10.1038/ismej.2012.22.
- SUN, Bingjie et al. (jan. 2016). « Tillage, Seasonal and Depths Effects on Soil Microbial Properties in Black Soil of Northeast China ». In : *Soil and Tillage Research* 155, p. 421-428. ISSN : 01671987. DOI : 10.1016/j.still.2015.09.014.
- SUN, Bingjie et al. (mars 2020). « Greater Fungal and Bacterial Biomass in Soil Large Macropores under No-Tillage than Mouldboard Ploughing ». In : *European Journal of Soil Biology* 97, p. 103155. ISSN : 11645563. DOI : 10.1016/j.ejsobi.2020.103155.
- TAILLANDIER, Patrick et al. (avr. 2019a). « Building, Composing and Experimenting Complex Spatial Models with the GAMA Platform ». In : *GeoInformatica* 23.2, p. 299-322. ISSN : 1384-6175, 1573-7624. DOI : 10.1007/s10707-018-00339-6.
- TAILLANDIER, Patrick et al. (2019b). « Participatory Modeling and Simulation with the GAMA Platform ». In : *Journal of Artificial Societies and Social Simulation* 22.2, p. 3. ISSN : 1460-7425. DOI : 10.18564/jasss.3964.
- TARDY, Vincent et al. (avr. 2014). « Stability of Soil Microbial Structure and Activity Depends on Microbial Diversity : Linking Microbial Diversity and Stability ». In : *Environmental Microbiology Reports* 6.2, p. 173-183. ISSN : 17582229. DOI : 10.1111/1758-2229.12126.
- TERRAT, Sébastien et al. (jan. 2012). « Molecular Biomass and MetaTaxogenomic Assessment of Soil Microbial Communities as Influenced by Soil DNA Extraction Procedure : Soil DNA Extraction Impact on Bacterial Diversity ». In : *Microbial Biotechnology* 5.1, p. 135-141. ISSN : 17517915. DOI : 10.1111/j.1751-7915.2011.00307.x.
- TERRAT, Sébastien et al. (23 oct. 2017). « Mapping and Predictive Variations of Soil Bacterial Richness across France ». In : *PLOS ONE* 12.10. Sous la dir. de Xiangzhen LI, e0186766. ISSN : 1932-6203. DOI : 10.1371/journal.pone.0186766.
- TESSIER, L., E.G. GREGORICH et E. TOPP (sept. 1998). « Spatial Variability of Soil Microbial Biomass Measured by the Fumigation Extraction Method, and KEC as Affected by Depth and Manure Application ». In : *Soil Biology and Biochemistry* 30.10-11, p. 1369-1377. ISSN : 00380717. DOI : 10.1016/S0038-0717(97)00268-X.
- THAKUR, Madhav P. et al. (avr. 2020). « Towards an Integrative Understanding of Soil Biodiversity ». In : *Biological Reviews* 95.2, p. 350-364. ISSN : 1464-7931, 1469-185X. DOI : 10.1111/brv.12567.

## Bibliographie

---

- TISDALL, J. M. (fév. 1994). « Possible Role of Soil Microorganisms in Aggregation in Soils ». In : *Plant and Soil* 159.1, p. 115-121. ISSN : 0032-079X, 1573-5036. DOI : 10.1007/BF00000100.
- TIWARI, Shashank et al. (juill. 2019). « Land Use Change : A Key Ecological Disturbance Declines Soil Microbial Biomass in Dry Tropical Uplands ». In : *Journal of Environmental Management* 242, p. 1-10. ISSN : 03014797. DOI : 10.1016/j.jenvman.2019.04.052.
- TREONIS, Amy M. et al. (sept. 2010). « Effects of Organic Amendment and Tillage on Soil Microorganisms and Microfauna ». In : *Applied Soil Ecology* 46.1, p. 103-110. ISSN : 09291393. DOI : 10.1016/j.apsoil.2010.06.017.
- TREUIL, Jean-Pierre, Alexis DROGOUL et Jean-Daniel ZUCKER (2008). *Modélisation et simulation à base d'agents : exemples commentés, outils informatiques et questions théoriques*. Sciences sup. Paris : Dunod. ISBN : 978-2-10-050216-5.
- UPTON, Racheal N., Elizabeth M. BACH et Kirsten S. HOFMOCKEL (mai 2019). « Spatio-Temporal Microbial Community Dynamics within Soil Aggregates ». In : *Soil Biology and Biochemistry* 132, p. 58-68. ISSN : 00380717. DOI : 10.1016/j.soilbio.2019.01.016.
- Van der HEIJDEN, Marcel G. A., Tanja R. SCHEUBLIN et Aafke BRADER (2004). « Taxonomic and Functional Diversity in Arbuscular Mycorrhizal Fungi : Is There Any Relationship ? » In : *The New Phytologist* 164.2, p. 201-204. ISSN : 0028646X, 14698137. JSTOR : 1514765.
- VANCE, E.D., P.C. BROOKES et D.S. JENKINSON (jan. 1987). « An Extraction Method for Measuring Soil Microbial Biomass C ». In : *Soil Biology and Biochemistry* 19.6, p. 703-707. ISSN : 00380717. DOI : 10.1016/0038-0717(87)90052-6.
- Van LEEUWEN, J P et al. (1<sup>er</sup> déc. 2017a). « Gap Assessment in Current Soil Monitoring Networks across Europe for Measuring Soil Functions ». In : *Environmental Research Letters* 12.12, p. 124007. ISSN : 1748-9326. DOI : 10.1088/1748-9326/aa9c5c.
- Van LEEUWEN, J.P. et al. (mars 2017b). « Effects of Land Use on Soil Microbial Biomass, Activity and Community Structure at Different Soil Depths in the Danube Floodplain ». In : *European Journal of Soil Biology* 79, p. 14-20. ISSN : 11645563. DOI : 10.1016/j.ejsobi.2017.02.001.
- VAZQUEZ, Eduardo et al. (juill. 2019). « Effects of No-Tillage and Liming Amendment Combination on Soil Carbon and Nitrogen Mineralization ». In : *European Journal of Soil Biology* 93, p. 103090. ISSN : 11645563. DOI : 10.1016/j.ejsobi.2019.103090.
- VEREECKEN, H. et al. (mai 2016). « Modeling Soil Processes : Review, Key Challenges, and New Perspectives ». In : *Vadose Zone Journal* 15.5, vzh2015.09.0131. ISSN : 15391663. DOI : 10.2136/vzj2015.09.0131.
- VIVANT, Anne-Laure et al. (8 oct. 2013). « Microbial Diversity and Structure Are Drivers of the Biological Barrier Effect against Listeria Monocytogenes in Soil ». In : *PLoS ONE*

- 8.10. Sous la dir. de Ching-Hong YANG, e76991. ISSN : 1932-6203. DOI : 10.1371/journal.pone.0076991.
- WALDROP, M. P. et al. (juill. 2017). « The Interacting Roles of Climate, Soils, and Plant Production on Soil Microbial Communities at a Continental Scale ». In : *Ecology* 98.7, p. 1957-1967. ISSN : 0012-9658, 1939-9170. DOI : 10.1002/ecy.1883.
- WANG, Faming et al. (déc. 2017). « Tropical Forest Restoration : Fast Resilience of Plant Biomass Contrasts with Slow Recovery of Stable Soil C Stocks ». In : *Functional Ecology* 31.12. Sous la dir. de Rachel GALLERY, p. 2344-2355. ISSN : 0269-8463, 1365-2435. DOI : 10.1111/1365-2435.12925.
- WANG, Hang et al. (sept. 2021). « Eight Years of Manure Fertilization Favor Copiotrophic Traits in Paddy Soil Microbiomes ». In : *European Journal of Soil Biology* 106, p. 103352. ISSN : 11645563. DOI : 10.1016/j.ejsobi.2021.103352.
- WANG et al. (août 2019). « Effects of Successive Metalaxyl Application on Soil Microorganisms and the Residue Dynamics ». In : *Ecological Indicators* 103, p. 194-201. ISSN : 1470160X. DOI : 10.1016/j.ecolind.2019.04.018.
- WEISSMAN, Jake L., Shengwei HOU et Jed A. FUHRMAN (mars 2021). « Estimating Maximal Microbial Growth Rates from Cultures, Metagenomes, and Single Cells via Codon Usage Patterns ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118.12, e2016810118. ISSN : 0027-8424, 1091-6490. DOI : 10.1073/pnas.2016810118.
- WILMOTH, Jared L. et al. (6 fév. 2018). « A Microfluidics and Agent-Based Modeling Framework for Investigating Spatial Organization in Bacterial Colonies : The Case of *Pseudomonas Aeruginosa* and H1-Type VI Secretion Interactions ». In : *Frontiers in Microbiology* 9, p. 33. ISSN : 1664-302X. DOI : 10.3389/fmicb.2018.00033.
- WITHERS, Paul et al. (2 sept. 2014). « Agriculture and Eutrophication : Where Do We Go from Here ? » In : *Sustainability* 6.9, p. 5853-5875. ISSN : 2071-1050. DOI : 10.3390/su6095853.
- WOŁEJKO, Elżbieta et al. (mars 2020). « Soil Biological Activity as an Indicator of Soil Pollution with Pesticides – A Review ». In : *Applied Soil Ecology* 147, p. 103356. ISSN : 09291393. DOI : 10.1016/j.apsoil.2019.09.006.
- XU, Xiaofeng, Peter E. THORNTON et Wilfred M. POST (juin 2013). « A Global Analysis of Soil Microbial Biomass Carbon, Nitrogen and Phosphorus in Terrestrial Ecosystems : Global Soil Microbial Biomass C, N and P ». In : *Global Ecology and Biogeography* 22.6, p. 737-749. ISSN : 1466822X. DOI : 10.1111/geb.12029.
- XUE, Haili et al. (16 mai 2019). « Characteristics and Environmental Factors of Stoichiometric Homeostasis of Soil Microbial Biomass Carbon, Nitrogen and Phosphorus in China ». In : *Sustainability* 11.10, p. 2804. ISSN : 2071-1050. DOI : 10.3390/su11102804.
- YACHI, S. et M. LOREAU (16 fév. 1999). « Biodiversity and Ecosystem Productivity in a Fluctuating Environment : The Insurance Hypothesis ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96.7, p. 3688-3692. ISSN : 0027-8424, 1091-6490. DOI : 10.1073/pnas.96.7.3688.

*demy of Sciences* 96.4, p. 1463-1468. ISSN : 0027-8424, 1091-6490. DOI : 10.1073/pnas.96.4.1463.

YANG, Tony et al. (juin 2021). « Anthropogenic Drivers of Soil Microbial Communities and Impacts on Soil Biological Functions in Agroecosystems ». In : *Global Ecology and Conservation* 27, e01521. ISSN : 23519894. DOI : 10.1016/j.gecco.2021.e01521.

YANG, Wei et al. (déc. 2017). « Temporal Variations of Soil Microbial Community under Compost Addition in Black Soil of Northeast China ». In : *Applied Soil Ecology* 121, p. 214-222. ISSN : 09291393. DOI : 10.1016/j.apsoil.2017.10.005.

ZORNOZA, R. et al. (juin 2016). « Microbial Growth and Community Structure in Acid Mine Soils after Addition of Different Amendments for Soil Reclamation ». In : *Geoderma* 272, p. 64-72. ISSN : 00167061. DOI : 10.1016/j.geoderma.2016.03.007.





## Résumé

Les communautés microbiennes des sols sont reconnues comme centrales pour la fertilité des sols et sont des bioindicateurs pour évaluer l'impact des pratiques agricoles sur les sols. L'enjeu est de favoriser leur utilisation pour accompagner / accélérer l'innovation dans le monde agricole. Pour cela, l'objectif était ici de caractériser les dynamiques spatiales et temporelles de l'abondance des communautés microbiennes des sols à l'échelle d'un paysage agricole pour les modéliser et proposer une première version d'outil d'aide à la décision (OAD) aux acteurs du monde agricole. Une approche pluridisciplinaire a été mise en œuvre en mêlant écologie microbienne, évaluation environnementale, modélisation par des systèmes multi-agents, celle-ci combinée à une démarche de modélisation participative permet d'intégrer le savoir-faire des acteurs (chercheurs, conseillers agricoles et agriculteurs). Cette approche s'est appuyée sur le paysage agricole de Fénay (1200 ha, Dijon, 21) où les communautés microbiennes du sol ont été caractérisées pour leur abondance au cours de trois campagnes respectivement en 2011, 2016 et 2019, les pratiques agricoles étant connues depuis 2004. L'analyse des variations d'abondance des communautés microbiennes des sols a permis de mettre en évidence sa dépendance vis-à-vis des variations des caractéristiques physico-chimiques des sols et des changements de pratiques agricoles, mais aussi et surtout l'importance de l'historique de la parcelle tant en termes d'abondance des communautés microbiennes que de pratiques agricoles. A partir de ces connaissances, un modèle basé sur un système multi-agents a été produit afin de prédire l'évolution de la biomasse microbienne des sols face à des changements de pratiques agricoles. Les étapes de calibration ont permis d'évaluer la capacité d'accueil et le taux de croissance des micro-organismes ainsi que la durée d'impact des pratiques agricoles, ceci en fonction de l'occupation du sol, et ainsi d'aboutir à un modèle ayant une bonne capacité prédictive. En s'appuyant sur une interface utilisateurs, des ateliers participatifs ont permis d'évaluer les facilités d'appropriation du modèle par différents types d'acteurs.

**Mots-clés :** Modélisation multi-agents ; Écologie microbienne des sols ; Outil d'aide à la décision (OAD)

## Abstract

Soil Microbial communities play a major role in soil fertility and are important as bioindicators to evaluate the impacts of agricultural practices on soils. The challenge is to promote their use in order to support / accelerate innovation in the agricultural sector. The goal of this thesis was to characterize spatial and temporal dynamics of soil microbial communities at the scale of an agricultural landscape in order to create models and propose a Decision Support Instrument (DSI) for stakeholders in the agricultural communities. For this, a multi-disciplinary approach was used combining microbial ecology, environment assessment, spatial computer modeling, associated to a participatory approach which effectively mobilize stakeholders' knowledge (scientists, agricultural advisors and growers). This study was based on data collected in Fénay agricultural landscape (1200 ha, Dijon, 21, France) where soil microbial biomass was characterized in 2011, 2016 and 2019 and farming practices are known since 2004. The variance of soil microbial community abundance analysis evidenced the impact of soil physico-chemical characteristics variability and the importance of historical plot management in soil microbial community abundance and agricultural practices. Based on this knowledge, a multi-agent model was created in order to predict the evolution of soil microbial community abundance in the face of changing agricultural practices. Calibration steps were required in order to evaluate soil microbial biomass carrying capacity and growth and determine time impact of agricultural practices depending on the land use, and thus result in a model with good predictive capabilities. A graphical user interface was developed in order to conduct participatory workshops and the handling of the model was evaluated by various actors.

**Keywords :** Agent Based Modelling ; Soil Microbial Ecology ; Decision Support Instrument (DSI)