



HAL
open science

Relations entre modes de gestion des agroécosystèmes et biodiversité fonctionnelle des sols

Isabelle Bertrand, Marie Sauvadet, Esther Guillot, Camille d'Hervilly, Claude Plassard, Elisa Taschen, Claire Marsden, Mickael Hedde

► To cite this version:

Isabelle Bertrand, Marie Sauvadet, Esther Guillot, Camille d'Hervilly, Claude Plassard, et al.. Relations entre modes de gestion des agroécosystèmes et biodiversité fonctionnelle des sols. *Innovations Agronomiques*, 2019, 75, pp.107-124. 10.15454/h14c8y . hal-02392201

HAL Id: hal-02392201

<https://hal.science/hal-02392201>

Submitted on 3 Dec 2019

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Relations entre modes de gestion des agroécosystèmes et biodiversité fonctionnelle des sols

Bertrand I.¹, Sauvadet M.¹, Guillot E.¹, D'hervilly C.¹, Plassard C.¹, Taschen E.¹, Marsden C.¹, Hedde M.¹

¹ Eco&Sols, Univ Montpellier, INRA, CIRAD, IRD, Montpellier SupAgro - 2, Place Pierre Viala, F-34060 Montpellier

Correspondance : Isabelle.bertrand@inra.fr

Résumé

Notre contexte économique, environnemental et sociétal actuel nous incite à considérer, dans le cadre de la transition agroécologique, des pratiques agricoles limitant l'usage d'intrants de synthèse et favorisant la biodiversité planifiée dans les agroécosystèmes. Ces pratiques mobilisent certains services écosystémiques réalisés par la biocénose du sol. Dans cette communication, nous présentons les principales composantes de la biocénose du sol et certains services écosystémiques associés. Nous abordons ensuite les impacts des principales pratiques culturales (labour, fertilisation) et des modes de gestion des terres alternatifs. Nous concluons sur l'importance de la préservation de la biodiversité des sols sur la fertilité des agroécosystèmes, et suggérons des pratiques clés d'amélioration telles que l'augmentation de la diversité végétale dans les systèmes de culture.

Mots-clés : Microorganismes, Mycorhizes, Faune, Travail du sol, Fertilisation, Cultures associées, Agroforesterie.

Abstract: Relationships between agroecosystems management practices and functional soil biodiversity

The current economic, environmental and social context encourages a transition to agroecological practices that limit the use of synthetic inputs and enhance planned biodiversity in agroecosystems. Such practices mobilize a number of ecosystem services provided by soil organisms. This communication presents the principal components of the soil biota and associated ecosystem services. The impacts of the main soil management practices (tillage, fertilization) and of alternative systems are then described. In conclusion we stress the importance of soil biodiversity conservation for agroecosystem fertility and functioning, and suggest a few key improvements such as increasing plant diversity in agricultural systems.

Keywords: Microorganism, Mycorrhiza, Soil fauna, Soil tillage, Fertilization, Associated crops, Agroforestry.

1. La biodiversité fonctionnelle des sols

Les sols fournissent de nombreux services écosystémiques fondamentaux pour notre société, dont la production de matières premières alimentaires ou une contribution à la régulation du climat (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). La plupart de ces services sont réalisés par les communautés d'organismes du sol qui présentent une diversité taxonomique et fonctionnelle considérable (Coleman

et Wall, 2014). Cette diversité rend complexe l'identification, et plus encore la quantification, des relations existant entre la biocénose du sol et les services écosystémiques. La connaissance de ces interactions est pourtant nécessaire pour mieux appréhender les diminutions de la biodiversité et de la qualité des sols faisant suite à l'intensification des gestions des terres (de Vries et al., 2013 ; Tsiafouli et al., 2014).

1.1 Les principales composantes de la biodiversité du sol

La biodiversité du sol représente environ 25% de la biodiversité mondiale (Decaëns, 2010) mais est constituée par les organismes terrestres les moins bien connus. En moyenne, 1 g de sol contient 50-100 espèces de protistes, un nombre équivalent d'espèces de champignons, 30-80 espèces d'invertébrés (Adl et Gupta, 2006), et les bactéries sont estimées à des densités de 20 000 - 40 000 espèces par g de sol (Tiedje, 1995) (Figure 1).

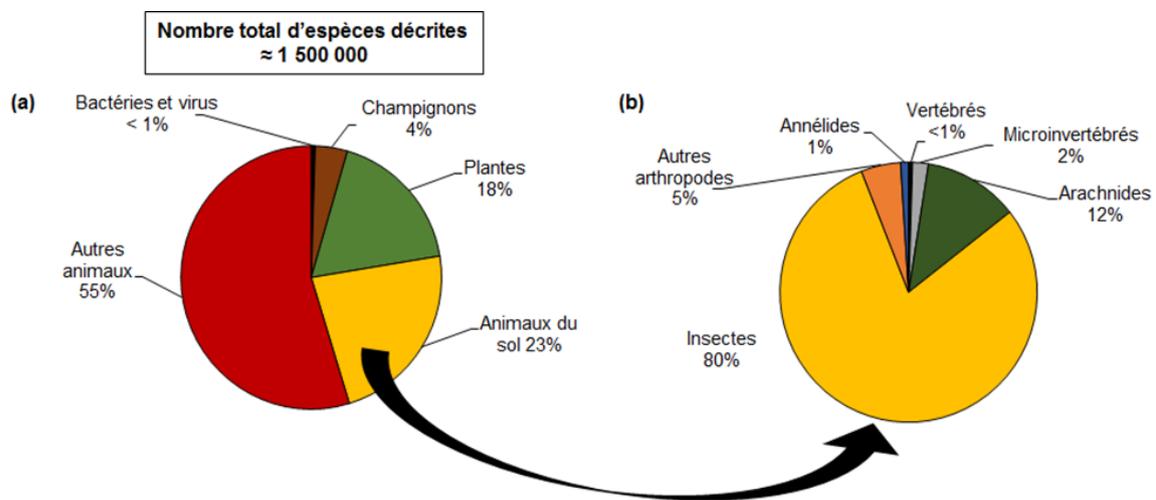


Figure 1 : Principales composantes de la biodiversité mondiale (a) et importance relative des principaux taxons au sein de la faune du sol (b). Extrait de Decaëns et al. (2006).

Parmi cette diversité, les microorganismes effectuent la majorité des transformations chimiques des matières organiques du sol et des litières (Ekschmitt et al., 2008) en raison de leur capacité à produire des enzymes extracellulaires nécessaires à ces processus (Recous et al., 2017). Les microorganismes sont également les seuls organismes à réaliser certaines étapes clés du cycle de l'azote telle que la fixation de l'azote atmosphérique sous forme d'ammonium, régissant la disponibilité de cet élément pour la croissance des plantes. Les microorganismes se situent dans la porosité du sol mais peuvent également être associés aux racines des plantes et former avec elles des symbioses. On distingue deux grands types de symbiose fixatrice d'azote : d'une part, rhizobienne (entre légumineuses et bactéries de l'ordre des Rhizobiales) ou actinorhizienne (entre non légumineuses et bactéries de genre *Frankia*) (Duhoux et al., 1996) ; ces symbioses reposent sur la pénétration des bactéries dans les racines via les poils racinaires, formant ainsi des nodosités qui résultent de la différenciation des tissus végétaux abritant les bactéries (Duhoux et al., 1996 ; Franche et al., 2009) ; d'autre part, 90% des espèces végétales peuvent former avec des champignons de nouveaux organes mixtes, les mycorhizes. Dans cette association, les champignons mycorhiziens bénéficient des produits de l'activité photosynthétique des plantes, et augmentent en contrepartie le volume de sol exploré et la quantité d'eau et de nutriments accessibles par les plantes (e.g. Smith et Read, 2008). A titre d'exemple, la croissance des hyphes des champignons endomycorhiziens peut représenter jusqu'à 1 m de filament fongique par mm de longueur de racine (Allen, 2007). Le faible diamètre des hyphes (10 µm en

moyenne) permet l'exploration de la microporosité par les champignons mycorhiziens, inaccessible aux racines fines (1 à 2 mm de diamètre). Les plantes d'intérêt agronomique forment exclusivement des symbioses avec les champignons endomycorhiziens à arbuscules appartenant à la division des Glomeromycota. Cependant, il faut aussi noter que quelques familles de plantes ne forment pas d'association mycorhizienne, comme les Brassicacées (choux, colza et moutardes, pour les espèces d'intérêt agronomique) et les Chénopodiacées (betterave).

La faune du sol présente une forte diversité fonctionnelle, qui peut être reliée à la morphologie, la physiologie et au régime trophique des organismes. La taille conditionne le domaine spatial des animaux du sol (Heal et Dighton, 1986 ; Anderson, 1988). La microfaune, dont la taille est inférieure à 200 µm (nématodes, protozoaires), est limitée aux films d'eau adsorbés aux particules de sol, tandis que la mésofaune, de taille comprise entre 200 µm et 2 mm (acariens, collembolés...) colonise le système poral du sol. Seule la macrofaune, de taille supérieure à 2 mm (vers de terre, diplopodes...), est suffisamment grande pour passer outre les barrières physiques des sols. Combiné au domaine spatial, le régime trophique de la faune détermine en grande partie ses fonctions ; on distingue ainsi les microbivores, qui en consommant les microorganismes régulent leurs populations et activités dans le sol, les détritivores, qui se nourrissent de litière et autres matières organiques mortes et participent aux processus de décomposition dans le sol, et les zoophages qui consomment la faune vivante du sol, et régulent de ce fait leurs populations. Enfin, les phytophages se nourrissent de plantes vivantes et peuvent avoir des impacts négatifs sur la végétation dans le cas d'écosystèmes simplifiés tels que les agroécosystèmes.

1.2 Quels services écosystémiques rendus par les organismes des sols agricoles ?

La biocénose du sol se nourrit essentiellement du carbone (C) issu des plantes ou de la consommation des organismes du sol. Le C des plantes est soit directement issu de la photosynthèse, soit de la dégradation des résidus de cultures, des racines laissées après récolte, et des exsudats racinaires. La biomasse végétale vivante ou en décomposition constitue donc la principale ressource trophique. C'est pourquoi les principaux services écosystémiques rendus par la biocénose du sol relèvent essentiellement de services de régulation avec en particulier le recyclage (de déchets ou de litières), les flux de nutriments, le stockage de carbone, la régulation des maladies et des bioagresseurs, et le maintien des habitats de la biodiversité. Les organismes du sol peuvent aussi contribuer aux services d'approvisionnement lorsqu'ils sont utilisés dans un cadre de biotechnologie. Dans cette communication, nous nous intéresserons aux trois services suivants.

1.2.1 Le recyclage des matières organiques

La décomposition des matières organiques dans le sol est un processus essentiellement biotique (Lavelle et al., 1993) dans lequel intervient la quasi-totalité de la biocénose du sol. Les microorganismes réalisent la majorité de la dégradation chimique des matières organiques par le biais de la synthèse d'enzymes extracellulaires, tandis que la faune détritivore réalise le fractionnement physique de la matière organique par sa consommation. En particulier, les ingénieurs de l'écosystème tels que les vers de terre réalisent un brassage entre la matière organique et minérale du sol, améliorant la colonisation de la matière organique par les microorganismes (Lavelle et al., 1997). Enfin, les microbivores stimulent l'activité microbienne par la prédation, qui augmente le turn-over des microorganismes et sélectionne les souches les plus compétitives (A'Bear et al., 2014 ; Trap et al., 2016).

1.2.2 La régulation de la disponibilité en nutriments pour les plantes

La biodisponibilité en nutriments des plantes est augmentée par les associations symbiotiques avec les microorganismes du sol. La fixation symbiotique de l'azote réalisée par les cultures de légumineuses

est loin d'être négligeable en termes agronomiques car elle fournit de 35 à 46 Tg N/an par rapport aux 100 Tg N des engrais azotés fabriqués chaque année (Jensen et al., 2012). On peut donc estimer qu'elle fournit au moins de l'ordre de 30% de l'azote des cultures à l'échelle mondiale. La symbiose mycorhizienne améliore fortement l'absorption des ions minéraux présents dans la solution du sol, en particulier les ions orthophosphates (H_2PO_4^- et HPO_4^{2-}) (notés Pi) libres, qui sont les seules formes de P absorbées par les êtres vivants. Ainsi, quelle que soit la richesse en P total d'un sol, seule une infime fraction de ce P est disponible pour les organismes vivants lors de leur cycle de développement. De par leur taille et leur croissance, les hyphes des champignons mycorhiziens ont accès à des sources de Pi non disponibles pour les racines, explorant au-delà de la zone de déplétion en P qui se forme rapidement autour des racines. Favoriser la croissance des hyphes dans le sol est ainsi primordial car le prélèvement du P par la plante repose principalement sur l'exploration du sol par les hyphes (Sawers et al., 2017) plutôt que des racines. D'autre part, les organismes décomposeurs des matières organiques ont également un effet direct sur la disponibilité des nutriments dans le sol. Les microorganismes décomposeurs présentent des exigences nutritives contrastées ; par exemple, les bactéries (ratio C/N \approx 5), ont des besoins en azote plus élevés que les champignons (ratio C/N \approx 10) pour se développer (de Boer et al., 2005). Ces différences vont conditionner la quantité de nutriments assimilés dans la biomasse microbienne ou excrétés dans le sol. De plus, la consommation des microorganismes par les microbivores rend disponible une fraction de nutriments qui serait autrement immobilisée dans la biomasse microbienne (Ferris et al., 1998 ; Bardgett et Chan, 1999 ; Cortez et al., 2000 ; Trap et al., 2016).

1.2.3 La structuration du sol et la séquestration du C dans les sols

Les ingénieurs de l'écosystème, qu'il s'agisse de la macrofaune endogée ou des racines, sont connus pour accroître la porosité et la perméabilité du sol lors de la création de galeries (Lavelle et al., 1997 ; Bertrand et al., 2015), ce qui favorise la circulation de l'eau dans les sols et limite le ruissellement et l'érosion. En parallèle, chaque organisme vivant agit à son niveau sur la structuration du sol par la formation d'agrégats : les produits microbiens et les hyphes fongiques renforcent la stabilité des agrégats (Beare et al., 1995), la faune sécrète du mucus et forme des boulettes fécales stables (Vannier et Kilbertus, 1981) ou stimule la création d'hyphes par prédation (Siddiky et al., 2012), les vers de terre mélangent intimement la matière organique aux particules minérales du sol lors de leur ingestion (Bossuyt et al., 2005). L'augmentation de l'agrégation du sol favorise la séquestration du C dans les sols (diminution de l'accessibilité des matières organiques à la dégradation) (Brown et al., 2000 ; Bossuyt et al., 2004 ; Coq et al., 2007). D'autre part, il est désormais admis que la régulation biologique de la décomposition du C dans les sols, et plus particulièrement son assimilation dans la biomasse microbienne est critique pour la séquestration du C dans les sols (Creamer et al., 2016 ; Sauvadet et al., 2018).

1.3 Effets des changements de biodiversité sur le fonctionnement du sol

Bien que l'importance de la biocénose du sol sur la réalisation des services écosystémiques soit admise depuis longtemps, l'altération des fonctions du sol reste difficile à attribuer à un indicateur de communauté spécifique. L'importance même de la composition de la biocénose du sol reste débattue pour la réalisation des fonctions du sol (Strickland et al., 2009). Selon Coleman et Whitman (2005), les fonctions peu spécifiques telles que les flux de C minéralisés ne sont que peu impactées par les changements de composition de la biocénose (redondance fonctionnelle), au contraire des fonctions plus spécifiques telles que la dénitrification (dissimilarité fonctionnelle). Les fonctions peu spécifiques pouvant être réalisées par une large gamme d'organismes, la probabilité qu'une altération de composition de la biocénose du sol diminue la performance de ces fonctions est ainsi réduite. Sur la base de ce raisonnement, une biodiversité plus élevée augmente la probabilité de la présence des organismes réalisant des fonctions plus spécifiques (Nielsen et al., 2011) mais n'est pas toujours reliée

à un meilleur fonctionnement des sols. Par exemple, Heemsbergen et al. (2004) ont montré expérimentalement que le nombre d'espèces de macrofaune détritivore importait beaucoup moins que la composition fonctionnelle de l'assemblage de faune sur les processus de décomposition. La notion de diversité fonctionnelle, qui étudie les individus en fonction de leur rôle plutôt que de leur identité taxonomique, semble ainsi plus prometteuse pour comprendre le fonctionnement de l'écosystème (Petchey et Gaston, 2006). La diversité fonctionnelle peut être simplifiée en considérant les groupes fonctionnels, plus faciles à relier à certaines fonctions des sols (nitrification, bioturbation etc...). Enfin, les interactions basées sur les liens de consommations sont visualisées grâce aux études à l'échelle du réseau trophique, qui se sont avérées prometteuses pour améliorer notre compréhension du fonctionnement biogéochimique des sols (de Vries et al., 2013 ; Creamer et al., 2016 ; Morriën et al., 2017).

2. L'agriculture impacte le fonctionnement biologique des sols

Les modes de gestion des terres incluent les successions culturales, le choix des assolements et contribue ainsi à gérer la biodiversité végétale planifiée au sein des agroécosystèmes. Ces modes de gestion impactent aussi la quantité de résidus (exportation de biomasse plus ou moins importante lors des récoltes). Les pratiques culturales quant à elles, impactent la disponibilité des éléments nutritifs dans les sols, via l'apport de fertilisants par exemple, mais aussi en influant sur la localisation des résidus de culture (gestion du travail du sol).

2.1 Effet du travail du sol

La pratique du labour fait l'objet de débats passionnés depuis des décennies. Comme les hyphes jouent un rôle prépondérant dans l'exploration du sol pour les nutriments tels le P, on peut s'attendre à ce que l'effet positif de la mycorhization soit moins perturbé par des pratiques de non labour par rapport au labour. C'est ce qui a été observé à l'issue d'expérimentations au champ, malheureusement très peu nombreuses (Ryan et Graham, 2018). Le labour a aussi tendance à diminuer la diversité des communautés endomycorhiziennes mais cette diminution semble transitoire ; le retour à des pratiques plus légères (charrue à disques) permet de retrouver en une ou deux années un taux de colonisation des racines et une diversité proche de celle trouvée dans des parcelles voisines non travaillées (Lekberg et Koide, 2005). Le non labour présente ainsi des effets positifs ou nuls sur les différentes composantes de la biocénose du sol, cependant l'amplitude de ces effets varient selon les organismes (van Capelle et al., 2012). Ainsi, les organismes de taille plus élevée tels que les vers de terre semblent généralement plus impactés par le labour que les organismes vivant au sein de la porosité du sol (Wardle, 1995 ; Klavdivkov, 2001 ; Reeleder et al., 2006).

Les vers de terre sont tués ou blessés lors du passage de l'outil dans le sol, et sont indirectement impactés par la modification des propriétés structurales et la porosité du sol par le labour (Roger-Estrade et al., 2010). De plus, la profondeur du travail du sol détermine la répartition des résidus de culture au sein du profil ; un labour profond enfouira les résidus de culture de manière homogène sur 30-40 cm, tandis que le travail superficiel concentrera la même quantité de résidus sur les 10-15 premiers centimètres de sol, enrichissant la couche la plus superficielle du sol en matières organiques au détriment de la couche plus profonde. La réduction ou la suppression du travail du sol favorise le développement des vers de terre épigés (et dans une moindre mesure anéciques), qui se nourrissent des résidus végétaux à la surface du sol (Peigné et al., 2007 ; Henneron et al., 2015). Ces mêmes facteurs impactent également la mésofaune, bien que ses réponses soient plus variables que pour les vers de terre (Klavdivko, 2001 ; Wardle, 1995 ; van Capelle et al., 2012). On observe néanmoins un effet positif de la réduction du travail du sol sur la densité et la richesse de la mésofaune (Cortet et al., 2002 ; Petersen, 2002 ; Coulibaly et al., 2017). La microfaune du sol (protozoaires et nématodes) est quant à

elle principalement composée de microbivores et de ses prédateurs, et suit généralement les tendances de réponse des microorganismes au travail du sol (Treonis et al., 2010 ; Henneron et al., 2015). La concentration des résidus de culture dans les premiers centimètres du sol en cas de réduction du travail du sol entraîne une augmentation de la biomasse microbienne et de son activité sur cette couche (Helgason et al., 2009 ; Autret et al., 2016 ; Coudrain et al., 2016). Cette augmentation de biomasse s'accompagne d'un changement de structure de communautés, avec un accroissement des taxons microbiens dits « copiotrophes » (Pascual et al., 2010 ; Henneron et al., 2015 ; Sauvadet et al., 2018), favorisés par l'accroissement de la disponibilité de leur ressource trophique (Ho et al., 2017).

Les conséquences fonctionnelles de ces changements se traduisent notamment par une meilleure porosité et structure du sol (Peigné et al., 2007). La diminution du turn-over des macro-agrégats dans le sol contribue significativement à l'accumulation de C (Six et al., 2000) malgré une activité microbienne accrue dans les premiers centimètres du sol (Govaerts et al., 2007 ; Autret et al., 2016). Sauvadet et al. (2018) ont observé que la réduction du travail du sol entraînait un feedback positif d'accumulation de C dans les premiers centimètres du sol en réduisant les pertes de C par « priming effect » et en augmentant la proportion de C des résidus de culture incorporés dans la biomasse microbienne. Il faut toutefois noter que si les effets de la réduction du travail du sol sont principalement positifs sur les 10 premiers centimètres, ces effets dans les couches plus profondes du sol sont bien moindres pour les teneurs en C (Angers et Eriksen-Hamel, 2008) et l'abondance de la biocénose du sol (Petersen, 2002 ; Treonis et al., 2010).

2.2 Effets de la fertilisation organique ou minérale

Des études récentes démontrent que l'apport répété de matières organiques exogènes augmente significativement la biodiversité ainsi que les activités biologiques et les propriétés physiques (telle la stabilité des agrégats) des sols agricoles (Obriot et al., 2016). Cependant l'intensité des effets dépend de la nature des matières organiques apportées. Par exemple, une comparaison de 14 ans d'applications de trois types de compost urbains et un fumier montre qu'un bio-compost est plus efficace pour augmenter la fertilité des sols mais aussi certains contaminants alors qu'un fumier de ferme améliore les propriétés biologiques et la biodiversité du sol étudié (Obriot et al. 2016). Il faut aussi noter que, pour des rendements similaires, la qualité des grains produits avec ajout de matières organiques exogènes est inférieure à celle des grains produits en présence d'engrais minéraux. Une analyse regroupant plusieurs essais de long terme en Europe et en Chine démontre aussi l'effet positif d'ajout de matière organiques sur l'abondance des vers de terre et une amélioration conjointe des propriétés physiques des sols (Bai et al., 2018). En revanche, l'effet de la fertilisation qu'elle soit minérale ou organique est moins marquée pour les communautés microbiennes et difficile à dissocier d'effets indirects tel une production plus importante et un retour de biomasse au sol augmenté. Certaines études montrent cependant que la fertilisation minérale azoté modifie la structure des communautés bactériennes et fongiques dans les sols mais aussi ses fonctionnalités avec une diminution de la biomasse microbienne et de son activité de respiration (Fierer et al., 2009 ; Ramirez et al., 2012).

Concernant les communautés endomycorhiziennes, il est clair que le facteur fertilisation – surtout P – joue un rôle défavorable sur l'efficacité de la mycorhization, en diminuant le taux de colonisation des racines. Cette diminution a été démontrée de nombreuses fois, essentiellement par des expérimentations contrôlées d'inoculation d'une souche fongique connue (Martin-Robles et al., 2018). Les études au champ sont plus rares et révèlent souvent une diminution mais surtout un changement de diversité endomycorhiziennes avec la fertilisation, comme ce qui a été montré sur du Soja cultivé au champ (Cheng et al., 2013). Le Soja a été cultivé sur des parcelles ayant reçu soit une fertilisation longue durée avec NPK (P Olsen de 284 mg/kg sol), PK (P Olsen de 348 mg/kg sol) ou pas de fertilisation P (P Olsen de 22 mg/kg sol). La diversité des espèces fongiques dans les racines a été

mesurée par amplification spécifique de l'ADN et les résultats montrent une légère augmentation de la diversité liée à l'absence de la fertilisation P mais une composition en espèce très différente. Ces résultats indiquent que la fertilisation impacte la composition de la communauté fongique, favorisant des espèces capables de coloniser les racines même avec une teneur en P du sol très élevée. De fait, des travaux avancent que les espèces fongiques qui tolèrent ces niveaux élevés de P ne sont plus efficaces dans le transfert de P à la plante-hôte, et détourneraient les sucres de la plante-hôte à leur profit (Verbruggen et al., 2012). Toutefois, la sélection de ce comportement négatif de certaines espèces endomycorhiziennes (par ex. *Rhizophagus irregularis*) par la fertilisation en P est encore à établir (Ryan et Graham, 2018).

3. Les modes de gestion des terres impactent le fonctionnement biologique des sols.

3.1 Agriculture Biologique versus production conventionnelle

Les sols cultivés en agriculture biologique (AB) présentent des augmentations de teneurs en carbone organique, de biomasse microbienne et d'activités enzymatiques plus ou moins marquées par rapport à la conduite conventionnelle (Schjønning et al., 2002) et ce, en fonction de la nature des sols. Un facteur à prendre en compte pour expliquer ces différences est l'absence d'apport de pesticides en AB, qui affecte les organismes du sol, des microorganismes (Domsch et al., 1983 ; Ekelund, 1999) jusqu'à la macrofaune (Hedde et al., 2015 ; Mazzia et al., 2015). Cependant l'effet des pesticides actuels est considéré comme réversible et les populations microbiennes touchées se rétablissent en quelques mois (Domsch et al., 1983). D'un autre côté, Pelosi et al. (2014) ont montré les effets négatifs des pesticides sur les lombriciens, depuis les échelles cellulaires jusqu'aux communautés. Toutefois, des différences peu marquées entre AB et conventionnel sont régulièrement reportées sur les lombriciens car la diminution de l'usage de pesticides en AB s'accompagne souvent de l'utilisation du travail du sol pour la gestion des adventices. L'effet de l'apport des pesticides sur l'activité biologique du sol est ainsi considéré par Dick (1992) comme négligeable par rapport à l'effet du labour, des rotations de culture et des amendements organiques. Les plus fortes teneurs en carbone microbien et total des sols en agriculture biologique seraient ainsi dues à des apports d'amendements organiques plus fréquents qu'en agriculture conventionnelle. Plusieurs auteurs ont ainsi démontré que des parcelles en conventionnel et en AB avec le même niveau de fertilisation organique ne différaient pas significativement en termes de teneur en carbone, de biomasse ou d'activités microbiennes (par exemple Fließbach et al., 2007 ; Leifeld et Fuhrer, 2010). L'effet de rotations culturales plus diversifiées (utilisation de légumineuses pour améliorer la teneur en azote des sols préférentielle en agriculture biologique) a toutefois été jugée comme non négligeable en plus de l'effet intrant organique par Schjønning et al (2002). Ainsi, les différences des caractéristiques biologiques des sols entre AB et conventionnelle sont très variables et peuvent ne pas être significatives en fonction de la conduite des parcelles comparées (effet dominant des apports organiques). Elles dépendent de la nature des sols. Un autre facteur à prendre en compte est la date de conversion des parcelles ; Friedel et Gabel (2001) ont déduit de leur étude que 9 ans d'agriculture biologique ne suffisent pas pour affecter significativement la biomasse microbienne du sol.

3.2 Cultures associées ou intraspécifiques

Dans les peuplements plurispécifiques, la complémentarité et la facilitation ont été identifiées comme les deux processus majeurs participant à l'amélioration des performances observées dans ces systèmes de cultures. Ces processus peuvent être directement liés aux différences physiologiques des espèces associées, (1) via la ségrégation de niche dans le temps ou dans l'espace, en accédant à des pools de nutriments différents et (2) en influençant positivement la croissance de l'autre plante, en

créant par exemple des conditions microclimatiques favorables ou en modifiant la disponibilité des nutriments (Justes et al., 2013). Indirectement, ces processus peuvent aussi être induits via l'action des plantes sur les organismes du sol, notamment les bactéries rhizosphériques. La structure et la diversité de ces communautés est spécifique à l'espèce de plante (Kowalchuk et al., 2002) et varie selon la phénologie (Houlden et al., 2008), sous l'influence notamment de la quantité et de la qualité des exsudats racinaires (Marschner et al., 2004 ; Dennis et al., 2010). Des études ont montré que l'association de cultures peut induire des changements dans les communautés microbiennes (Song et al., 2007 ; Li et al., 2010) ne résultant pas toujours d'un simple effet additif. Dans le cas d'une étude portant sur l'association de blé dur et pois, Taschen et al. (2017) ont observé une augmentation du phylum des *Actinobacteria* dans la rhizosphère des racines des deux plantes entremêlées. Ce phylum abrite des espèces de bactéries productrices de sidérophores (Palaniyandi et al., 2013), des enzymes capables de dégrader des composés récalcitrants telle la lignine (Větrovský et al., 2014) ou encore d'émettre des antibiotiques. Cependant, les changements des communautés bactériennes n'ont pas toujours un effet en termes de processus, du fait de la grande redondance fonctionnelle chez les bactéries. Néanmoins, certaines fonctions clés comme la première étape de nitrification (oxydation de l'ammonium) sont détenues par un groupe limité de taxons (Leininger et al., 2006), et une étude a montré l'effet positif des associations maïs/féverole et maïs/blé sur ces groupes de bactéries (Song et al., 2007).

Les champignons mycorhiziens participent aussi aux interactions entre plantes. Ces interactions peuvent être liées aux modifications de la densité et de la diversité de l'inoculum ou, plus directement, à la formation de réseaux mycorhiziens communs lorsque des plantes voisines sont colonisées par les mêmes champignons. Ces réseaux mycorhiziens peuvent faciliter l'installation de nouvelles plantules (van der Heijden 2004). Cependant, leur effet n'est pas toujours positif sur l'ensemble des plantes connectées, car il peut être fortement asymétrique. Les plantes investissent en carbone dans un réseau mycorhizien partagé, mais les règles régissant la rétribution des nutriments à chacune d'elles restent mal comprises. Alors que des expériences montrent que les nutriments P et N (Fellbaum et al., 2012) acquis par le réseau mycélien sont préférentiellement alloués à la plante la plus donneuse en C (Selosse et Rousset, 2011), d'autres études ont montré que la rétribution en nutriments peut être complètement indépendante de l'investissement initial en C et profiter à la plante voisine (Walder et al., 2015). Dans cette dernière étude, cette asymétrie pourrait aussi être qualifiée de facilitation, n'étant pas délétère pour la plante « donneuse ». Dans d'autres cas, la rupture de ces réseaux réduit la compétition entre plantes (Merrild et al., 2013). Des études indiquent que des transferts directs d'azote d'une légumineuse à une non-légumineuse sont possibles via les réseaux mycorhiziens (He et al., 2009), mais les études restent trop peu nombreuses pour pouvoir juger de l'importance de ces flux. Mieux comprendre ces interactions semble nécessaire pour définir des règles d'assemblage des associations de cultures.

La faune du sol peut fortement agir sur la physiologie, la croissance et in fine la production des cultures (Blouin et al., 2013). Les effets de ces organismes dépendent à la fois de l'espèce animale et de l'espèce végétale (Laossi et al., 2009). Par exemple, les légumineuses semblent être faiblement négativement impactées par l'activité des lombriciens (Eisenhauer et al., 2009). Ces effets différenciés des lombriciens sur les espèces végétales ont des répercussions sur les associations entre espèces cultivées. Coulis et al. (2014) ont montré qu'une espèce de ver de terre endogé (*Allolobophora chlorotica* Savigny 1826) supprime la compétition pour les nutriments entre du blé dur et du pois chiche, en augmentant la quantité de P inorganique disponible pour les plantes. Wang et al. (2003) ont aussi détecté l'intérêt de certaines associations de plantes avec des cultures d'ananas pour diminuer la pression des nématodes phytoparasites et augmenter la densité de nématodes bactérivores.

Bien que la plupart des études se concentrent sur la richesse en espèces, des études récentes ont montré que la diversité génétique au sein des espèces peut également influencer la productivité et la stabilité des écosystèmes (Cook-Patton et al., 2011 ; Prieto et al., 2015). De plus en plus d'études

montrent que dans les systèmes cultivés, la diversité intra spécifique peut avoir un effet positif sur la production, notamment en la stabilisant face aux aléas climatiques ou en limitant la dispersion des pathogènes (Barot et al., 2017). Quelques études montrent que la diversité génétique intra-spécifique a des effets sur les organismes du sol. En testant 86 lignées de mil perlé Ndour et al. (2017) ont montré que la diversité génétique a un effet significatif sur l'agrégation du sol rhizosphérique ainsi que sur la composition des communautés bactériennes. La dépendance mycorhizienne des plantes varie selon les génotypes (Sawers et al., 2008), avec par exemple certaines variétés de maïs qui stimulent particulièrement le développement des hyphes mycorhiziens dans le sol (Sawers et al., 2017). La diversité des litières issues de cultures mono spécifique, notamment de blé, semble aussi avoir des effets sur la structure des populations de vers de terre (Chassé et al., 2019). Cependant, les études de l'effet de la diversité intra-spécifique sur la biodiversité fonctionnelle du sol restent encore trop peu nombreuses.

3.3 L'agroforesterie

L'agroforesterie peut être définie comme l'association au sein d'une même parcelle d'arbres et d'une activité agricole (culture et/ou élevage) (Smith et al., 2012). Les différentes quantités et qualités de matières organiques, la biodiversité végétale et les variations climatiques rencontrées dans les systèmes agroforestiers en font des milieux hétérogènes, ce qui peut se refléter dans la composition et l'activité des communautés d'organismes du sol.

En milieu tempéré, les études portant sur les communautés microbiennes et leurs effets dans les systèmes agroforestiers sont peu nombreuses et montrent parfois des résultats contradictoires (Saggar et al., 2001 ; Lacombe et al., 2009 ; Rivest et al., 2013). Dans ces milieux, les systèmes agroforestiers sont souvent composés d'une alternance de lignes d'arbres comportant un linéaire sous arboré et des interlignes cultivés. La composante arborée et la bande enherbée du linéaire sous-arboré, lorsqu'elle est présente, peuvent augmenter la densité racinaire des systèmes agroforestiers et impacter la composition des communautés microbiennes du sol (Nehl, 1997 ; Siciliano et al., 1998). La zone d'influence des racines dans le sol, ou rhizosphère, est un véritable « hot-spot » des activités microbiennes, la composition des communautés microbiennes rhizosphériques étant dépendante de celle des communautés végétales (Nguyen, 2003 ; Philippot et al., 2013). Comparé à des systèmes de culture monospécifiques conventionnels, les systèmes agroforestiers peuvent entretenir des communautés de champignons mycorhiziens plus abondantes et diverses (Bainard et al., 2011b, 2011a, 2012). De plus, ces bandes de végétation pérennes entretiennent des réseaux mycorhiziens dans le sol, capable d'accélérer et d'augmenter la colonisation mycorhizienne des cultures annuelles (Battie-Laclau et al., In prep). Ces différences d'abondance, de diversité et d'activités des communautés microbiennes des sols peuvent engendrer une amélioration significative de la qualité des sols dans ce type d'agroécosystèmes comparativement à des systèmes de culture monospécifiques conventionnels (Guillot et al., in prep). De plus, la diversité accrue de microorganismes en système agroforestier (Lacombe et al., 2009 ; Banerjee et al., 2016), peut permettre au système d'être plus résistant face à des stress biotiques ou abiotiques, comme la contamination par les métaux lourds (Lacombe et al., 2009). Récemment, Guillot et al., (2019) ont montré que les communautés microbiennes, sur et à proximité de la ligne arborée, se montraient moins résistantes mais plus résilientes face à un stress hydrique et thermique que les communautés microbiennes des positions les plus centrales de l'interligne cultivé et de parcelle en conduite conventionnelle. Le peu de résultats disponibles souligne la nécessité d'approfondir nos connaissances du fonctionnement des communautés microbiennes du sol dans le contexte des systèmes agroforestiers tempérés face aux enjeux des changements climatiques.

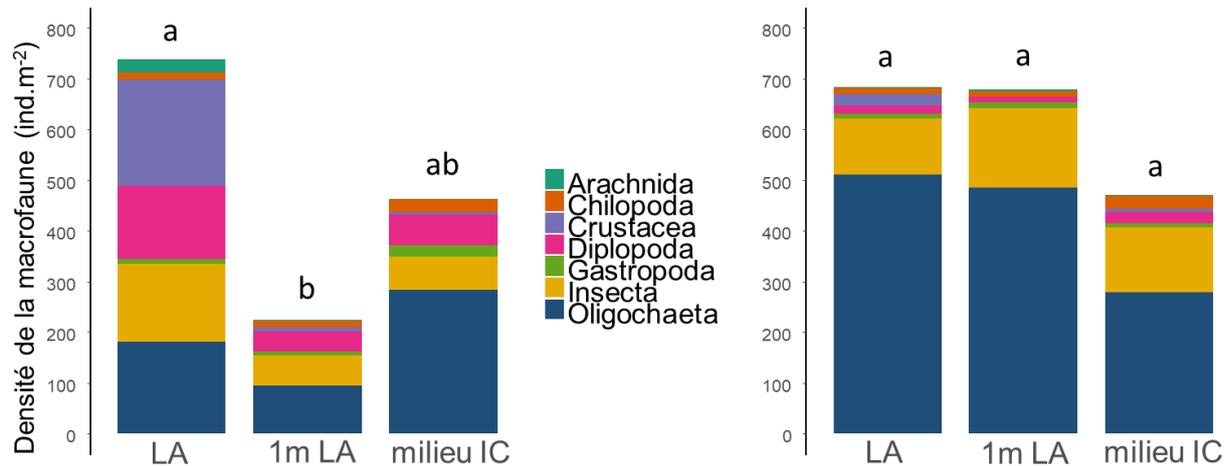


Figure 2: Densité de la macrofaune au niveau de l'ordre pour chacun de deux sites agroforestiers étudiés dans le Gers, extrait de D'Hervilly et al. (in prep). Les abondances de macrofaune totales présentant des différences significatives (P-values <0.01) portent des lettres différentes. LA=ligne arborée, IC= interligne cultivé.

A plus grande échelle, l'hétérogénéité de ces systèmes conduit également à une augmentation du nombre potentiel de micro-habitats (Jose, 2009), ce qui peut influencer les abondances et composition taxonomique de la méso et macrofaune. Une étude menée en France sur différents sites agroforestiers (Cardinael, 2019) a mis en évidence une abondance plus importante de vers de terre sous les lignes arborées (arbres et linéaire sous arboré) que sous les interlignes cultivés. Les lignes arborées pourraient ainsi former un habitat favorable pour la faune du sol, car elles sont peu perturbées et présentent un couvert permanent. Cependant ces effets semblent se concentrer à proximité des linéaires arborés, car les abondances de vers de terre des interlignes cultivés de cette étude étaient équivalentes à celles observées dans les témoins agricoles sans arbres. L'étendue de la zone d'influence du linéaire arboré sur la biodiversité du sol en systèmes agroforestiers a été abordée par des travaux étudiant la faune du sol sur des gradients de distance à la ligne arborée. Au Nigeria, Hauser et al. (1998) ont mis en évidence un gradient décroissant d'activité depuis la ligne arborée, et ce jusqu'à 2 m de la ligne arborée. Dans une autre étude au Canada, Price and Gordon (1999) ont dénombré les vers de terre dans des parcelles présentant différentes essences d'arbres. Ils ont trouvé des résultats variables selon l'essence d'arbre et la saison. Cette variabilité est confirmée par une étude menée dans le Gers sur deux parcelles agroforestières, observant la macrofaune du sol dans la ligne arborée, à 1 mètre de celle-ci et au milieu de l'interligne cultivé (D'Hervilly et al., in prep). L'un des sites étudiés observe une forte diminution de l'abondance de la macrofaune à 1 mètre de la ligne arborée (Figure 2). Cette diminution touche particulièrement les décomposeurs de la matière organique (saprophages et géophages), tandis que l'abondance des prédateurs est plus élevée dans la ligne arborée que dans l'ensemble de l'interligne cultivé. Au contraire, dans le second site, l'abondance des vers de terre de type anécique est supérieure dans et à 1 mètre de la ligne arborée comparé au centre de l'interligne cultivé. Les effets des systèmes agroforestiers sur la répartition des organismes et le fonctionnement biologique du sol sont donc complexes et pourraient varier grandement entre différents systèmes agroforestiers, ce qui rend important l'étude de leur gestion.

Références bibliographiques

A'Bear A.D., Jones T.H., Boddy L., 2014. Size matters: What have we learnt from microcosm studies of decomposer fungus–invertebrate interactions? *Soil Biology and Biochemistry* 78, 274–283. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.009>

Adl M.S., Gupta V.S., 2006. Protists in soil ecology and forest nutrient cycling. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 1805–1817.

- Allen M.F., 2007. Mycorrhizal fungi: Highways for water and nutrients in arid soils. *Vadose Zone Journal*, 6, 291-297.
- Anderson J.M., 1988. Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes. *Biology and Fertility of Soils* 6, 216–227.
- Angers D.A., Eriksen-Hamel N.S., 2008. Full-Inversion Tillage and Organic Carbon Distribution in Soil Profiles: A Meta-Analysis. *Soil Science Society of America Journal* 72, 1370–1374. <https://doi.org/10.2136/sssaj2007.0342>
- Autret B., Mary B., Chenu C., Balabane M., Girardin C., Bertrand M., Grandeau G., Beaudoin N., 2016. Alternative arable cropping systems: A key to increase soil organic carbon storage? Results from a 16 year field experiment. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 232, 150–164. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.07.008>
- Bai Z., Caspari T., Gonzalez M.R., Batjes N.H., Mäder P., Bünemann E.K., de Goede R., Brussaard L., Xu M., Ferreira C.S.S., Reintam E., Fan H., Mihelič R., Glavan M., Tóth Z., 2018. Effects of agricultural management practices on soil quality: A review of long-term experiments for Europe and China. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 265, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.05.028>
- Bainard L.D., Klironomos J.N., Gordon A.M., 2011a. Arbuscular mycorrhizal fungi in tree-based intercropping systems: A review of their abundance and diversity. *Pedobiologia* 54, 57–61. doi:10.1016/j.pedobi.2010.11.001
- Bainard L.D., Koch A.M., Gordon A.M., Klironomos J.N., 2012. Temporal and compositional differences of arbuscular mycorrhizal fungal communities in conventional monocropping and tree-based intercropping systems. *Soil Biology and Biochemistry* 45, 172–180. doi:10.1016/j.soilbio.2011.10.008
- Bainard L.D., Koch A.M., Gordon A.M., Newmaster S.G., Thevathasan N.V., Klironomos J.N., 2011b. Influence of trees on the spatial structure of arbuscular mycorrhizal communities in a temperate tree-based intercropping system. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 144, 13–20. doi:10.1016/j.agee.2011.07.014
- Banerjee, S., Baah-Acheamfour, M., Carlyle, C.N., Bissett, A., Richardson, A.E., Siddique, T., Bork, E.W., Chang, S.X., 2016. Determinants of bacterial communities in Canadian agroforestry systems. *Environmental Microbiology* 18, 1805–1816. doi:10.1111/1462-2920.12986
- Bardgett R.D., Chan K.F., 1999. Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1007–1014. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00014-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00014-0)
- Barot S., Allard V., Cantarel A., Enjalbert J., Gauffreteau A., Goldringer I., Lata J.-C., Le Roux X., Niboyet A., Porcher E., 2017. Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. A review. *Agron Sustain Dev*, 37 (13)
- Beare M.H., Coleman D.C., Crossley Jr D.A., Hendrix P.F., Odum E.P., 1995. A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling, in: *The Significance and Regulation of Soil Biodiversity*. Springer, pp. 5–22.
- Bernard L., Chapuis-Lardy L., Razafimbelo T., Razafindrakoto M., Pablo A.-L., Legname E., Poulain J., Bröls T., O'Donohue M., Brauman A., Chotte J.-L., Blanchart E., 2012. Endogeic earthworms shape bacterial functional communities and affect organic matter mineralization in a tropical soil. *The ISME Journal* 6, 213–222. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.87>
- Bertrand M., Barot S., Blouin M., Whalen J., Oliveira T. de, Roger-Estrade J., 2015. Earthworm services for cropping systems. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 553–567. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0269-7> between mycorrhizal plants. *J Plant Ecol* 2:107–118
- Blouin M., Hodson M.E., Delgado E.A., Baker G., Brussaard L., Butt K.R., Dai J., Dendooven L., Pérès G., Tondoh J., 2013. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *European Journal of Soil Science* 64 (2):161-182
- Bossuyt H., Six J., Hendrix P.F., 2004. Rapid incorporation of carbon from fresh residues into newly formed stable microaggregates within earthworm casts. *European Journal of Soil Science* 55, 393–399. <https://doi.org/10.1111/j.1351-0754.2004.00603.x>

- Bossuyt H., Six J., Hendrix P.F., 2005. Protection of soil carbon by microaggregates within earthworm casts. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 251–258. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.07.035>
- Briones M.J.I., Schmidt O., 2017. Conventional tillage decreases the abundance and biomass of earthworms and alters their community structure in a global meta-analysis. *Global Change Biology* 23, 4396–4419. <https://doi.org/10.1111/gcb.13744>
- Brown G.G., Barois I., Lavelle P., 2000. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *European Journal of Soil Biology* 36, 177–198. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(00\)01062-1](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)01062-1)
- Cardinael R., Hoeffner K., Chenu C., Chevallier T., Béral C., Dewisme A., Cluzeau D., 2019. Spatial variation of earthworm communities and soil organic carbon in temperate agroforestry. *Biology and Fertility of Soils* 55 (2):171-183
- Casieri L., Lahmidi N. A., Doidy J., Veneault-Fourrey C., Migeon A., Bonneau L., Courty P.-E., Garcia K., Charbonnier M., Delteil A., Brun A., Zimmermann S., Plassard C., Wipf D., 2013. Biotrophic transportome in mutualistic plant-fungal interactions. *Mycorrhiza*, 23, 597–625.
- Chassé P., Pelosi C., Lata J.C., Barot S., 2019. Impact of crop genetic diversity on a litter consumer. *Basic and Applied Ecology*, 36, 1-11.
- Cheng Y., Ishimoto K., Kuriyama Y., Osaki M., Ezawa T., 2013. Ninety-year-, but not single, application of phosphorus fertilizer has a major impact on arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Plant and Soil*, 365: 397–407.
- Coleman D.C., Wall D.H., 2014. Soil Fauna: Occurrence, Biodiversity, and Roles in Ecosystem Function, in: *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Academic Press, pp. 111–150.
- Coleman D.C., Whitman W.B., 2005. Linking species richness, biodiversity and ecosystem function in soil systems. *Pedobiologia* 49, 479–497. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.05.006>
- Cook-Patton S.C., McArt S.H., Parachnowitsch A.L., Thaler J.S., Agrawal A.A., 2011. A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. *Ecology*, 92(4), 915-923.
- Coq S., Barthès B.G., Oliver R., Rabary B., Blanchart E., 2007. Earthworm activity affects soil aggregation and organic matter dynamics according to the quality and localization of crop residues— an experimental study (Madagascar). *Soil Biology and Biochemistry* 39, 2119–2128.
- Cortet J., Ronce D., Poinot-Balaguer N., Beaufreton C., Chabert A., Viaux P., Paulo Cancela de Fonseca J., 2002. Impacts of different agricultural practices on the biodiversity of microarthropod communities in arable crop systems. *European Journal of Soil Biology* 38, 239–244. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(02\)01152-4](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(02)01152-4)
- Cortez J., Billes G., Bouché M.B., 2000. Effect of climate, soil type and earthworm activity on nitrogen transfer from a nitrogen-15-labelled decomposing material under field conditions. *Biology and Fertility of Soils* 30, 318–327.
- Coudrain V., Hedde M., Chauvat M., Maron P.-A., Bourgeois E., Mary B., Léonard J., Ekelund F., Villenave C., Recous, S., 2016. Temporal differentiation of soil communities in response to arable crop management strategies. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 225, 12–21. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.03.029>
- Coulibaly S.F.M., Coudrain V., Hedde M., Brunet N., Mary B., Recous S., Chauvat M., 2017. Effect of different crop management practices on soil Collembola assemblages: A 4-year follow-up. *Applied Soil Ecology* 119, 354–366. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.06.013>
- Coulis M., Bernard L., Gerard F., Hinsinger P., Plassard C., Villeneuve M., Blanchart E., 2014. Endogeic earthworms modify soil phosphorus, plant growth and interactions in a legume–cereal intercrop. *Plant and soil* 379 (1-2):149-160
- Creamer R.E., Hannula S.E., Leeuwen J.P.V., Stone D., Rutgers M., Schmelz R.M., Rüter P.C. de, Hendriksen N.B., Bolger, T., Bouffaud M.L., Buee M., Carvalho F., Costa D., Dirilgen T., Francisco R., Griffiths B.S., Griffiths R., Martin F., Silva P.M. da Mendes S., Morais P.V., Pereira C., Philippot L., Plassard P., Redecker D., Römcke J., Sousa J.P., Wouterse M., Lemanceau P., 2016. Ecological network analysis reveals the inter-connection between soil biodiversity and ecosystem function as affected by land use across Europe. *Applied Soil Ecology, Soil biodiversity and ecosystem functions*

- across Europe: A transect covering variations in bio-geographical zones, land use and soil properties 97, 112–124. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.08.006>
- de Boer W., Folman L.B., Summerbell R.C., Boddy L., 2005. Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiology Reviews* 29, 795–811. <https://doi.org/10.1016/j.femsre.2004.11.005>
- de Vries F.T., Thébaud E., Liiri M., Birkhofer K., Tsiafouli M.A., Bjørnlund L., Jørgensen H.B., Brady M.V., Christensen S., de Ruiter P.C., d'Hertefeldt T., Frouz J., Hedlund K., Hemerik L., Hol W.H.G., Hotes S., Mortimer S.R., Setälä H., Sgardelis S.P., Uteseny K., Putten W.H. van der Wolters V., Bardgett R.D., 2013. Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *PNAS* 110, 14296–14301. <https://doi.org/10.1073/pnas.1305198110>
- Decaëns T., 2010. Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecology and Biogeography* 19, 287–302. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00517.x>
- Decaëns T., Jiménez J.J., Gioia C., Measey G.J., Lavelle P., 2006. The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology* 42, Supplement 1, S23–S38. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.07.001>
- Dennis P.G., Miller A.J., Hirsch P.R., 2010. Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities?. *FEMS microbiology ecology*, 72(3), 313–327.
- Dick R.P., 1992. A review: long-term effects of agricultural systems on soil biochemical and microbial parameters. *Agric. Ecosyst. Environ.* 40, 25–36.
- Domsch K.H., Jagnow G., Anderson T.-H., 1983. An ecological concept for the assessment of side-effects of agrochemicals on soil micro-organisms. *Residue Rev.* 86, 65–105.
- Duhoux E., Diouf D., Gherbi H., Franche C., Ahée J., Bogusz D., 1996. Le nodule actinorhizien, *Acta Botanica Gallica*, 143(7), 593–608.
- Eisenhauer N., Milcu A., Sabais A.C.W., Scheu S., 2009. Earthworms enhance plant regrowth in a grassland plant diversity gradient. *Eur J Soil Biol* 45:455–458
- Ekelund F., 1999. The impact of the fungicide fenpropimorph (CorbelR) on bacterivorous and fungivorous protozoa in soil. *J. Appl. Ecol.* 36, 233–243
- Ekschmitt K., Kandeler E., Poll C., Brune A., Buscot F., Friedrich M., Gleixner G., Hartmann A., Kästner M., Marhan S., Miltner A., Scheu S., Wolters V., 2008. Soil-carbon preservation through habitat constraints and biological limitations on decomposer activity. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171, 27–35. <https://doi.org/10.1002/jpln.200700051>
- Fellbaum C.R., Gachomo E.W., Beesetty Y., Choudhari S., Strahan G.D., Pfeffer P.E., et al., 2012. Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(7), 2666–2671.
- Ferris H., Venette R.C., Van Der Meulen H.R., Lau S.S., 1998. Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant and Soil* 203, 159–171.
- Fierer N., Strickland M.S., Liptzin D., Bradford M.A., Cleveland C.C., 2009. Global patterns in belowground communities. *Ecology Letters* 12 (11):1238–1249. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01360.x
- Fließbach A., Oberholzer H.-R., Gunst L., Mäder P., 2007. Soil organic matter and biological soil quality indicators after 21 years of organic and conventional farming. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118, 273–284. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.05.022>
- Franche C., Lindström C., Elmerich C., 2009. Nitrogen-fixing bacteria associated with leguminous and non-leguminous plants. *Plant and Soil*, 321, 35–59.
- Friedel J.K., Gabel D., 2001. Nitrogen pools and turnover in arable soils under different durations of organic farming: I: Pool sizes of total nitrogen, microbial biomass nitrogen, and potentially mineralizable nitrogen. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 164, pp.415–419.
- Govaerts B., Fuentes M., Mezzalama M., Nicol J.M., Deckers J., Etchevers J.D., Figueroa-Sandoval B., Sayre K.D., 2007. Infiltration, soil moisture, root rot and nematode populations after 12 years of different tillage, residue and crop rotation managements. *Soil and Tillage Research* 94, 209–219. <https://doi.org/10.1016/j.still.2006.07.013>

- Guillot E., Hinsinger P., Dufour L., Roy J., Bertrand I., 2019. With or without trees: Resistance and resilience of soil microbial communities to drought and heat stress in a Mediterranean agroforestry system. *Soil Biology and Biochemistry* 129, 122–135. doi:10.1016/j.soilbio.2018.11.011
- Hauser S., Asawalam D.O., Vanlauwe B., 1998. Spatial and temporal gradients of earthworm casting activity in alley cropping systems. *Agrofor. Syst.* 41, 127–137. <https://doi.org/10.1023/A:1006035119108>
- He X.H., Xu M.G., Qiu G.Y., Zhou J.B., 2009. Use of N-15 stable isotope to quantify nitrogen transfer
- Heal O.W., Dighton J., 1986. Nutrient cycling and decomposition in natural terrestrial ecosystems, in: *Microfloral and Faunal Interactions in Natural and Agro-Ecosystems*. Springer, pp. 14–73.
- Hedde M., Mazzia C., Decaëns T., Nahmani J., Pey B., Thénard J., Capowiez Y., 2015. Orchard management influences both functional and taxonomic ground beetle (Coleoptera, Carabidae) diversity in South-East France. *Applied Soil Ecology* 88, 26–31.
- Heemsbergen D.A., Berg M.P., Loreau M., van Haj J.R., Faber J.H., Verhoef H.A., 2004. Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* 306 (5698):1019–1020. doi:10.1126/science.1101865
- Helgason, B.L., Walley, F.L., Germida, J.J., 2009. Fungal and Bacterial Abundance in Long-Term No-Till and Intensive-Till Soils of the Northern Great Plains. *Soil Science Society of America Journal* 73, 120–127. <https://doi.org/10.2136/sssaj2007.0392>
- Henneron L., Bernard L., Hedde M., Pelosi C., Villenave C., Chenu C., Bertrand M., Girardin C., Blanchart E., 2015. Fourteen years of evidence for positive effects of conservation agriculture and organic farming on soil life. *Agron. Sustain. Dev.* 1–13. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0215-8>
- Ho A., Di Lonardo D.P., Bodelier P.L.E., 2017. Revisiting life strategy concepts in environmental microbial ecology. *FEMS Microbiol. Ecol.* 93. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix006>
- Jensen E.S., Peoples M.B., Boddey R.M., Gresshoff P.M., Hauggaard-Nielsen H., J.R. Alves B., Morrison M.J., 2012. Legumes for mitigation of climate change and the provision of feedstock for biofuels and biorefineries. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32: 329–364.
- Jose S., 2009. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: An overview. *Agrofor. Syst.* 76, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9229-7>
- Justes E., Bedoussac L., Corre-Hellou G., Fustec J., Hinsinger P., Jeuffroy M.-H., Journet E.-P., Louarn G., Naudin C., Pelzer E., 2013. Les processus de complémentarité de niche et de facilitation déterminent le fonctionnement des associations végétales et leur efficacité pour l'acquisition des ressources abiotiques. *Innovations Agronomiques* 40,1-24
- Kladivko E.J., 2001. Tillage systems and soil ecology. *Soil and Tillage Research* 61, 61–76. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(01\)00179-9](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(01)00179-9)
- Lacombe S., Bradley R.L., Hamel C., Beaulieu C., 2009. Do tree-based intercropping systems increase the diversity and stability of soil microbial communities? *Agriculture, Ecosystems & Environment, Temperate agroforestry: When trees and crops get together* 131, 25–31. doi:10.1016/j.agee.2008.08.010
- Laossi K.-R., Noguera D.C., Bartolome-Lasa A., Mathieu J., Blouin M., Barot S., 2009. Effects of an endogeic and an anecic earthworm on the competition between four annual plants and their relative fecundity. *Soil Biology and Biochemistry* 41 (8):1668-1673
- Lavelle P., Bignell D., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Heal O.W., Dhillon S., 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Science* 159–193.
- Lavelle P., Blanchart E., Martin A., Martin S., Spain A., 1993. A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica* 25, 130–150. <https://doi.org/10.2307/2389178>
- Leifeld J., Fuhrer J., 2010. Organic farming and soil carbon sequestration: what do we really know about the benefits? *Ambio* 39, 585–599.

- Leininger S., Urich T., Schloeter M., Schwark L., Qi J., Nicol G.W., Prosser J.I., Schuster S.C., Schleper C., 2006. Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils. *Nature* 442:806–809
- Lekberg Y., Koide R.T., 2005. Is plant performance limited by abundance of arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003. *New Phytologist*, 168(1), 189-204.
- Martin-Robles N., Lehmann A., Seco E., Aroca R., Rillig M.C., Milla R., 2018. Impacts of domestication on the arbuscular mycorrhizal symbiosis of 27 crop species. *New Phytologist*, 218: 322–334.
- Mazzia C., Pasquet A., Caro G., Thénard J., Cornic, J.-F., Hedde M., Capowiez Y., 2015. The impact of management strategies in apple orchards on the structural and functional diversity of epigeal spiders. *Ecotoxicology*, 1-10.
- Melin E., Nilsson H., 1950. Transfer of radioactive phosphorus to pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae. *Physiologia Plantarum* 3: 88–92.
- Merrild M.P., Ambus P., Rosendahl S., Jakobsen I., 2013. Common arbuscular mycorrhizal networks amplify competition for phosphorus between seedlings and established plants. *New Phytologist*, 200(1), 229-240.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Millennium Ecosystem Assessment*.
- Morriën E., Hannula S.E., Snoek L.B., Helmsing N.R., Zweers H., Hollander M., de Soto R.L., Bouffaud M.-L., Buée M., Dimmers W., Duyts H., Geisen S., Girlanda M., Griffiths R.I., Jørgensen H.-B., Jensen J., Plassart P., Redecker D., Schmelz R.M., Schmidt O., Thomson B.C., Tisserant E., Uroz S., Winding A., Bailey M.J., Bonkowski M., Faber J.H., Martin F., Lemanceau P., de Boer W., Veen J.A., van der Putten W.H., 2017. Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature Communications* 8, 14349. <https://doi.org/10.1038/ncomms14349>
- Ndour P., Gueye M., Barakat M., Ortet P., Bertrand-Huleux M., Pablo A.-L., Dezette D., Chapuis-Lardy L., Assigbetsé K., Kane N.A., 2017. Pearl millet genetic traits shape rhizobacterial diversity and modulate rhizosphere aggregation. *Front Plant Sci* 8:1288
- Nehl B., 1997. Deleterious rhizosphere bacteria: an integrating perspective. *Applied Soil Ecology* 5, 1–20. doi:10.1016/S0929-1393(96)00124-2
- Nguyen C., 2003. Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie* 23, 375–396. doi:10.1051/agro:2003011
- Nielsen U.N., Ayres E., Wall D.H., Bardgett R.D., 2011. Soil biodiversity and carbon cycling: a review and synthesis of studies examining diversity-function relationships. *European Journal of Soil Science* 62, 105–116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01314.x>
- Obriot F., Stauffer M., Goubard Y., Cheviron N., Peres G., Eden M., Revallier A., Vieublé-Gonod L., Houot S., 2016 Multi-criteria indices to evaluate the effects of repeated organic amendment applications on soil and crop quality. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 232:165-178
- Palaniyandi S.A., Yang S.H., Zhang L., Suh J.W., 2013. Effects of actinobacteria on plant disease suppression and growth promotion. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 97 (22), 9621–9636.
- Pascual N., Cécillon L., Mathieu O., Hénault C., Sarr A., Lévêque J., Farcy P., Ranjard L., Maron P.-A., 2010. In Situ Dynamics of Microbial Communities during Decomposition of Wheat, Rape, and Alfalfa Residues. *Microb Ecol* 60, 816–828. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9705-7>
- Peigné J., Ball B.C., Roger-Estrade J., David C., 2007. Is conservation tillage suitable for organic farming? A review. *Soil Use and Management* 23, 129–144. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2006.00082.x>
- Pelosi C., Barot S., Capowiez Y., Hedde M., Vandenbulcke F., 2014. Pesticides and earthworms. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 34, 199-228.
- Petchey O.L., Gaston K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9, 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>

- Petersen H., 2002. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium: Proceedings of the Xth international Colloquium on Apterygota, České Budějovice 2000: Apterygota at the Beginning of the Third Millennium. *Pedobiologia* 46, 246–260. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00131>
- Philippot L., Raaijmakers J.M., Lemanceau P., van der Putten W.H., 2013. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology* 11, 789–799. doi:10.1038/nrmicro3109
- Price G.W., Gordon A.M., 1999. Spatial and temporal distribution of earthworms in a temperate intercropping system in southern Ontario, Canada.
- Prieto I., Violle C., Barre P., Durand J. L., Ghesquiere M., Litrico I., 2015. Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. *Nature Plants*, 1(4), 15033.
- Ramirez K.S., Craine J.M., Fierer N., 2012. Consistent effects of nitrogen amendments on soil microbial communities and processes across biomes. *Global Change Biology* 18 (6):1918-1927. doi:10.1111/j.1365-2486.2012.02639.x
- Recous S., Lashermes G., Bertrand, I., 2017. Couplages et contrôles des cycles du carbone et de l'azote par les communautés microbiennes dans les sols cultivés. In: *Les sols et la vie souterraine - Des enjeux majeurs en agroécologie*, Quae. JF Briat et D. Job, Coords, p. 28.
- Reeleder R.D., Miller J.J., Ball Coelho B.R., Roy R.C., 2006. Impacts of tillage, cover crop, and nitrogen on populations of earthworms, microarthropods, and soil fungi in a cultivated fragile soil. *Applied Soil Ecology* 33, 243–257. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.10.006>
- Rivest D., Lorente M., Olivier A., Messier C., 2013. Soil biochemical properties and microbial resilience in agroforestry systems: Effects on wheat growth under controlled drought and flooding conditions. *Science of The Total Environment* 463–464, 51–60. doi:10.1016/j.scitotenv.2013.05.071
- Roger-Estrade J., Anger C., Bertrand M., Richard G., 2010. Tillage and soil ecology: Partners for sustainable agriculture. *Soil and Tillage Research* 111, 33–40. <https://doi.org/10.1016/j.still.2010.08.010>
- Ryan M.H., Graham J.H., 2018. Little evidence that farmers should consider abundance or diversity of arbuscular mycorrhizal fungi when managing crops. *New Phytologist* 1092–1107. <https://doi.org/10.1111/nph.15308>@10.1111/(ISSN)1469-8137.cross-scaleintegrationofmycorrhizalfunzation
- Saggar S., Hedley C.B., Salt G.J., 2001. Soil microbial biomass, metabolic quotient, and carbon and nitrogen mineralisation in 25-year-old *Pinus radiata* agroforestry regimes. *Soil Research* 39, 491–504. doi:10.1071/sr00012
- Sauvadet M., Lashermes G., Alavoine G., Recous S., Chauvat M., Maron P.-A., Bertrand I., 2018. High carbon use efficiency and low priming effect promote soil C stabilization under reduced tillage. *Soil Biology and Biochemistry* 123, 64–73. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.04.026>
- Sawers R.J.H., Svane S.F., Quan C., Grønlund M., Wozniak B., Gebreselassie M.-N, González-Muñoz E., Montes R.A.C., Baxter I., Goudet J., et al., 2017. Phosphorus acquisition efficiency in arbuscular mycorrhizal maize is correlated with the abundance of root-external hyphae and the accumulation of transcripts encoding PHT1 phosphate transporters. *New Phytologist* 214: 632–643.
- Sawers R.J., Gutjahr C., Paszkowski U., 2008. Cereal mycorrhiza: an ancient symbiosis in modern agriculture. *Trends in Plant Science*, 13(2), 93-97.
- Schjønning P., Emholt S., Munkholm L.J., Debosz K., 2002. Soil quality aspects of humid sandy loams as influenced by organic and conventional long-term management. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 88, pp.195-214.
- Selosse M.A., Rousset F., 2011. The plant-fungal marketplace. *science*, 333(6044), 828-829.
- Siciliano S.D., Theoret C.M., de Freitas J.R., Hucl P.J., Germida J.J., 1998. Differences in the microbial communities associated with the roots of different cultivars of canola and wheat. *Canadian Journal of Microbiology* 44, 844–851. doi:10.1139/w98-075

- Siddiky Md.R.K., Kohler J., Cosme M., Rillig M.C., 2012. Soil biota effects on soil structure: Interactions between arbuscular mycorrhizal fungal mycelium and collembola. *Soil Biology and Biochemistry* 50, 33–39. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.03.001>
- Six J., Elliott E.T., Paustian K., 2000. Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: a mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 2099–2103. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00179-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00179-6)
- Smith J., Pearce B.D., Wolfe M.S., 2012. Reconciling productivity with protection of the environment : Is temperate agroforestry the answer? *Renew. Agric. Food Syst.* 28, 80–92. <https://doi.org/10.1017/S1742170511000585>
- Smith S.E., Read D.J., 2008. *Mycorrhizal symbiosis*, 3rd ed. London, UK: Academic Press.
- Smith S.E., Smith F.A., Jakobsen I., 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology*, 133: 16–20.
- Smith S.E., Smith F.A., Jakobsen I., 2004. Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: The contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytologist*, 162: 511–524.
- Song Y.N., Marschner P., Li L., Bao X.G., Sun J.H., Zhang F.S., 2007. Community composition of ammonia-oxidizing bacteria in the rhizosphere of intercropped wheat (*Triticum aestivum* L.), maize (*Zea mays* L.), and faba bean (*Vicia faba* L.). *Biology and Fertility of Soils*, 44(2), 307-314.
- Song Y.N., Zhang F.S., Marschner P., Fan F.L., Gao H.M., Bao X.G., et al., 2007. Effect of intercropping on crop yield and chemical and microbiological properties in rhizosphere of wheat (*Triticum aestivum* L.), maize (*Zea mays* L.), and faba bean (*Vicia faba* L.). *Biology and Fertility of Soils*, 43(5), 565-574.
- Strickland M.S., Lauber C., Fierer N., Bradford M.A., 2009. Testing the functional significance of microbial community composition. *Ecology* 90, 441–451. <https://doi.org/10.1890/08-0296.1>
- Taschen E., Amenc L., Tournier E., Deleporte P., Malagoli P., Fustec J., et al., 2017. Cereal-legume intercropping modifies the dynamics of the active rhizospheric bacterial community. *Rhizosphere*, 3, 191-195.
- Tiedje J.M., 1995. Approaches to the comprehensive evaluation of prokaryote diversity of a habitat. *Microbial diversity and ecosystem function*. CAB International, Oxon, United Kingdom 73–87.
- Trap J., Bonkowski M., Plassard C., Villenave C., Blanchart E., 2016. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant Soil* 398:1–24. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2671-6>
- Treonis A.M., Austin E.E., Buyer J.S., Maul J.E., Spicer L., Zasada I.A., 2010. Effects of organic amendment and tillage on soil microorganisms and microfauna. *Applied Soil Ecology* 46, 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.06.017>
- Tsiafouli M.A., Thébault E., Sgardelis S.P., de Ruiter P.C., van der Putten W.H., Birkhofer K., Hemerik L., de Vries F.T., Bardgett R.D., Brady M.V., Bjornlund L., Jørgensen H.B., Christensen S., Hertefeldt T.D., Hotes S., Gera Hol W.H., Frouz J., Liiri M., Mortimer S.R., Setälä H., Tzanopoulos J., Uteseny K., Pižl V., Stary J., Wolters V., Hedlund K., 2014. Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Glob Change Biol* n/a-n/a. <https://doi.org/10.1111/gcb.12752>
- van Capelle C., Schrader S., Brunotte J., 2012. Tillage-induced changes in the functional diversity of soil biota – A review with a focus on German data. *European Journal of Soil Biology* 50, 165–181. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2012.02.005>
- van der Heijden M.G., 2004. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecology letters*, 7(4), 293-303.
- Vannier G., Kilbertus G., 1981. Participation des insectes collemboles et des microorganismes telluriques aux processus de migration des substances organo-minérales. *Migrations organominérales dans les sols tempérés*, in: Colloque Int CNRS. pp. 133–144.
- Verbruggen E., Kiers E.T., Bakelaar P.N.C., Rölting W.F.M., van der Heijden M.G.A., 2012. Provision of contrasting ecosystem services by soil communities from different agricultural fields. *Plant and Soil* 350: 43–55.

Větrovský T., Steffen K.T., Baldrian P., 2014. Potential of cometabolic transformation of polysaccharides and lignin in lignocellulose by soil Actinobacteria. PLoS One 9 (2), e89108.

Walder F., Brulé D., Koegel S., Wiemken A., Boller T., Courty P.E., 2015. Plant phosphorus acquisition in a common mycorrhizal network: regulation of phosphate transporter genes of the Pht1 family in sorghum and flax. New Phytologist, 205(4), 1632-1645.

Wang K.-H., Sipes B.P., Schmitt D., 2003. Intercropping cover crops with pineapple for the management of *Rotylenchulus reniformis*. Journal of nematology. 35. 39-47.

Wardle D.A., 1995. Impacts of Disturbance on Detritus Food Webs in Agro-Ecosystems of Contrasting Tillage and Weed Management Practices, in: Advances in Ecological Research. Elsevier, pp. 105–185. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60065-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60065-3)

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0).



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL ou DOI).