

[Notes de traduction : Traduction en français, Deeple – Yannick Lemut octobre 2022, avec l'aimable accord de l'auteur correspondant Dr. Klaus Birkhofer.

Important : Les auteurs utilisent le mot anglais « organic », qui, en termes de production agricole se traduit généralement par « biologique ». Après confirmation du rapporteur, cette étude a été menée sur des terrains d'essais gérés en biodynamie. Aux endroits pertinents, « organic » est donc traduit par « biodynamique ». Ceci ne retire rien aux mesures et aux conclusions hormis le fait qu'au-delà de l'agriculture biologique, il s'agit bien dans cette étude d'agriculture biodynamique vs conventionnelle]

L'agriculture conventionnelle et non pas la sécheresse modifie les relations entre le biote et les fonctions du sol

Klaus Birkhofer, Andreas Fliessbach, María Pilar Gavín-Centol, Katarina Hedlund, María Ingimarsdóttir, Helene Bracht Jørgensen, Katja Kozjek, Svenja Meyer, Marta Montserrat, Sara Sánchez Moreno, Jordi Moya Laraño, Stefan Scheu, Diego Serrano-Carnero, Jaak Truu & Dominika Kundel

Résumé

La biodiversité des sols constitue les piliers biologiques des services écosystémiques fournis par les sols dans le monde entier. La vie du sol est menacée par la gestion agricole intensive et les changements climatiques, deux facteurs importants de changement global qui ne sont pas souvent étudiés conjointement dans des conditions de terrain. Nous avons étudié les effets d'une sécheresse expérimentale de courte durée pendant la saison de croissance du blé sur les organismes du sol et les fonctions de l'écosystème en agriculture biodynamique et conventionnelle dans un essai à long terme en Suisse. Nos résultats suggèrent que les mesures d'activité et de communauté sont des indicateurs appropriés pour le stress de la sécheresse, tandis que les communautés microbiennes ont principalement répondu aux pratiques agricoles. Il est important de noter que nous avons constaté une perte de multiples relations positives et négatives par paires entre le biote du sol et les variables liées aux processus en réponse à l'agriculture conventionnelle, mais pas en réponse à la sécheresse expérimentale. Ces résultats suggèrent un affaiblissement considérable de la contribution du biote du sol aux fonctions de l'écosystème dans le cadre d'une agriculture conventionnelle à long terme. Indépendamment du système agricole, les conditions de sécheresse expérimentale et saisonnière (ambiante) ont directement affecté le biote et l'activité du sol. Une teneur en eau du sol plus élevée au début et aux stades intermédiaires de la saison de croissance et un nombre élevé de relations significatives entre le biote du sol et les fonctions de l'écosystème suggèrent que l'agriculture biodynamique constitue un tampon contre les effets de la sécheresse.

Introduction

Les sols agricoles sont des habitats fondamentalement importants pour la biodiversité terrestre et fournissent certains des services écosystémiques les plus cruciaux pour l'humanité¹. Les effets du changement global anthropique sur les écosystèmes des sols et leur biodiversité font donc l'objet

d'une attention considérable dans le cadre de la Décennie internationale des sols (2015-2024 ; International Union of Soil Sciences [*Union internationale de la science du sol*]). Les principales activités anthropiques, telles que l'intensification de l'agriculture ou le changement climatique, contribuent à une perte de biote du sol et des fonctions et services écosystémiques associés dans le monde entier^{1, 2, 3, 4}. Les sols à forte biodiversité ont le potentiel de fournir simultanément de multiples fonctions écosystémiques et une perte de biodiversité du sol peut menacer la multifonctionnalité du sol^{5, 6}. Une biodiversité élevée dans les sols agricoles peut par exemple contribuer à la fourniture conjointe de la quantité de nourriture et de la qualité nutritionnelle⁷.

Le changement d'affectation des sols est en partie dû à l'intensification de l'agriculture à l'échelle mondiale, qui vise à satisfaire la demande d'une population humaine croissante, mais qui entraîne une grave dégradation des sols arables⁸. Les éléments clés de l'intensification agricole sont l'utilisation croissante d'engrais synthétiques et de pesticides chimiques, dont les conséquences négatives sur le biote du sol sont bien connues². L'agriculture biologique ne repose pas sur l'application d'engrais de synthèse et de pesticides chimiques. Ce système agricole est donc proposé comme une stratégie alternative à l'agriculture conventionnelle avec un impact environnemental réduit⁹, des avantages pour la biodiversité¹⁰ et des niveaux plus élevés de fourniture de services écosystémiques¹¹. La diversité bactérienne et fongique, par exemple, répond positivement à l'application d'engrais organiques, tandis que l'application à long terme d'engrais synthétiques réduit la diversité de certains groupes de biotes du sol¹².

Les effets du changement d'affectation des terres sur la biodiversité et les fonctions des écosystèmes peuvent être aggravés par le changement climatique¹³. Les modèles climatiques prévoient une réduction du stockage de l'eau terrestre en raison de sécheresses plus sévères¹⁴ et d'un besoin futur accru d'irrigation agricole en Europe¹⁵. Les épisodes de sécheresse prévus auront de graves effets sur le biote du sol et les fonctions écosystémiques associées², un récent rapport d'atelier conjoint du GIEC et de l'IPBES soulignant les conséquences négatives potentielles pour le bien-être humain¹⁶. Une sécheresse expérimentale, par exemple, affecte négativement l'abondance et la diversité du biote du sol dans les forêts, mais pas nécessairement dans les prairies¹⁷ et les landes¹⁸. Ces résultats suggèrent un certain niveau de résistance à la sécheresse dans certains écosystèmes comme les prairies¹⁹. Cependant, les effets négatifs de la réduction des précipitations sont persistants pour plusieurs groupes de biotes du sol (par exemple les microbes²⁰) et les fonctions du sol^{21, 22} indépendamment de l'écosystème. L'intensité des effets de la sécheresse dépend en partie de l'intensité et de la durée de la sécheresse²³. D'une manière générale, toutefois, les périodes de sécheresse prolongées pendant la saison de croissance des cultures devraient réduire fortement les rendements céréaliers en Europe²⁴ et constituer un risque pour la sécurité alimentaire future²⁵.

Les effets de l'intensification de l'utilisation des terres et du changement climatique sur le biote du sol et les fonctions écosystémiques associées peuvent dépendre les uns des autres²⁶. On ne sait pas, par exemple, si certains systèmes agricoles permettent d'amortir les conséquences négatives des conditions de sécheresse sur les organismes et les fonctions des sols agricoles. Une teneur élevée en carbone organique du sol (COS) des champs agricoles peut améliorer la capacité de rétention d'eau, la structure des agrégats et l'infiltration de l'eau dans les sols agricoles^{27, 28}. Ces propriétés peuvent par la suite améliorer la capacité des sols à stocker l'eau pour la production agricole pendant les périodes de précipitations limitées²⁹. Il a été démontré que l'agriculture biologique donne lieu à des sols ayant une teneur en COS plus élevée dans (i) nos parcelles d'étude (conventionnel : 1,27 % contre biologique-biodynamique : 1,60 %³⁰), (ii) l'essai agricole à long terme DOK en général³¹ et (iii) les sols agricoles supérieurs dans le monde entier³² par rapport à l'agriculture conventionnelle. Ces liens entre la gestion agricole et la sécheresse illustrent l'importance de prendre en compte les pratiques agricoles lors de l'évaluation de l'impact de la sécheresse estivale sur le biote et les fonctions du sol dans les agroécosystèmes³⁰.

L'intensification de l'utilisation des terres et le changement climatique peuvent également modifier les relations entre le biote du sol et les fonctions des écosystèmes, ce qui peut affecter les synergies et perturber les relations entre la biodiversité et les fonctions des écosystèmes³³. Les compromis ou les synergies entre la biodiversité et les fonctions des écosystèmes sont courants dans la partie aérienne des agroécosystèmes³⁴ et sont affectés par les décisions de gestion locales^{35, 36}. La gestion agricole, telle que les pratiques de fertilisation et de lutte contre les parasites, modifie l'activité, la diversité, l'abondance et la composition des communautés souterraines^{37, 38}. Les effets attendus sur les organismes fournisseurs de services dans les sols agricoles sont susceptibles de modifier les niveaux des multiples fonctions et services écosystémiques des sols^{39, 40}. Il existe des preuves de synergies entre la biodiversité des sols et les multiples fonctions des écosystèmes dans le cadre de certaines pratiques agricoles (par exemple, la diversification agricole⁴¹), mais des compromis dépendant du contexte (par exemple, des relations négatives entre la biodiversité et les fonctions du sol) ont également été signalés^{42, 43}. Parallèlement aux compromis et synergies causés par les décisions de gestion agricole, le changement climatique est également susceptible de modifier les relations entre les biotes et les multiples fonctions des écosystèmes du sol⁴⁴. À l'avenir, pour une gestion agricole durable, l'utilisation des synergies entre la biodiversité du sol et les fonctions et services

n°	Variable	Unité	Intervalle	Moyenne ± σ	Méthode
1	Biomasse des champignons mycorhiziens arbusculaire (CMA) [AMF]	nmol/g sol	3.0–30.0	8.6 ± 6.0	Extractions de lipides du sol
2	Biomasse bactérienne	nmol/g sol	23.0–48.8	36.9 ± 7.6	Extractions de lipides du sol
3	Biomasse fongique	nmol/g sol	0.7–2.2	1.2 ± 0.3	Extractions de lipides du sol
4	Azote microbien (N)	µg N _{mic} /g de sol sec	22.4–91.8	61.5 ± 20.8	Extraction par fumigation au chloroforme
5	Carbone microbien (C)	µg C _{mic} /g de sol sec	158–539	386.1 ± 110.7	Extraction par fumigation au chloroforme
6	Abondance de nématodes	individus/100 g de sol sec	267.9–5604.3	1191.3 ± 821.8	Extraction de Baermann
7	Abondance des collemboles (Collembola)	individus par échantillon	0–70,656	9692.4 ± 16,037.0	Extraction par gradient de chaleur
8	Abondance d'Oribatida	individus par échantillon	308–20,636	2338.8 ± 2666.0	Extraction par gradient de chaleur
9	Abondance de Chilopoda	individus par échantillon	0–252	55.2 ± 54.4	Extraction par gradient de chaleur
10	Abondance de Diplopodes	individus par échantillon	0–1176	85.6 ± 191.1	Extraction par gradient de chaleur
11	Densité d'activité des Araneae	individus par échantillon	1–29	11.3 ± 5.8	Pièges à fosse
12	Densité d'activité des Staphylins	individus par échantillon	0–37	6.2 ± 7.3	Pièges à fosse
13	Couverture d'adventices des terres arables	% de couverture	0–90	15.6 ± 23.4	Estimation visuelle
14	Diversité bactérienne	Indice de Shannon (UTO)	6.7–6.9	6.8 ± 0.1	Séquençage de l'ARNr 16S
15	Diversité des nématodes	Indice de Shannon (genre)	1.3–2.4	1.9 ± 0.2	Extraction de Baermann
16	Diversité de la mésofaune du sol	Indice de Shannon (sous-classes / sous-ordres)	0.0–1.1	0.7 ± 0.3	Extraction par gradient de chaleur
17	Diversité de la macrofaune du sol	Indice de Shannon (famille/ordre)	0.0–1.8	1.1 ± 0.4	Extraction par gradient de chaleur
18	Araneae diversity	Indice de Shannon (espèces)	0.0–2.3	1.4 ± 0.6	Pièges à fosse
19	Respiration microbienne	µg CO ₂ – C/g de sol h	0.2–1.0	0.5 ± 0.2	Évolution du CO ₂
20	Activité alimentaire des organismes du sol	% moyen d'appâts consommés	1.4–99.7	49.6 ± 30.7	Test bait-lamina
21	Décomposition de la litière	C organique / N organique (g)	54.1–128.8	80.2 ± 15.9	Sacs à litière (Literbag)
22	Teneur en eau du sol	% de teneur en eau/g de sol sec	7.2–29.9	17.5 ± 6.1	Gravimétrie
23	N minéral du sol	µg d'ammonium et de nitrate/g de sol sec	2.4–38.9	7.3 ± 7.1	Réduction du Cd et réaction de Berthelot modifiée
24	Teneur en C de la biomasse aérienne du blé	% C/g de plante sèche	0.8–3.4	2.0 ± 0.7	Analyses C/N
25	Teneur en N de la biomasse aérienne du blé	% N/g de plante sèche	42.0–45.9	43.8 ± 0.9	Analyses C/N
26	Biomasse aérienne totale du blé	masse sèche (t/ha)	2.1–22.4	10.1 ± 5.8	Sous-échantillonnage et pondération

Tableau 1 : Variables dépendantes de l'abondance (1 à 13), de la diversité (indice de Shannon avec base logarithmique exponentielle, 14 à 18) et du processus (19 à 26) dans cette étude avec unité, intervalle, moyenne ± écart-type (σ) et méthode. Le nombre total d'échantillons est $N = 72$, à l'exception de la variable 19 ($N = 71$) et des variables 4, 5 et 21 ($N = 70$). Pour les éléments clés et les descriptions détaillées, se référer aux informations complémentaires.

écosystémiques dans les sols agricoles est essentielle⁴³. L'optimisation des avantages tirés des processus du sol par la promotion des synergies entre la biodiversité du sol et les fonctions de l'écosystème améliorera la sécurité alimentaire avec un impact environnemental réduit.⁴².

Nous n'avons pas une compréhension générale des effets conjoints de l'intensification de l'utilisation des terres et du changement climatique sur le biote du sol et les fonctions de l'écosystème, ainsi que de leurs relations complexes^{32, 45}. Pour combler ce manque de connaissances, nous avons étudié les effets individuels et interactifs d'une sécheresse expérimentale à court terme à trois dates d'échantillonnage pendant la saison de croissance dans des parcelles répétées de blé d'hiver, gérées de manière conventionnelle ou biodynamique. Nous avons d'abord analysé comment deux aspects majeurs de changement global, c'est-à-dire : (1) l'intensification de l'utilisation des terres (agriculture conventionnelle vs agriculture biologique/biodynamique qui diffèrent dans la fertilisation et la gestion des parasites) et (2) les conditions de sécheresse expérimentales (réduction de 65 % des précipitations avec les abris anti-pluie par rapport aux contrôles) et ambiantes (précipitations réduites pendant la saison de croissance), affectent la diversité et l'abondance du biote du sol et les indicateurs des fonctions écosystémiques connexes (pour plus de détails, voir le tableau 1). Nous avons ensuite évalué comment les relations entre ces variables, en termes de compromis et de synergies, étaient modifiées par ces deux aspects de changement global. Nous émettons l'hypothèse que (1) l'agriculture conventionnelle intensive et les conditions de sécheresse (expérimentales et ambiantes) réduisent directement l'abondance et la diversité du biote du sol et entraînent une baisse des niveaux des fonctions de l'écosystème du sol, avec les valeurs les plus faibles dans la modalité combinée, et que (2) l'agriculture biodynamique agit comme un tampon contre les effets négatifs des conditions de sécheresse par rapport à l'agriculture conventionnelle. Enfin, nous émettons l'hypothèse que (3) les relations entre le biote du sol et les fonctions de l'écosystème sont plus faibles ou

Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm) ou P(MC)*	Perms uniques	Composantes racine carrée de la variation
Terrain	6	2039,5	339,9	3,94	< 0,001	9903	5,31
Temps	2	7951,9	3975,9	30,19	< 0,001	9934	12,66
Mode de production agricole (MPA), système agricole.	1	5856,6	5856,6	17,23	< 0,001*	35*	12,38
Sécheresse	2	1084,6	542,3	4,97	< 0,0001	9941	4,25
Contraste	1	949,8	949,8	8,25	0,001	9954	5,11
Temps × Sécheresse	4	611,5	152,9	1,77	0,020	9906	2,89
Temps × Contraste	2	499,3	249,7	2,81	< 0,001	9929	3,88
Temps × MPA × Sécheresse	4	370,6	92,6	1,07	0,3925	9917	1,26
Temps × MPA × Contraste	2	207,9	103,9	1,17	0,3169	9948	1,68
Regroupés (1)	14	1844,0	131,7	1,53	0,0179	9887	3,89
Regroupés (2)	14	1528,1	109,2	1,27	0,1075	9866	2,76
Parcelle × Contraste	7	806,1	115,2	1,29	0,1065	9874	2,56
Résidus	24	2070,8	86,3				9,29
Total	71	23358,0					

Tableau 2 : Résultats de l'analyse multivariée des variances par permutations (PERMANOVA) d'une matrice de ressemblance issue des similitudes de Gower entre toutes les paires de 72 échantillons et les variables dépendantes 1-26 (tableau 1). Composantes groupées estimées de la variation : (Ensemble (1) : Parcelle (intégrée au MPA) × Temps et Temps × MPA ; Ensemble (2) : Parcelle (intégrée au MPA) × Sécheresse et MPA × Sécheresse).

* Valeur P dérivée de simulations de Monte-Carlo en raison du petit nombre (< 100) de permutations uniques.

perturbées dans les systèmes conventionnels gérés de manière plus intensive et dans des conditions expérimentales de sécheresse.

Résultats

La date d'échantillonnage (« Temps ») et le mode de production agricole (« Mode de production agricole ») ont expliqué la plus grande partie de la variation dans l'analyse conjointe de toutes les données (tableau 2 ; sur la base des composantes de variation estimées, transformées par racine carrée), suivis par les différences entre Roof [*NDT abrité, couvert*] et les deux modalités de contrôle (tableau 2, « Contraste »), la modalité sécheresse (tableau 2, « Sécheresse »), l'interaction entre la date d'échantillonnage et Roof par rapport aux deux modalités de contrôle (tableau 2, « Temps » × « Contraste ») et l'interaction entre la date d'échantillonnage et la modalité sécheresse (tableau 2, « Temps » × « Sécheresse »).

Mode de production agricole et date d'échantillonnage

Le mode de production agricole a eu une incidence sur l'azote et le carbone microbiens, la biomasse bactérienne et fongique, la couverture d'adventices, la biomasse des CMA et la respiration microbienne, les valeurs étant toutes significativement plus élevées dans les systèmes d'agriculture biodynamique que dans les systèmes d'agriculture conventionnelle (figure 1a). Le système d'agri-

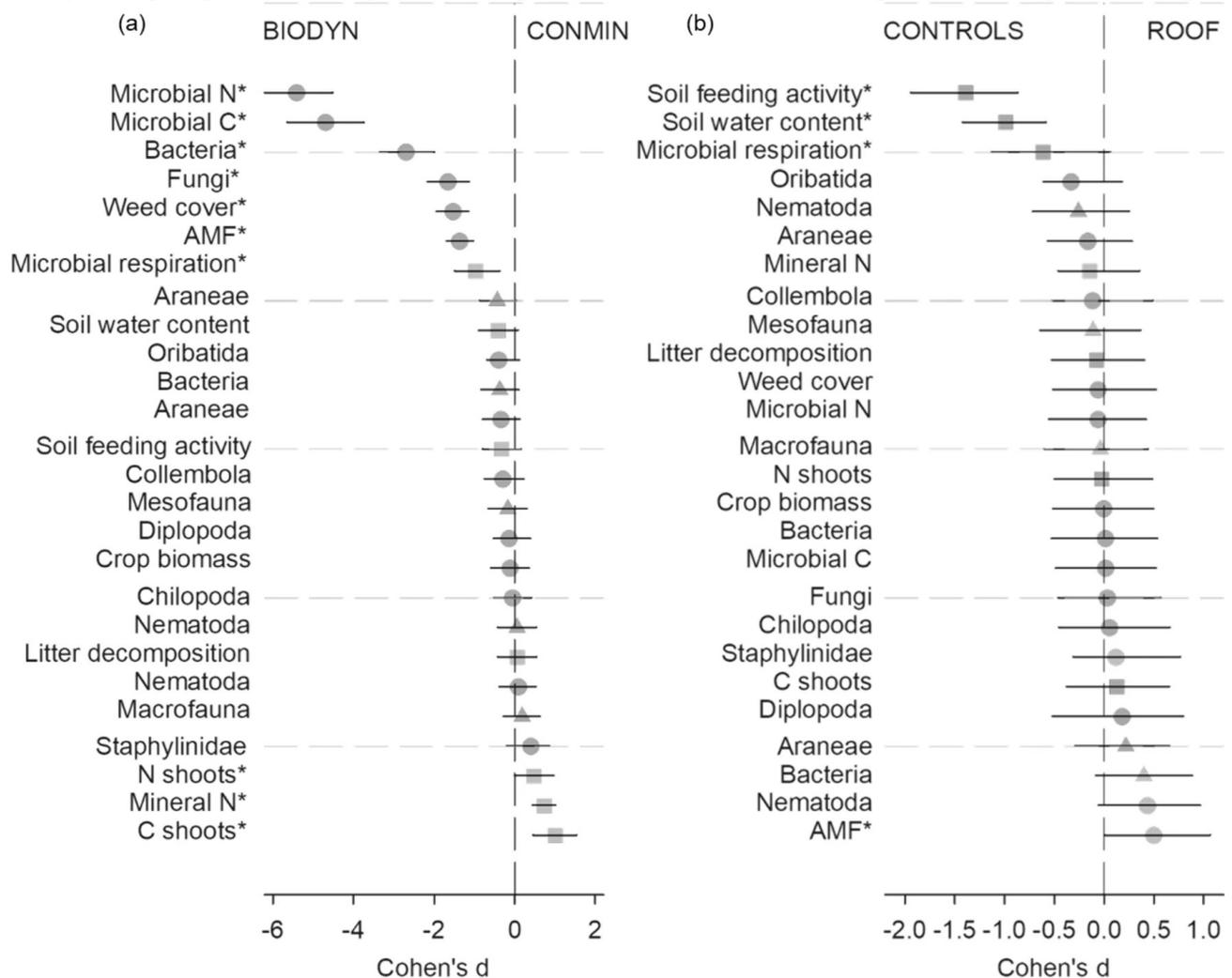


Figure 1 : Taille de l'effet (d de Cohen) pour les facteurs (a) « mode de production agricole » et (b) « Contraste » de la sécheresse (les deux contrôles vs Roof) sur les variables d'abondance (●), de diversité (▲) et liées au processus (■). L'astérisque à côté d'un nom de variable indique une valeur $P < 0,05$ qui a été dérivée de 5000 échantillons bootstrap.

culture biodynamique présentait des valeurs de N microbien 1,9 fois plus élevées et de C microbien 1,7 fois plus élevées que le système d'agriculture conventionnelle (tableau s1).

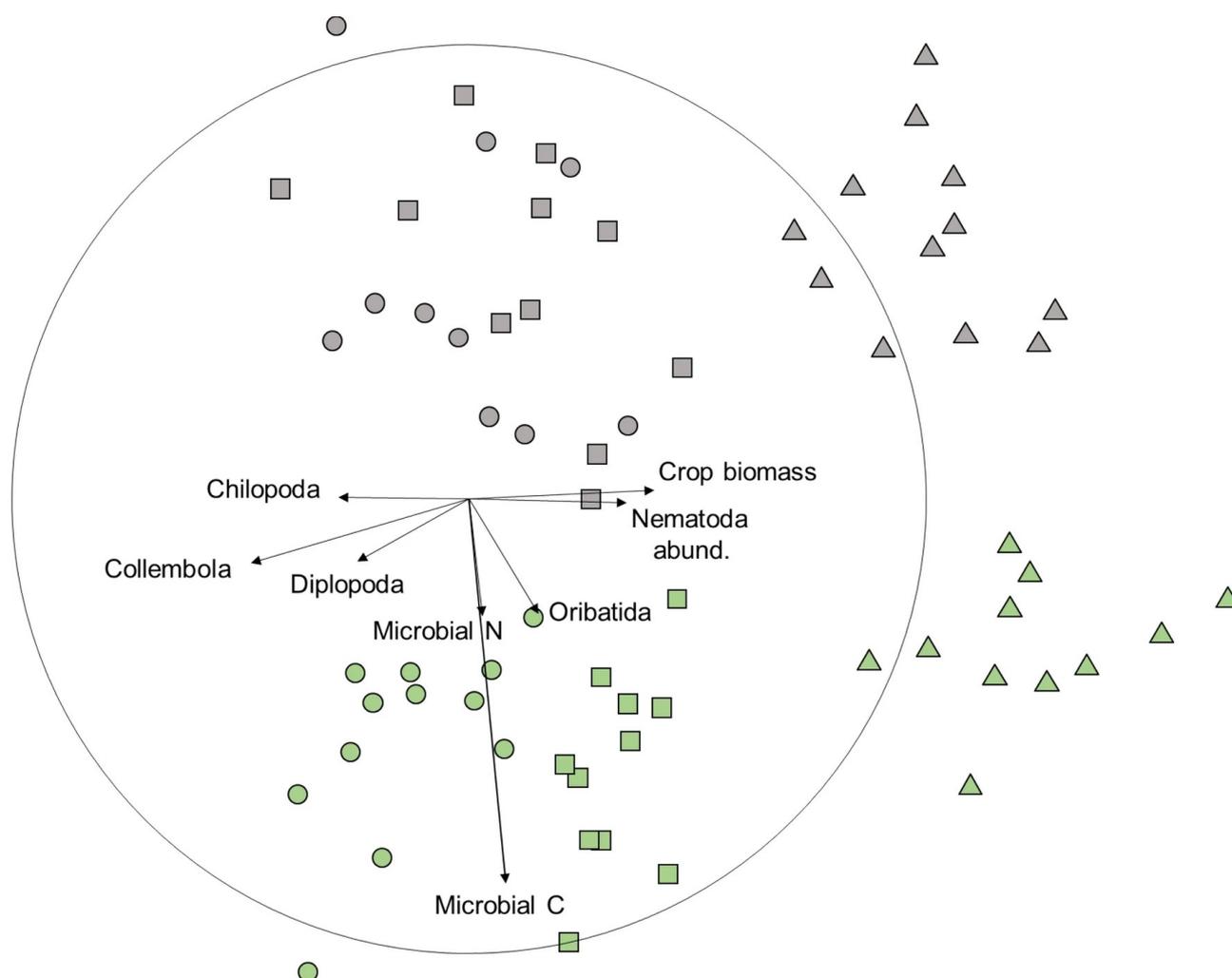


Figure 2 : Représentation par mise à l'échelle multidimensionnelle non métrique (NMDS) (stress 2D = 0,18) des systèmes agricoles (symboles verts biodynamiques, symboles gris conventionnels) échantillonnés à trois dates (●T1, ■T2, ▲T3) sur la base d'une matrice de ressemblance issue des distances de Gower de 26 variables liées à l'abondance, la diversité et aux processus (voir tableau 1) ; les vecteurs des variables individuelles ont été superposés pour les variables présentant des coefficients de corrélation multiple pour $R > 0,25$, le cercle indique le coefficient de corrélation multiple le plus élevé possible.

La teneur en N de la biomasse végétale aérienne (1,2 fois) et la teneur en N du sol minéral (2,0 fois) étaient plus élevées dans le système agricole conventionnel (tableau s2). L'ampleur de ces effets était généralement plus faible (que pour les variables qui avaient des valeurs plus élevées dans le système d'agriculture biodynamique. Les échantillons du système d'agriculture biodynamique se sont regroupés dans l'agencement NMDS en ordre chronologique de gauche à droite, tandis que les échantillons du système d'agriculture conventionnelle ont été regroupés en deux groupes (dates d'échantillonnage T1 et T2 vs T3 ; figure 1).

Les échantillons à la date d'échantillonnage T3 étaient en moyenne caractérisés par une abondance de nématodes 1,5 et 1,7 fois plus élevée par rapport à T1 et T2 respectivement (tableau s1). La biomasse des cultures était 3,7 et 2,2 fois plus élevée à T3 par rapport à T1 et T2. Les échantillons de T1 avaient des abondances plus élevées de Chilopoda (4,0 fois), Diplopoda (6,7 fois) et Collembola (85,6 fois) par rapport à T3 (tableau s2).

Sécheresse expérimentale

Les effets dans les modalités Contrôle et de Roof Contrôle n'ont pas différé de manière significative dans l'analyse conjointe de toutes les données (test par paire ; $t = 1,15$; $P = 0,293$). Les analyses de suivi des effets de la sécheresse se sont donc concentrées sur le contraste prévu entre Roof (R) et les deux modalités de contrôle (C et RC). Cette orientation est d'autant plus soutenue que l'importance du terme du modèle « Contraste » était également plus élevée que celle du terme « Sécheresse » seul (tableau 2 : composante racine carrée de la variation « Contraste » = 5,11 vs « Sécheresse » = 4,25).

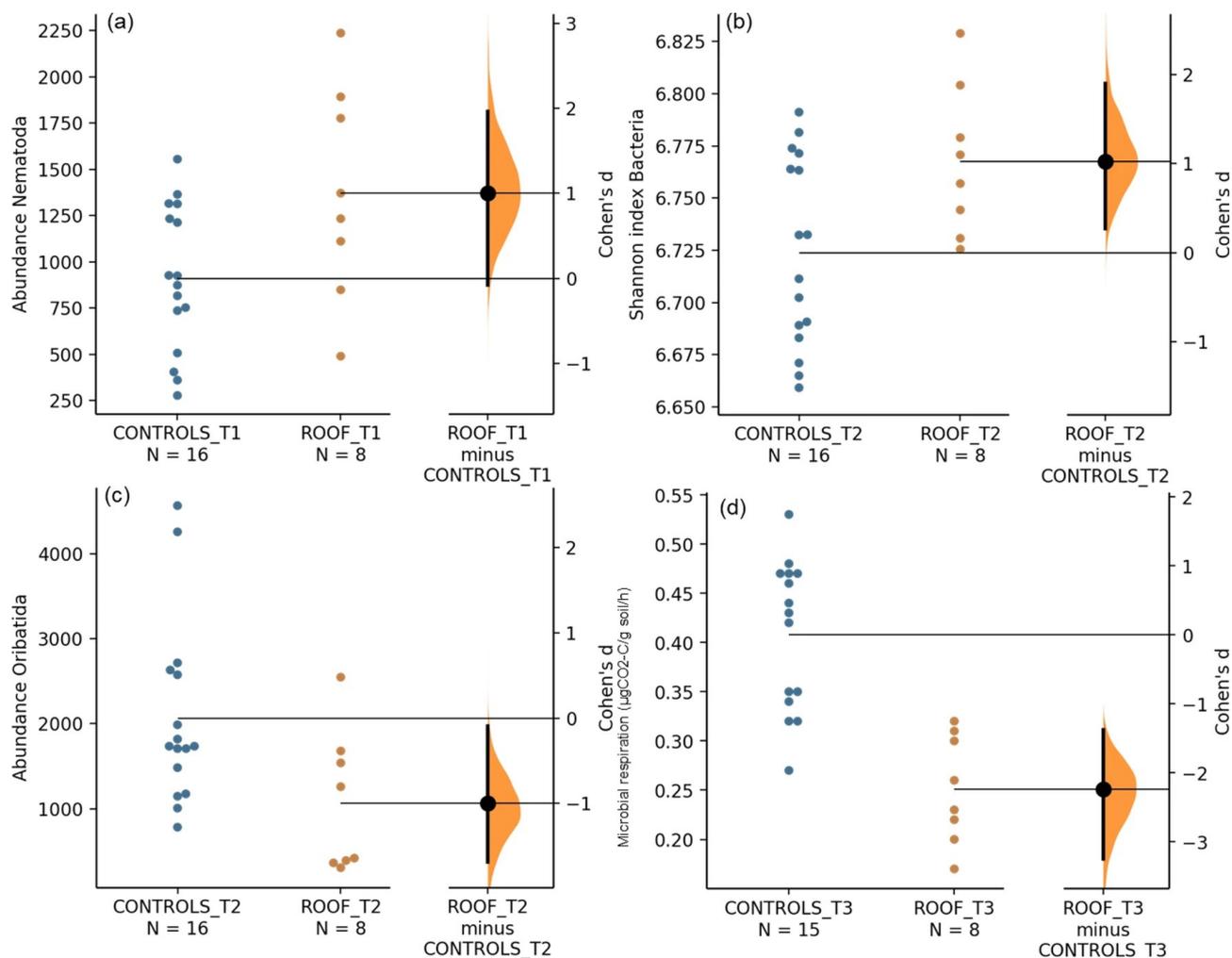


Figure 3 : Taille de l'effet (d de Cohen) comparant les modalités Contrôle (C & RC) vs Roof (R) à des dates d'échantillonnage spécifiques (T1-T3) représentée par un point noir sur les axes de droite pour (a) l'abondance de Nématodes à T1, (b) la diversité bactérienne à T2, (c) l'abondance d'Oribatida à T2 et (d) la respiration microbienne à T3. La distribution des d de Cohen est tracée sur l'axe de droite sur la base d'une distribution d'échantillonnage bootstrap ; les intervalles de confiance à 95 % sont indiqués par les extrémités des barres d'erreur verticales. Les données brutes de chaque tracé sont indiquées pour les échantillons de Contrôle (cercle bleu) et de Roof (cercle orange) sur les axes de gauche.

La sécheresse expérimentale a réduit significativement l'activité alimentaire du sol (0,4 fois), la respiration microbienne (0,8 fois) et la teneur en eau du sol (0,7 fois) et a augmenté la biomasse des CMA (1,4 fois ; [tableau s3](#)) (figure 1b). Les deux variables les plus réactives, l'activité alimentaire de la faune du sol et la teneur en eau du sol, ont répondu de façon constante et négative aux conditions de sécheresse expérimentale à toutes les dates d'échantillonnage. Quatre autres variables n'ont répondu à la sécheresse expérimentale qu'à certaines dates d'échantillonnage. À T1, l'abondance de

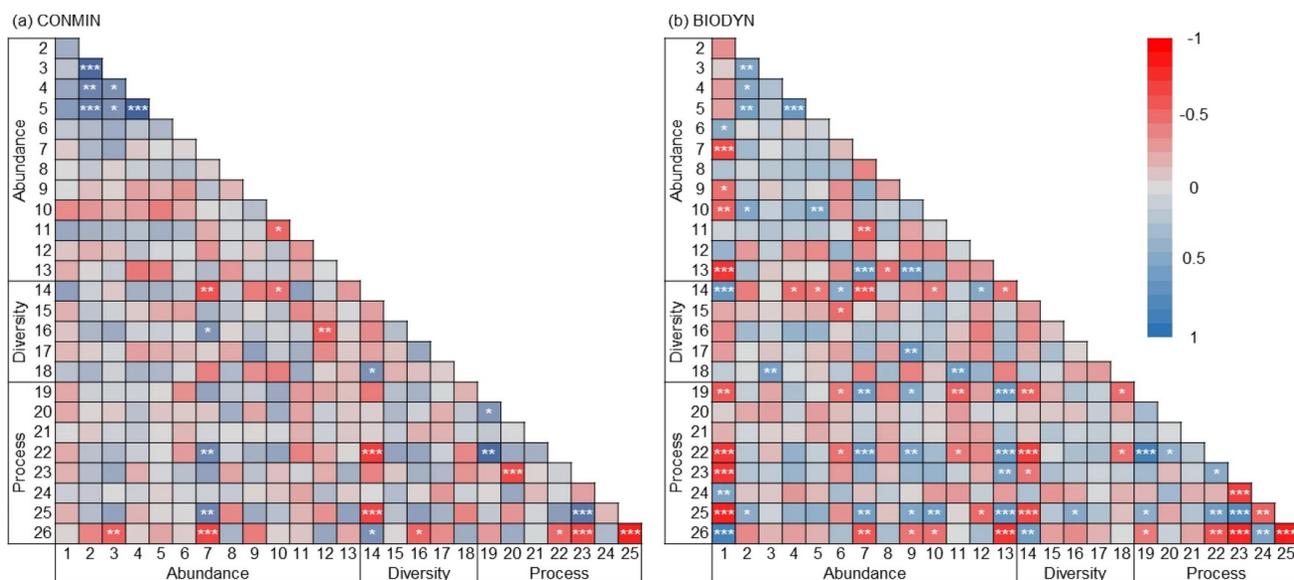


Figure 4 : Matrices de corrélation de Spearman entre toutes les variables dépendantes liées à l'abondance, à la diversité et aux processus dans le système agricole (a) conventionnel ($N = 34-36$) et (b) biodynamique ($N = 35-36$). Les couleurs des cellules indiquent les valeurs R de Spearman selon l'échelle fournie. Les cellules avec astérisques indiquent des relations significatives après ajustement des valeurs P pour les tests multiples selon la méthode de Benjamini-Hochberg et un taux de fausse découverte de 0,05 (* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$). Les numéros des variables individuelles correspondent aux numéros du tableau 1.

Nématodes était plus élevée sous la sécheresse expérimentale par rapport aux deux contrôles (figure 3a) avec un modèle de réponse similaire pour la diversité bactérienne à T2 (figure 3b). En revanche, l'abondance d'Oribatida à T2 (figure 3c) et la respiration microbienne à T3 (figure 3d) étaient les plus faibles sous la sécheresse expérimentale.

Relations entre la diversité et les fonctions

Dans le système agricole conventionnel, 14 paires de variables dépendantes étaient significativement liées positivement et 13 paires étaient significativement liées négativement (figure 4a). Dans le système d'agriculture biodynamique, 38 paires étaient significativement liées positivement et 37 paires étaient significativement liées négativement (figure 4b). Le nombre total de variables significativement liées était 2,8 fois plus élevé dans le système d'agriculture biodynamique que dans le système d'agriculture conventionnelle (au total 75 contre 27). Une comparaison des corrélations par paires entre Roof et Contrôle a montré 18 corrélations significatives positives et 7 négatives dans les échantillons Roof et 9 corrélations significatives positives et 11 négatives dans les échantillons Contrôle (25 contre 20 ; Fig. s1a, b). Les deux matrices de corrélation pour Roof et les modalités de contrôle étaient plus fortement liées l'une à l'autre (Mantel $R = 0,76$, IC inférieur à 95 % = 0,717, IC supérieur à 95 % = 0,792) que les deux matrices de corrélation pour le système d'agriculture biodynamique et conventionnel (Mantel $R = 0,59$, IC inférieur à 95 % = 0,535, IC supérieur à 95 % = 0,661), comme l'indiquent les intervalles de confiance qui ne se chevauchent pas.

Les variables associées à l'abondance microbienne étaient positivement liées les unes aux autres dans les deux systèmes agricoles et les modalités de sécheresse, en particulier la biomasse bactérienne (n°2) et fongique (n°3), ainsi que le N microbien (n°4) et le C microbien (n°5). Des corrélations positives significatives sur les quatre matrices ont également été détectées pour la teneur en eau du sol (n°22) et la respiration microbienne (n°19). La biomasse des cultures (n°26) était significativement liée négativement à la teneur en azote du sol minéral (n°23) et à la teneur en azote de la biomasse aérienne des cultures (n°25) dans les quatre matrices de corrélation. La diversité bactérienne (n°14) était systématiquement liée négativement à la teneur en eau du sol (n°22).

Les 39 corrélations significatives par paires entre une variable d'abondance et une variable liée à la diversité ou au processus dans le système d'agriculture biodynamique (figure 4b) n'étaient égales que par 8 corrélations significatives dans la matrice de ressemblance du système d'agriculture conventionnelle (figure 4a). Parmi ce sous-ensemble de corrélations en particulier, les 18 paires de corrélations significatives comprenant la biomasse des CMA (n°1), l'abondance de Chilopoda (n°9) et la couverture de mauvaises herbes (n°13) n'ont pas été observées dans le système agricole conventionnel. Cependant, dans les deux systèmes agricoles, l'abondance de Collembolles (n°7) était liée à la teneur en eau du sol (n°22) et à la teneur en azote des pousses (n°25, toutes deux positives) et à la diversité bactérienne (n°14) et à la biomasse des cultures (n°26, toutes deux négatives). Le nombre de relations significatives entre les paires de variables liées à l'abondance était également plus faible dans le système conventionnel que dans le système biodynamique (7 contre 15). La comparaison entre les modalités Roof et Contrôle n'a pas montré de différences aussi prononcées dans les corrélations par paires entre les niveaux de facteurs (Fig. s1a, b). L'abondance des collembolles, la diversité bactérienne, la teneur en eau du sol, la teneur en azote des pousses et la biomasse aérienne des cultures ont probablement été des facteurs importants des modèles de corrélation dans les deux systèmes agricoles, car ces variables étaient impliquées dans un plus grand nombre de corrélations (Fig. s2).

Sur la base des corrélations par paires, les 26 variables analysées se sont regroupées en neuf groupes principaux (1-9 dans la figure 5) caractérisés principalement par des modèles temporels complexes et des effets comparables des systèmes agricoles. L'activité alimentaire du sol, seule variable du groupe 1, était systématiquement plus élevée dans le système biodynamique que dans le système conventionnel et a atteint son maximum à T2, après les précipitations les plus fortes de la période d'étude. Les trois variables du groupe 2 ont atteint un pic au T3 indépendamment du système agricole, par exemple la biomasse des cultures qui était la plus élevée vers la fin de l'étude. Les deux variables du groupe 3 avaient des valeurs plus élevées dans le système conventionnel que dans le système biodynamique à toutes les dates d'échantillonnage, par exemple l'abondance des Staphylins était 1,6 fois plus élevée dans le système conventionnel. Les variables du groupe 4 avaient des valeurs plus élevées dans le système biodynamique que dans le système conventionnel à T1, mais présentaient la tendance inverse à T2. Les variables des groupes 5 et 7 ont diminué de T1 à T3, par exemple la teneur en azote des pousses. Les variables du groupe 6 n'ont pas changé de façon uniforme entre T1 et T2, mais étaient toujours plus faibles à T3 et en moyenne plus élevées dans le système biodynamique que dans le système conventionnel. Les collembolles, par exemple, ont presque disparu à T3. Les variables du groupe 8 avaient les valeurs les plus faibles à T2, au moment où la teneur en eau du sol était la plus élevée (voir également le groupe 1) et comprenaient des variables liées à l'abondance et à la diversité (Araneae et Oribatida). Le groupe 9 est composé exclusivement de variables liées à l'abondance qui présentaient toutes des valeurs plus élevées dans le système d'agriculture biodynamique que dans le système d'agriculture conventionnelle pour toutes les dates d'échantillonnage.

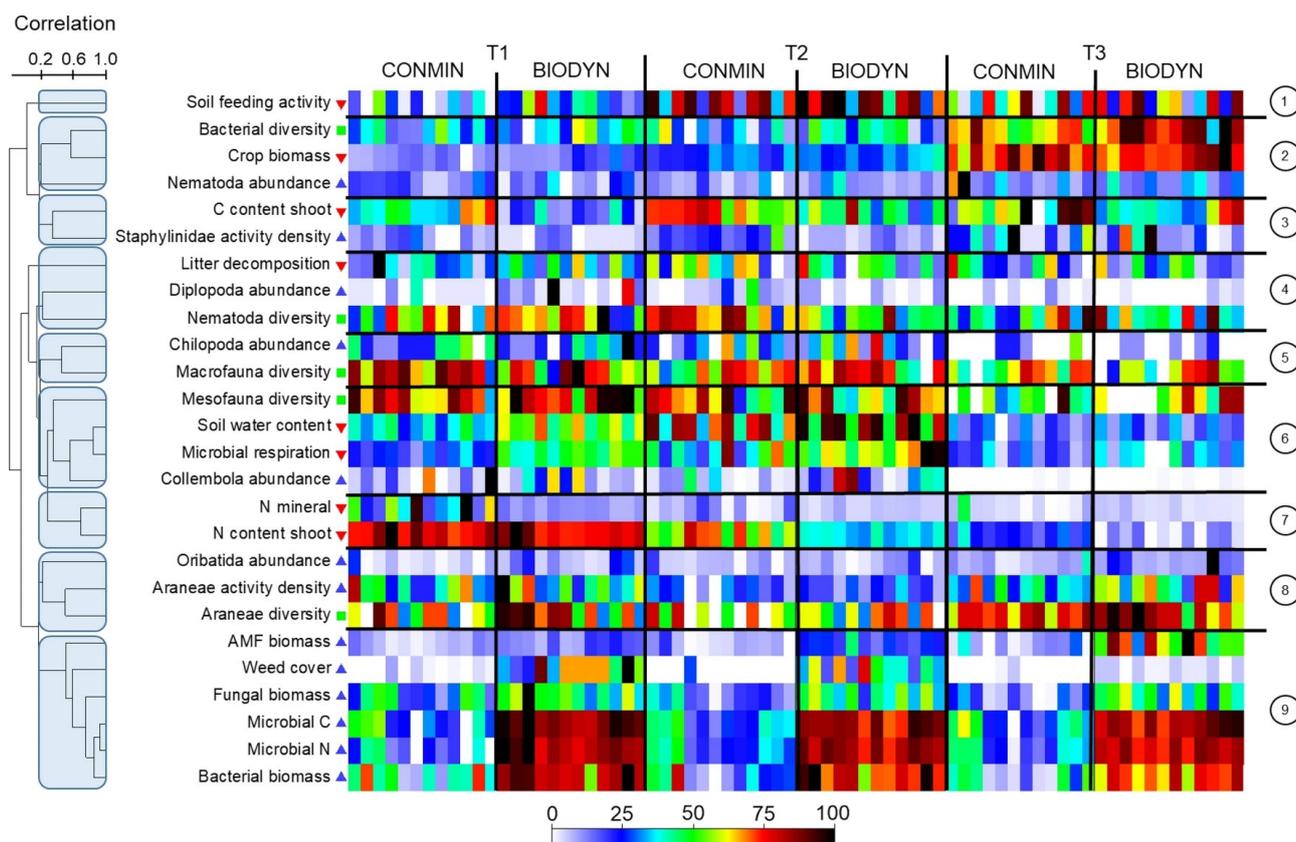


Figure 5 : Sur la base des corrélations par paires, les 26 variables analysées se sont regroupées en neuf grands ensembles (numéros à droite et lignes horizontales). Le diagramme d'ombre est basé sur les valeurs normalisées individuellement pour chaque variable dépendante du tableau 1 dans les 72 échantillons (blocs horizontaux) triés par « Mode de production agricole » (CONMIN, conventionnel vs BIODYN, biodynamique) dans le facteur « Temps » (T1 à T3). Le dendrogramme et l'ordre vertical des 26 variables dépendantes sont basés sur une matrice de corrélation de Spearman entre toutes les variables et une analyse de groupe par moyenne de groupe (les groupes résultants sont mis en évidence par un cadre à fond bleu).

Discussion

Il est important de comprendre les effets conjoints de l'intensité de l'utilisation des terres et du changement climatique sur la biodiversité et les fonctions écosystémiques associées dans les sols arables. Comblé ce manque de connaissances facilitera le développement d'approches durables pour la gestion agricole future dans un monde qui évolue rapidement³. Le système agricole conventionnel et la sécheresse expérimentale ont affecté négativement plusieurs variables du sol. Nous n'avons pas observé de forts effets additifs ou interactifs des deux aspects du changement global sur les organismes ou les fonctions du sol (ce qui ne soutient que partiellement notre première hypothèse). La réponse significative des processus du sol (3 sur 8 processus), plutôt que des variables d'abondance ou de diversité (1 sur 18 variables), à la sécheresse expérimentale à court terme suggère que les mesures d'activité peuvent être des indicateurs d'alerte précoce appropriés au stress liée à la sécheresse dans les sols arables.

Le nombre presque trois fois plus élevé de corrélations significatives observées entre les paires de variables du sol dans le système d'agriculture biodynamique, suggère un lien considérablement plus faible entre le biote du sol et les processus du sol dans le cadre de l'agriculture conventionnelle à long terme (soutenant notre troisième hypothèse). Une perte comparable des relations entre la biodiversité et les fonctions des écosystèmes avec l'augmentation de l'intensité de l'utilisation des terres a été documentée dans les écosystèmes des prairies et des forêts³⁶. Notre étude montre pour la première fois qu'une perte comparable se produit également dans le cadre de l'agriculture convention-

nelle, mais pas en raison des conditions de sécheresse expérimentales. Le nombre élevé de relations significatives observées entre les variables du sol sous l'agriculture biodynamique et une teneur en eau du sol plus élevée au début et à l'étape intermédiaire de la saison de croissance suggèrent que l'agriculture biodynamique peut effectivement fournir un tampon contre les effets de la sécheresse (soutenant notre deuxième hypothèse).

Systemes agricoles et date d'échantillonnage

La date d'échantillonnage a eu un impact sur les organismes et les fonctions du sol, les différences prononcées dans la biomasse des cultures et la teneur en eau du sol entre les dates pouvant constituer des facteurs importants pour les autres variables. La biomasse des cultures était la plus élevée et la teneur en eau du sol était inférieure au point de flétrissement estimé à environ 14 % à la dernière date d'échantillonnage. À cette date d'échantillonnage, la teneur en eau du sol a atteint une moyenne de 10,3 % du poids sec, accompagnée de l'abondance la plus élevée de nématodes, mais la plus faible de macro- (Myriapoda) et micro-arthropodes (Collemboles) du sol (voir également⁴⁶). Étant donné les limites des expériences complexes sur le terrain, il n'est pas possible de conclure sur les principaux liens mécaniques entre les variables qui pourraient être à l'origine des relations observées. La teneur en eau du sol était toutefois plus élevée dans le système d'agriculture biodynamique à T1 et T2 par rapport au système conventionnel³⁸. Les organismes du sol tels que les Collemboles ou les fonctions du sol telles que la respiration microbienne étaient positivement liés à la teneur en eau du sol. Les collemboles sont sensibles aux conditions de sécheresse et peuvent se déplacer activement vers des couches plus profondes du sol pour éviter des conditions défavorables et la dessiccation^{47, 48}. Il est remarquable que non seulement l'abondance, mais aussi la diversité des animaux du sol (mésos- et macrofaune) était la plus faible à la dernière date d'échantillonnage lorsque la teneur en eau du sol était la plus faible, un modèle précédemment observé pour les Collemboles¹⁸. Ce schéma se reflète dans l'activité alimentaire du sol qui atteint ses valeurs maximales lorsque la teneur en eau du sol, la biomasse microbienne et la respiration sont les plus élevées. Nos résultats suggèrent que la teneur en eau du sol joue un rôle vital pour l'abondance de la mésofaune du sol et l'activité alimentaire dans les agro-écosystèmes tempérés.

Les bactéries, les champignons et les adventices étaient systématiquement plus abondants dans les parcelles gérées en biodynamie, ce qui confirme les résultats précédents de l'essai DOK^{38, 49, 50} et des champs de blé en général (voir rapport⁵¹). En revanche, la teneur en C et en N des pousses des cultures et la teneur en N minéral du sol étaient plus élevées dans le système agricole conventionnel. Cette tendance résulte probablement de l'application d'engrais NPK synthétiques dans le système agricole conventionnel, mais pas dans le système biodynamique. Les staphylins (Coleoptera, Staphylinidae) étaient plus abondants dans les parcelles gérées de façon conventionnelle. Des études antérieures ont documenté des densités plus élevées de pucerons des céréales dans les parcelles de blé gérées de manière conventionnelle⁴⁹ et ont suggéré que certaines espèces de staphylins montrent une forte préférence pour les pucerons en tant que proie dans l'essai DOK⁵².

Sécheresse expérimentale

Tout comme la sensibilité observée des collemboles et de l'activité alimentaire de la faune du sol aux conditions de sécheresse saisonnière ambiante, la sécheresse expérimentale à court terme a également réduit de manière significative l'activité alimentaire de la faune du sol⁵³. Les conditions de sécheresse ambiante pendant la saison de croissance peuvent avoir réduit l'abondance de microarthropodes détritivores en dessous d'un seuil sous lequel les effets additionnels de la sécheresse expérimentale à court terme n'ont pas réduit davantage l'activité alimentaire.

La respiration microbienne a été conjointement réduite par les conditions de sécheresse ambiante pendant la saison de croissance et par le traitement expérimental de sécheresse. La perte presque

complète des groupes principaux de faune de sol aux temps de conditions ambiantes sévères de sécheresse (Collembola, Chilopoda, Diplopoda) ou expérimentales (Oribatida), et la réponse prononcée d'activité microbienne à la sécheresse est alarmante considérant des prévisions pour les conditions climatiques futures en Europe centrale. Notamment, seulement très peu d'organismes du sol ont répondu positivement soit aux conditions de sécheresse expérimentales (Nématodes à T1) ou ambiantes et expérimentales (CMA). L'abondance plus élevée observée de CMA dans des conditions expérimentales de sécheresse pourrait être due à une allocation accrue de carbone de la plante au champignon symbiotique en période de sécheresse. Les modèles contrastés observés pour les différents organismes du sol soulignent les réponses complexes qui doivent être prises en compte pour prévoir les changements dans les réseaux alimentaires du sol dans le cadre du changement climatique futur⁵⁴.

Relations entre la diversité et les fonctions

Dans des expériences précédentes, des précipitations altérées ont modifié les relations entre le biote de surface et le biote souterrain, induisant un « découplage climatique »⁵⁵. Le nombre de relations significatives entre le biote du sol et les variables liées aux processus était presque trois fois plus élevé dans le système d'agriculture biodynamique que dans le système conventionnel. Contrairement à notre hypothèse et aux résultats précédents, la sécheresse expérimentale à court terme n'a pas entraîné une diminution des relations significatives par rapport à la modalité de contrôle. Ces résultats suggèrent un affaiblissement considérable des relations par paires dû à l'agriculture conventionnelle à long terme, mais pas aux conditions de sécheresse expérimentale.

Une baisse particulièrement forte du nombre de relations significatives par paires en réponse à l'agriculture conventionnelle à long terme a été observée pour la biomasse des CMA et 12 autres variables. En moyenne, la biomasse des CMA était plus de deux fois plus élevée dans le système d'agriculture biodynamique que dans le système d'agriculture conventionnelle. La perte observée de relations significatives multiples suggère que la biomasse des CMA a chuté en dessous d'une valeur seuil critique sous une gestion conventionnelle à long terme. Dans le système d'agriculture biologique biodynamique, la biomasse des CMA était plus élevée dans les parcelles où l'abondance des arthropodes du sol (Chilopoda, Diplopoda et Collembola) était plus faible. Les Collembolés et les Diplopoda sont connus pour incorporer les CMA dans leur régime alimentaire, soit en se nourrissant des racines, soit indirectement en consommant de la matière organique morte^{56, 57}. Les Collembolés peuvent même supprimer les réseaux hyphaux des CMA dans les sols agricoles au point de réduire l'absorption d'azote par les plantes cultivées⁵⁸. Nos résultats, cependant, suggèrent que l'abondance de Collembolés était positivement liée à la teneur en N des pousses de blé dans les deux systèmes agricoles. Ce résultat indique des effets bénéfiques des Collembolés pour la croissance des plantes indépendamment des effets négatifs potentiels sur la biomasse des CMA.

La biomasse des CMA a été corrélée négativement à plusieurs variables liées aux processus dans les parcelles en gestion biodynamique, notamment la respiration microbienne, la teneur en N minéral du sol et la teneur en N des pousses de blé. Il est important de considérer qu'une autre variable, la teneur en eau du sol, était également liée négativement à la biomasse des CMA et était liée positivement (du moins en agriculture biodynamique) à la teneur en N minéral du sol et à la teneur en N des pousses de blé. Cet exemple souligne que deux processus peuvent être corrélés en raison (i) d'une relation directe (causale), (ii) de facteurs corrélés ou peuvent partager (iii) une relation indirecte en raison de facteurs partagés, mais non corrélés (Fig. 1 dans³³). Dans cette étude, les relations entre la biomasse des CMA et les variables liées au processus peuvent, au moins en partie, provenir de relations indirectes par le biais d'un facteur partagé (teneur en eau du sol). Cependant, le rôle crucial des CMA dans les cycles de l'azote des sols agricoles suggère qu'au moins certaines relations avec la teneur en N du sol ou des plantes cultivées résultent de relations directes^{42, 59}.

Neuf relations positives entre l'abondance des arthropodes ou des mauvaises herbes et les variables liées aux processus étaient significatives dans les parcelles gérées de manière biodynamique, mais pas dans celles gérées de manière conventionnelle. Comme dans le cas de la biomasse des CMA, ces relations peuvent en partie découler d'un facteur commun, car l'abondance des arthropodes et des plantes ainsi que les variables liées aux processus étaient toutes également liées à la teneur en eau du sol dans le système d'agriculture biodynamique.

La couverture du sol par les adventices était très faible dans le système conventionnel (1,4 %) par rapport au système biodynamique (29,9 %), ce qui suggère que la couverture des mauvaises herbes a eu une incidence directe sur plusieurs variables liées aux processus dans le système d'agriculture biodynamique. La corrélation positive entre la couverture d'adventices et la teneur en eau du sol dans le système biodynamique mais pas dans le système conventionnel suggère que la couverture d'adventices réduit l'évaporation. La biomasse de blé était significativement liée de manière positive à la diversité microbienne dans les deux systèmes agricoles. Carson et al.⁶⁰ ont montré que la sécheresse réduit la connectivité des pores du sol, créant des habitats isolés qui facilitent l'établissement de bactéries moins compétitives. Les changements induits par la sécheresse dans la connectivité des pores peuvent donc favoriser la diversité bactérienne, car elle était également la plus élevée à la date d'échantillonnage la plus sèche de cette étude.

Conclusions

Les résultats complexes observés pour le biote du sol et les processus associés ne peuvent être que partiellement expliqués par cette étude en raison des limitations générales des expérimentations complexes sur le terrain. Nos résultats sur la réorganisation des relations soulignent néanmoins l'importance de considérer conjointement les facteurs de changement global dans des conditions de terrain réalistes. Alors que les mesures d'activité sont appropriées pour marquer le stress dû à la sécheresse à court terme, les mesures de communauté semblent être particulièrement sensibles aux changements saisonniers dans des conditions de sécheresse, et dans le cas des communautés microbiennes aux pratiques agricoles. La perte de relations multiples par paires entre le biote du sol et les variables liées aux processus du fait de l'agriculture conventionnelle indique des changements dans le fonctionnement de l'écosystème en réponse aux pratiques agricoles à long terme. Ce résultat implique que les fonctions de l'écosystème du sol, en tant que composantes fondamentales des approches d'intensification écologique, peuvent être menacées par l'agriculture conventionnelle de longue durée. La teneur en eau du sol plus élevée au début et à l'étape intermédiaire de la période de croissance et le nombre élevé de relations significatives dans le cadre de l'agriculture biodynamique soutiennent l'hypothèse selon laquelle l'agriculture biodynamique peut servir de tampon contre les effets de la sécheresse.

Matériel et méthodes

Site de l'étude

L'étude a été réalisée en 2017 dans l'essai DOK (bioDynamique, bioLogique, [K]conventionnel), une comparaison de systèmes agricoles à long terme en Suisse (47° 30' 09.3" N, 7° 32' 21.5" E, 300 m au-dessus du niveau de la mer) établie en 1978⁵⁰. Différents systèmes agricoles biologiques, biodynamiques et conventionnels ont été établis sur des lopins de terre répliqués sur un sol Luvisol Haplic, sur des sédiments profonds de loess⁶¹ ; au cours des cinq années précédentes, la température annuelle moyenne sur le site était de 10,5 °C et les précipitations annuelles moyennes de 890 mm³⁰. L'étude a été réalisée dans des parcelles de blé d'hiver (*Triticum aestivum* L. cv. « Wiwa ») dans un système de culture biodynamique (BIODYN) et conventionnel (CONMIN) (facteur « Système de

culture ») avec du soja comme culture précédente. Les parcelles des deux systèmes agricoles sont labourées à une profondeur de 20 cm et sont gérées selon la même rotation des cultures de 7 ans. Le système d'agriculture biodynamique est géré selon les directives de la production alimentaire « Demeter » (<https://demeter.ch/>) depuis 40 ans et s'appuie donc exclusivement sur la fertilisation organique (lisier, fumier animal composté), la lutte biologique contre les parasites et la lutte mécanique contre les mauvaises herbes et applique des préparations biodynamiques aux sols, aux plantes et au compost³⁰. L'agriculture conventionnelle n'a reçu que des engrais minéraux (synthétiques) selon les directives suisses⁶² en plus d'insecticide, herbicide et fongicide appliqués selon les valeurs seuils et les doses d'application recommandées par le producteur. Au cours des 35 premières années, le niveau moyen d'azote total appliqué était inférieur de 17 %, mais le niveau d'ammoniac et de nitrate directement efficace était inférieur de 75 % dans le cas de BIODYN comparé à CONMIN⁶¹. De plus amples détails sur les opérations de gestion menées pendant la phase expérimentale sont énumérés dans³⁸.

Dispositif expérimentale

Les niveaux de précipitations naturelles ont été manipulés (facteur « sécheresse ») dans chacune des quatre parcelles répétées (5 m × 20 m) par système agricole, en installant des abris pare-pluie partiels et passifs, à emplacement fixe (2,5 m × 2,5 m, 1,3-1,7 m de hauteur) avec deux modalités de contrôle différentes, ce qui a donné 24 sous-parcelles expérimentales (quatre parcelles répétées dans deux systèmes agricoles avec trois sous-parcelles de test de sécheresse chacune). Les trois sous-parcelles de sécheresse étaient (a) un abri anti-pluie partiel réduisant les précipitations de 65 % (Roof, R), (b) un contrôle d'abri anti-pluie (Roof Control, RC), qui ne réduisait pas activement les précipitations, mais imitait les artefacts microclimatiques potentiels de l'abri anti-pluie et (c) un contrôle en plein champ sans abri (Control, C). Pour plus de détails sur la conception de l'abri contre la pluie et le montage expérimental, voir Kundel et al.^{38, 63}. Les abris ont été installés à la mi-mars au stade du tallage du blé et retirés en juin 2017, peu avant la récolte finale du blé dans l'essai DOK.

Échantillonnage

Le tableau 1 donne un aperçu des groupes de biote du sol échantillonnés (n° 1 à 18) et des variables liées au processus (n° 19 à 26). En suivant les définitions de Garland et al.⁶⁴ nous avons regroupé les variables liées aux processus comme indicateurs des fonctions de l'écosystème, définies comme « les processus biotiques ou abiotiques qui se produisent dans un écosystème et qui peuvent contribuer aux services de l'écosystème directement ou indirectement ». Toutes les variables ont été échantillonnées à trois dates différentes (facteur « Temps ») pendant la saison de croissance du blé, respectivement à la mi-avril (T1, 4 semaines après l'établissement des sous-parcelles, stade Zadoks du blé 31-32), à la mi-mai (T2, 8 semaines, stade Zadoks 38-39) et à la mi-juin (T3, 13 semaines, stade Zadoks 75). Une vue d'ensemble des méthodes d'échantillonnage et des approches pour les variables individuelles est présentée dans le tableau 1, les détails sont fournis dans les informations supplémentaires.

Analyses statistiques

Une analyse de variance multivariée permutative (PERMANOVA⁶⁵) a été utilisée pour analyser conjointement les réponses 1-26 en tant que variables dépendantes (tableau 1). Les 26 variables dépendantes ont été transformées en une seule matrice de ressemblance avec les distances par paires entre les 72 échantillons sur la base des similarités de Gower. En utilisant les similarités de Gower, toutes les variables ont été normalisées en interne pour être comprises entre 0 et 1. Les données ont ensuite été transformées en une matrice de ressemblance avec des valeurs de pourcen-

tage de similarité pour toutes les paires d'échantillons. Le facteur aléatoire « Plot » [*Placette*] (8 niveaux, imbriqué dans le système agricole) et les facteurs fixes « Farming System » [*Système agricole*] (2 niveaux : CONMIN, & BIODYN) et « Drought » [*Sécheresse*] (3 niveaux : R, RC & C) et « Time » [*temps*] (3 niveaux : T1 à T3) ont été spécifiés pour le modèle PERMANOVA. En outre, le « Contraste » prévu : R vs les deux modalités de contrôle (C + RC) a été spécifié. PERMANOVA a ensuite été réalisé avec des sommes de carrés de type III et 9999 permutations des résidus sous un modèle réduit. En cas de faible nombre de permutations uniques pour le facteur fixe « Farming System », les valeurs P ont été calculées à partir de simulations de Monte-Carlo⁶⁵.

Les composantes de variation estimées résultantes ont été utilisées pour comparer l'importance relative des différents termes du modèle pour expliquer la variation globale des données multivariées. Les composantes présentant des estimations négatives ont été retirées du modèle par regroupement, en commençant par la composante présentant la valeur carrée moyenne (MS) la plus négative. Le regroupement s'est poursuivi jusqu'à ce qu'il ne reste plus que des composantes avec des estimations positives comme recommandé⁶⁶. Des analyses complémentaires pour les termes significatifs du modèle ont ensuite été effectuées selon les procédures suivantes.

Pour identifier l'ampleur des effets principaux (facteurs « Système d'exploitation agricole » et « Sécheresse »), le d de Cohen a été calculé comme mesure de la taille de l'effet pour les variables individuelles et les résultats pour toutes les variables sont présentés sous forme de graphique en forêt. Pour analyser le terme d'interaction entre le facteur « Temps » et le « Contraste » prévu, le d de Cohen a été calculé pour chaque variable à chaque date d'échantillonnage et montré sous forme de graphique de distribution type « nuages de pluie »⁶⁷. Pour visualiser les effets du facteur « Temps » sur les variables dépendantes individuelles, une organisation non-métrique à échelle multidimensionnelle (NMDS) a été construite sur la base de la matrice de similarité de Gower et de la formule de stress-1 de Kruskal avec 500 reprises, et un stress minimum de 0,001. Les vecteurs des variables individuelles ont ensuite été superposés à l'organisation bidimensionnelle NMDS pour toutes les variables présentant des coefficients de corrélation multiple pour $R > 0,25$. Notez que 5 des 72 échantillons ont dû être omis pour l'organisation NMDS en raison de valeurs manquantes pour des variables dépendantes uniques (voir le tableau 1 pour plus de détails).

Pour analyser comment les différences entre les niveaux des facteurs « Système d'exploitation agricole » ou « Sécheresse » affectent les relations par paires entre les variables dépendantes, des matrices de corrélation basées sur le coefficient de corrélation de Spearman ont été calculées pour les niveaux de chaque facteur. Toutes les valeurs P de ces matrices ont ensuite été ajustées pour les tests multiples en utilisant la méthode de Benjamini-Hochberg avec un taux de fausses découvertes de 0,05. Pour identifier les groupes de variables qui sont liées les unes aux autres et qui partagent des modèles de réponse comparables aux facteurs « Temps » et « Sécheresse », un diagramme tableau de nuances a été créé sur la base des valeurs normalisées individuellement pour chaque variable dépendante (normalisation par le maximum, allant de 0 à 100 pour chaque variable). Ces valeurs ont ensuite été représentées pour chaque variable dépendante selon un gradient de couleur, les échantillons étant triés horizontalement par facteur « Temps » dans les deux niveaux du facteur « Système d'exploitation agricole ». Les variables dépendantes ont ensuite été triées verticalement en fonction d'une matrice de corrélation de Spearman de toutes les relations par paires entre les variables dépendantes et d'une analyse de groupe résultante basée sur la moyenne des groupes. Les modèles PERMANOVA, les organisations, l'analyse en grappes et le diagramme tableau de nuances ont été calculés avec la version 7.0.13 de PRIMER 7 et le module complémentaire PERMANOVA (PRIMER-e, Quest Research Limited, Auckland, Nouvelle-Zélande). Le d de Cohen et les diagrammes d'estimation de Gardner-Altman ont été calculés conformément à ⁶⁷ sur <https://www.estimationstats>. Les tests de Mantel et les intervalles de confiance ont été calculés avec R version 4.1.0⁶⁸ en utilisant le paquet R phytools⁶⁹.

Disponibilité des données

Les données sont disponibles sur le site <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.17125169>.

Tables et figures supplémentaires : <https://www.nature.com/articles/s41598-021-03276-x#MOESM1>

Références

1. Baer, S. G. & Birgé, H. E. Soil ecosystem services : An overview. *Manag. Soil Health Sustain. Agric.* **1**, 1–22 (2018). [Google Scholar](#)
2. Geisen, S., Wall, D. H. & van der Putten, W. H. Challenges and opportunities for soil biodiversity in the anthropocene. *Curr. Biol.* **29**, R1036–R1044 (2019). [CAS PubMed Google Scholar](#)
3. Guerra, C. A. *et al.* Tracking, targeting, and conserving soil biodiversity. *Science* **371**, 239–241 (2021). [ADS CAS PubMed Google Scholar](#)
4. Tsiafouli, M. A. *et al.* Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Global Change Biol.* **21**, 973–985 (2015). [ADS Google Scholar](#)
5. Bender, S. F., Wagg, C. & van der Heijden, M. G. A. An underground revolution : Biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. *Trends Ecol. Evol.* **31**, 440–452 (2016). [PubMed Google Scholar](#)
6. Wagg, C., Bender, S. F., Widmer, F. & van der Heijden, M. G. A. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *PNAS* **111**, 5266–5270 (2014). [ADS CAS PubMed PubMed Central Google Scholar](#)
7. Wall, D. H., Nielsen, U. N. & Six, J. Soil biodiversity and human health. *Nature* **528**, 69–76 (2015). [ADS CAS PubMed Google Scholar](#)
8. Smith, P. *et al.* Global change pressures on soils from land use and management. *Global Change Biol.* **22**, 1008–1028 (2016). [ADS Google Scholar](#)
9. Birkhofer, K., Smith, H. G. & Rundlöf, M. Environmental Impacts of Organic Farming. in *eLS*. 1–7 (John Wiley & Sons Ltd, 2016).
10. Bengtsson, J., Ahnström, J. & Weibull, A.-C. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance : A meta-analysis : Organic agriculture, biodiversity and abundance. *J. Appl. Ecol.* **42**, 261–269 (2005). [Google Scholar](#)
11. Abbott, L. K. & Manning, D. A. C. Soil health and related ecosystem services in organic agriculture. *Sustain. Agric. Res.* **4**, 116 (2015). [Google Scholar](#)
12. de Graaff, M.-A., Hornslein, N., Throop, H. L., Kardol, P. & van Diepen, L. T. A. Effects of agricultural intensification on soil biodiversity and implications for ecosystem functioning : A meta-analysis. in *Advances in Agronomy* vol. 155 1–44 (Elsevier, 2019).
13. Peters, M. K. *et al.* Climate–land-use interactions shape tropical mountain biodiversity and ecosystem functions. *Nature* **568**, 88–92 (2019). [ADS CAS PubMed Google Scholar](#)
14. Pokhrel, Y. *et al.* Global terrestrial water storage and drought severity under climate change. *Nat. Clim. Change* **11**, 226–233 (2021). [ADS Google Scholar](#)
15. Iglesias, A. & Garrote, L. Adaptation strategies for agricultural water management under climate change in Europe. *Agric. Water Manage.* **155**, 113–124 (2015). [Google Scholar](#)
16. Pörtner, H. O. *et al.* *IPBES-IPCC Co-sponsored Workshop Report Synopsis on Biodiversity and Climate Change*. <https://zenodo.org/record/4920414> (2021).
17. Blankinship, J. C., Niklaus, P. A. & Hungate, B. A. A meta-analysis of responses of soil biota to global change. *Oecologia* **165**, 553–565 (2011). [ADS PubMed Google Scholar](#)
18. Holmstrup, M. *et al.* Long-term and realistic global change manipulations had low impact on diversity of soil biota in temperate heathland. *Sci. Rep.* **7**, 41388 (2017). [ADS CAS PubMed PubMed Central Google Scholar](#)
19. Fry, E. L. *et al.* Soil multifunctionality and drought resistance are determined by plant structural traits in restoring grassland. *Ecology* **99**, 2260–2271 (2018). [PubMed Google Scholar](#)
20. Zhou, Z., Wang, C. & Luo, Y. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality. *Nat. Commun.* **11**, 3072 (2020). [ADS CAS PubMed PubMed Central Google Scholar](#)
21. Schimel, J. P. Life in dry soils : Effects of drought on soil microbial communities and processes. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **49**, 409–432 (2018). [Google Scholar](#)
22. Kundel, D. *et al.* Drought effects on nitrogen provisioning in different agricultural systems : Insights gained and lessons learned from a field experiment. *Nitrogen* **2**, 1–17 (2021). [Google Scholar](#)
23. Abbasi, A. O. *et al.* Reviews and syntheses : Soil responses to manipulated precipitation changes : An assessment of meta-analyses. *Biogeosciences* **17**, 3859–3873 (2020). [ADS CAS Google Scholar](#)
24. Webber, H. *et al.* Diverging importance of drought stress for maize and winter wheat in Europe. *Nat. Commun.* **9**, 4249 (2018). [ADS PubMed PubMed Central Google Scholar](#)
25. Gomez-Zavaglia, A., Mejuto, J. C. & Simal-Gandara, J. Mitigation of emerging implications of climate change on food production systems. *Food Res. Int.*

- 134, 109256 (2020). [CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
26. Yin, R. *et al.* Soil functional biodiversity and biological quality under threat : Intensive land use outweighs climate change. *Soil Biol. Biochem.* **147**, 107847 (2020). [CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
27. Rawls, W. J., Pachepsky, Y. A., Ritchie, J. C., Sobecki, T. M. & Bloodworth, H. Effect of soil organic carbon on soil water retention. *Geoderma* **116**, 61–76 (2003). [ADS](#) [CAS](#) [Google Scholar](#)
28. Lal, R. Soil health and carbon management. *Food Energy Secur.* **5**, 212–222 (2016). [Google Scholar](#)
29. Iizumi, T. & Wagai, R. Leveraging drought risk reduction for sustainable food, soil and climate via soil organic carbon sequestration. *Sci. Rep.* **9**, 19744 (2019). [ADS](#) [CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
30. Fließbach, A., Oberholzer, H.-R., Gunst, L. & Mäder, P. Soil organic matter and biological soil quality indicators after 21 years of organic and conventional farming. *Agric. Ecosyst. Environ.* **118**, 273–284 (2007). [Google Scholar](#)
31. Gattinger, A. *et al.* Enhanced top soil carbon stocks under organic farming. *PNAS* **109**, 18226–18231 (2012). [ADS](#) [CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
32. Schädler, M. *et al.* Investigating the consequences of climate change under different land-use regimes : A novel experimental infrastructure. *Ecosphere* **10**, e02635 (2019). [Google Scholar](#)
33. Birkhofer, K. *et al.* Ecosystem services : Current challenges and opportunities for ecological research. *Front. Ecol. Evol.* **2**, 87 (2015). [Google Scholar](#)
34. Birkhofer, K. *et al.* Relationships between multiple biodiversity components and ecosystem services along a landscape complexity gradient. *Biol. Cons.* **218**, 247–253 (2018). [Google Scholar](#)
35. Chabert, A. & Sarthou, J.-P. Conservation agriculture as a promising trade-off between conventional and organic agriculture in bundling ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* **292**, 106815 (2020). [CAS](#) [Google Scholar](#)
36. Felipe-Lucia, M. R. *et al.* Land-use intensity alters networks between biodiversity, ecosystem functions, and services. *PNAS* **117**, 28140–28149 (2020). [CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
37. Lori, M., Symnaczyk, S., Mäder, P., De Deyn, G. & Gattinger, A. Organic farming enhances soil microbial abundance and activity : A meta-analysis and meta-regression. *PLoS ONE* **12**, e0180442 (2017). [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
38. Kundel, D. *et al.* Effects of simulated drought on biological soil quality, microbial diversity and yields under long-term conventional and organic agriculture. *FEMS Microbiol. Ecol.* **96**, f1aa205 (2020). [CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
39. Chen, Q.-L. *et al.* Rare microbial taxa as the major drivers of ecosystem multifunctionality in long-term fertilized soils. *Soil Biol. Biochem.* **141**, 107686 (2020). [CAS](#) [Google Scholar](#)
40. Garland, G. *et al.* Crop cover is more important than rotational diversity for soil multifunctionality and cereal yields in European cropping systems. *Nat. Food* **2**, 28–37 (2021). [Google Scholar](#)
41. Tamburini, G. *et al.* Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield. *Sci. Adv.* **6**, eaba1715 (2020). [ADS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
42. Vazquez, C., de Goede, R. G. M., Rutgers, M., de Koeijer, T. J. & Creamer, R. E. Assessing multifunctionality of agricultural soils : Reducing the biodiversity trade-off. *Eur. J. Soil. Sci.* **72**, 1624–1639 (2020). [Google Scholar](#)
43. Zwetsloot, M. J. *et al.* Soil multifunctionality : Synergies and trade-offs across European climatic zones and land uses. *Eur. J. Soil. Sci.* **72**, 1640–1654 (2020). [Google Scholar](#)
44. Delgado-Baquerizo, M. *et al.* Soil microbial communities drive the resistance of ecosystem multifunctionality to global change in drylands across the globe. *Ecol. Lett.* **20**, 1295–1305 (2017). [PubMed](#) [Google Scholar](#)
45. Bardgett, R. D. & Caruso, T. Soil microbial community responses to climate extremes : Resistance, resilience and transitions to alternative states. *Phil. Trans. R. Soc. B* **375**, 20190112 (2020). [CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
46. Meyer, S., Kundel, D., Birkhofer, K., Fließbach, A. & Scheu, S. Soil microarthropods respond differently to simulated drought in organic and conventional farming systems. *Ecol. Evol.* **11**, 10369–10380 (2021). [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
47. De Smedt, P. *et al.* Linking macrodetritivore distribution to desiccation resistance in small forest fragments embedded in agricultural landscapes in Europe. *Landscape Ecol.* **33**, 407–421 (2018). [Google Scholar](#)
48. Liu, W. P. A., Phillips, L. M., Terblanche, J. S., Janion-Scheepers, C. & Chown, S. L. An unusually diverse genus of Collembola in the Cape Floristic Region characterised by substantial desiccation tolerance. *Oecologia* **195**, 873–885 (2021). [ADS](#) [PubMed](#) [Google Scholar](#)
49. Birkhofer, K. *et al.* Long-term organic farming fosters below and aboveground biota : Implications for soil quality, biological control and productivity. *Soil Biol. Biochem.* **40**, 2297–2308 (2008). [CAS](#) [Google Scholar](#)
50. Mäder, P. Soil fertility and biodiversity in organic farming. *Science* **296**, 1694–1697 (2002). [ADS](#) [PubMed](#) [Google Scholar](#)
51. Birkhofer, K., Bezemer, T. M., Hedlund, K. & Setälä, H. Community composition of soil organisms under different wheat farming systems. in *Microbial Ecology in Sustainable Agroecosystems* 89–111 (CRC press Boca Raton, 2012).
52. Birkhofer, K. *et al.* Soil fauna feeding activity in temperate grassland soils increases with legume and grass species richness. *Soil Biol. Biochem.* **43**, 2200–2207 (2011). [CAS](#) [Google Scholar](#)

53. Siebert, J. *et al.* Extensive grassland-use sustains high levels of soil biological activity, but does not alleviate detrimental climate change effects. *Adv. Ecol. Res.* **60**, 25–58 (2019). [Google Scholar](#)
54. de Vries, F. T. *et al.* Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought. *Nat. Clim. Change* **2**, 276–280 (2012). [ADS](#) [Google Scholar](#)
55. Torode, M. D. *et al.* Altered precipitation impacts on above-and below-ground grassland invertebrates : Summer drought leads to outbreaks in spring. *Front. Plant Sci.* **7**, 1468 (2016). [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
56. Jonas, J. L., Wilson, G. W. T., White, P. M. & Joern, A. Consumption of mycorrhizal and saprophytic fungi by Collembola in grassland soils. *Soil Biol. Biochem.* **39**, 2594–2602 (2007). [CAS](#) [Google Scholar](#)
57. Susanti, W. I., Pollierer, M. M., Widyastuti, R., Scheu, S. & Potapov, A. Conversion of rainforest to oil palm and rubber plantations alters energy channels in soil food webs. *Ecol. Evol.* **9**, 9027–9039 (2019). [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
58. Seres, A. *et al.* Collembola decrease the nitrogen uptake of maize through arbuscular mycorrhiza. *Ekol* **28**, 242–247 (2009). [Google Scholar](#)
59. Bender, S. F. & van der Heijden, M. G. A. Soil biota enhance agricultural sustainability by improving crop yield, nutrient uptake and reducing nitrogen leaching losses. *J. Appl. Ecol.* **52**, 228–239 (2015). [CAS](#) [Google Scholar](#)
60. Carson, J. K. *et al.* Low pore connectivity increases bacterial diversity in soil. *Appl. Environ. Microbiol.* **76**, 3936–3942 (2010). [ADS](#) [CAS](#) [PubMed](#) [PubMed Central](#) [Google Scholar](#)
61. Krause, H.-M., Fliessbach, A., Mayer, J. & Mäder, P. Implementation and management of the DOK long-term system comparison trial. in *Long-Term Farming Systems Research* 37–51, (Elsevier, 2020).
62. Richner, W. *et al.* Grundlagen für die Düngung landwirtschaftlicher Kulturen in der Schweiz (GRUD 2017). *Agrarforschung Schweiz* **8**, 47–66 (2017). [Google Scholar](#)
63. Kundel, D. *et al.* Design and manual to construct rainout-shelters for climate change experiments in agroecosystems. *Front. Environ. Sci.* **6**, 14 (2018). [Google Scholar](#)
64. Garland, G. *et al.* A closer look at the functions behind ecosystem multifunctionality : A review. *J. Ecol.* **109**, 600–613 (2021). [Google Scholar](#)
65. Anderson, M. J. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). in *Wiley StatsRef : Statistics Reference Online* 1–15.
66. Fletcher, D. J. & Underwood, A. J. How to cope with negative estimates of components of variance in ecological field studies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **273**, 89–95 (2002). [Google Scholar](#)
67. Ho, J., Tumkaya, T., Aryal, S., Choi, H. & Claridge-Chang, A. Moving beyond P values : data analysis with estimation graphics. *Nat. Methods* **16**, 565–566 (2019). [CAS](#) [PubMed](#) [Google Scholar](#)
68. R Core Team. R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>.
69. Revell, L. J. phytools : An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.* **3**, 217–223 (2012). [Google Scholar](#)

[Lien vers les références](#)

Remerciements

Nous remercions les éditeurs et deux réviseurs anonymes pour leurs précieux commentaires sur le manuscrit. Cette recherche a été financée dans le cadre de l'appel à propositions de recherche 2015-2016 BiodivERsA COFUND, avec les financeurs nationaux que sont le Conseil estonien de la recherche (ETAG), la Fondation allemande pour la recherche (DFG), le ministère de l'Économie et de la Compétitivité (MINECO), le Conseil suédois de la recherche (Formas) et le Fonds national suisse de la recherche scientifique (FNS). L'essai DOK est financé par l'Office fédéral de l'agriculture (OFAG).

Financement

Financement de l'Open Access permis et organisé par Projekt DEAL.

Informations sur les auteurs

Auteurs et affiliations

Klaus Birkhofer : Département d'écologie, Université de technologie de Brandenburg Cottbus-Senftenberg, Konrad-Wachsmann-Allee 6, 03046, Cottbus, Allemagne

Andreas Fliessbach & Dominika Kundel : Département des sciences du sol, Institut de recherche de l'agriculture biologique (FiBL), 5070, Frick, Suisse

María Pilar Gavín-Centol & Jordi Moya Laraño : Estación Experimental de Zonas Áridas, EEZA-CSIC, 04120, Almería, Espagne

Katarina Hedlund, María Ingimarsdóttir, Helene Bracht Jørgensen & Katja Kozjek : Département de biologie, Université de Lund, 22362, Lund, Suède

Svenja Meyer & Stefan Scheu : Institut de zoologie et d'anthropologie J.F. Blumenbach, Écologie animale, Université de Göttingen, 37073, Göttingen, Allemagne

Marta Montserrat & Diego Serrano-Carnero : Instituto de Hortofruticultura Subtropical y Mediterránea « La Mayora » – Universidad de Málaga – Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Málaga, Espagne

Sara Sánchez Moreno : Département de l'environnement et de l'agronomie, Centre national de recherche et de technologie agricole et alimentaire, Madrid, Espagne

Stefan Scheu : Centre de la biodiversité et de l'utilisation durable des terres, Université de Göttingen, 37077, Göttingen, Allemagne

Jaak Truu : Institut de biologie moléculaire et cellulaire, Université de Tartu, 51010, Tartu, Estonie

Dominika Kundel : Institut Max Planck du comportement animal, 78315, Radolfzell, Allemagne

Dominika Kundel : Département de biologie, Université de Konstanz, 78464, Konstanz, Allemagne

Auteur correspondant

La correspondance et les demandes de données doivent être adressées à [Klaus Birkhofer](mailto:klaus.birkhofer@tu-cottbus.de) ✉

Contributions

K.B., A.F., K.H., J.M., J.T., S.S. et D.K. ont apporté des contributions substantielles à la conception et au design de l'étude. A.F., P.G., M.I., H.J., K.K., S.M., M.M., S.S.M., J.M., D.S., J.T. et D.K. ont contribué de manière substantielle à l'acquisition des données. K.B., J.M. et D.K. ont apporté des contributions substantielles à l'analyse des données. Tous les auteurs ont participé à la rédaction du manuscrit et l'ont révisé de manière critique pour en dégager un contenu intellectuel important.

Conflits d'intérêts

Les auteurs ne déclarent aucun conflit d'intérêt.

À propos de cet article

Citer cet article

Birkhofer, K., Fliessbach, A., Gavín-Centol, M.P. et al. Conventional agriculture and not drought alters relationships between soil biota and functions. *Sci Rep* 11, 23975 (2021).

<https://doi.org/10.1038/s41598-021-03276-x>

Note de l'éditeur

Springer Nature reste neutre en ce qui concerne les revendications juridictionnelles dans les cartes publiées et les affiliations institutionnelles.

Dates

Reçue : 03 septembre 2021 ; Accepté : 22 novembre 2021 ; Publication originale : 14 décembre 2021

DOI

<https://doi.org/10.1038/s41598-021-03276-x>

Mot clés

Agroécologie ; Biodiversité ; Écologie du changement climatique ; Services écosystémiques

Droits et autorisations

Accès libre

Cet article est soumis à une licence internationale Creative Commons Attribution 4.0, qui autorise l'utilisation, le partage, l'adaptation, la distribution et la reproduction sur n'importe quel support ou dans n'importe quel format, à condition de créditer de manière appropriée le ou les auteurs originaux et la source, de fournir un lien vers la licence Creative Commons et d'indiquer si des modifications ont été apportées. Les images ou tout autre matériel tiers figurant dans cet article sont inclus dans la licence Creative Commons de l'article, sauf indication contraire dans une ligne de crédit vers le matériel. Si le matériel n'est pas inclus dans la licence Creative Commons de l'article et que l'utilisation que vous souhaitez en faire n'est pas autorisée par la réglementation ou dépasse l'utilisation autorisée, vous devrez obtenir l'autorisation directement auprès du détenteur des droits d'auteur. Pour consulter une copie de cette licence, visitez le site <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.fr>.

© Les auteurs 2021