



**HAL**  
open science

# Impact des pratiques sur la biodiversité et le fonctionnement des sols en paysage viticole

Pierre Blondel

## ► To cite this version:

Pierre Blondel. Impact des pratiques sur la biodiversité et le fonctionnement des sols en paysage viticole. Sciences agricoles. Université de Bordeaux, 2024. Français. ⟨NNT : 2024BORD0485⟩. ⟨tel-04994298⟩

**HAL Id: tel-04994298**

**<https://theses.hal.science/tel-04994298v1>**

Submitted on 17 Mar 2025

**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.



HAL Authorization

THESE PRESENTEE  
POUR OBTENIR LE GRADE DE

**DOCTEUR DE**

**L'UNIVERSITE DE BORDEAUX**

ECOLE DOCTORALE 304 Sciences et Environnements  
SPECIALITE Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

Par Pierre BLONDEL

**Impact des pratiques sur la biodiversité et le fonctionnement  
des sols en paysage viticole**

Sous la direction de : Brice GIFFARD

Soutenance le Jeudi 19 décembre 2024

Membres du jury :

**Mme Gwenaëlle LASHERMES**, Chargée de recherche, INRAE Reims

Rapporteuse

**M. Jérôme CORTET**, Professeur, Université Paul-Valéry Montpellier 3

Rapporteur

**Mme. Virginie BALDY**, Professeure, IMBE, Université Aix-Marseille

Examinatrice

**M. Benjamin PEY**, Maître de conférences, INP-ENSAT Toulouse

Examineur



---

*A mon père,*

---

## **Thèse effectuée à**

INRAE, Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement,

UMR 1065, SAVE, Santé et Agroécologie du Vignoble

71 avenue Edouard Bourlaux, bâtiment D2, 33882 Villenave d'Ornon Cedex

BSA, Bordeaux Sciences Agro

1 cours du Général de Gaulle, 33170 Gradignan

---

**Résumé :**

Les pratiques viticoles notamment du fait du caractère pérenne de la culture se sont intensifiées et les paysages viticoles se sont simplifiés. Les sols y sont très souvent désherbés ou travaillés, et les vignobles fortement dépendants des traitements phytosanitaires. Toutefois, ces pratiques ont un impact sur la biodiversité et les services écosystémiques qu'elle rend. Un des objectifs majeurs de la transition agroécologique des exploitations viticoles est de trouver des pratiques de gestion raisonnées, s'articulant autour de la préservation de la biodiversité et des fonctions associées. Ainsi, l'agriculture biologique s'est développée, mais qu'en est-il de son efficacité ? Existe-t-il des pratiques efficaces qui améliorent la fonctionnalité des sols viticoles ? Quid du paysage ? Notre objectif a été d'évaluer l'impact des pratiques viticoles, via la conduite de la parcelle et la gestion de l'enherbement dans les parcelles ; mais également l'évaluation de l'influence du paysage. Comme cibles des pratiques, nous avons mesuré l'activité des microorganismes et la diversité de la mésofaune du sol, premiers maillons des réseaux trophiques ; ces communautés sont au cœur des processus essentiels à la fonctionnalité des sols. Pour cela, nos travaux se sont articulés autour du réseau Bacchus, un réseau de paires de parcelles différemment gérées. Ce réseau se situe dans un paysage relativement homogène, viticole ; présentant un gradient d'habitats semi-naturels et de surfaces en agriculture biologique.

Nos études se sont intéressées à l'effet des pratiques sur les communautés microbiennes du sol (chapitre 1), avec l'analyse des activités des enzymes extracellulaires ainsi que de la respiration de substrats carbonés. Nous avons observé que les taux de matière organique du sol superficiel augmentaient dans les parcelles en gestion biologique et favorisaient les activités enzymatiques des communautés microbiennes. A l'échelle intra-parcellaire, les inter-rangs enherbés présentent des communautés respirant des substrats carbonés plus complexes. Ces deux paramètres de gestion favorisaient également le recyclage des nutriments et la disponibilité de l'azote. La gestion biologique est également bénéfique aux communautés de collemboles (chapitre 2), également en partie liée à l'augmentation des taux de matière

---

organique. L'intensité d'utilisation mais surtout le nombre de pesticides appliqués, réduisent la diversité des communautés de collemboles, alors que la contamination du sol en cuivre, même à niveau élevé, ne semble avoir montré aucun impact sur nos communautés étudiées. A l'échelle intra-parcellaire, le travail du sol favorisait également la diversité de ces communautés. En dehors des pratiques, le pH et la saisonnalité modulait grandement la diversité des communautés, avec une période estivale défavorable. La diversité du paysage (chapitre 3) semble également jouer un rôle sur la biodiversité du sol. La partition de la  $\beta$ -diversité en ses deux composantes (remplacement et imbrication) a montré des communautés de collemboles hémiedaphiques contrastées entre parcelles biologiques et conventionnelles. L'augmentation de la surface de vignobles conduite en agriculture biologique dans le paysage, renforçait la diversité dans les parcelles biologiques ; mais pas dans les parcelles conventionnelles, plutôt favorisées par la proportion d'habitats semi-naturels environnants.

Ces travaux pointent l'importance de la gestion des sols en viticulture et surtout le rôle du taux de matière organique. La gestion biologique des parcelles, préserve davantage la biodiversité, par la diminution de l'intensité d'utilisation des pesticides, des effets ici assez faibles des contaminations en cuivre, alors que les effets en lien avec la gestion de l'enherbement sont plus contrastés. Enfin, le paysage est un élément essentiel à considérer dans la gestion des pratiques viticoles.

Mots-clés : pratiques viticoles, diversité taxonomique, diversité fonctionnelle, paysage, couverture du sol

**Abstract :**

Winegrowing practices are impacting biodiversity, in relation with the perennial nature of the crop and the simplification of the landscape. Soils are very often weeded or tilled, and vineyards are heavily dependent on phytosanitary treatments. However, these practices have an impact on biodiversity and the ecosystem services this biodiversity provides. One of the major objectives of the agroecological transition of vineyards is to find agroecological and integrated management practices based on the preservation of biodiversity and the services it provides. Thus, organic farming has developed, but how effective is it? Are there efficient practices that improve the functioning of winegrowing soils? What about the effects of landscape diversity? Our aim was to assess the impact of viticultural practices, at the field and inter-row levels; but also to evaluate the influence of the surrounding landscape. We focused on the activity of soil microorganisms and the diversity of mesofauna, the first links in trophic networks; these communities are at the heart of processes essential to soil functionality. To this end, our work was organized around the Bacchus network, a network of pairs of differently managed vineyards. The network is located in a relatively homogeneous wine-growing landscape, with a gradient of semi-natural habitats and organic farming areas.

Our studies focused on the effect of practices on soil microorganisms (chapter 1), with analysis of extracellular enzyme activities and respiration of carbon substrates. We observed that surface soil organic matter levels increased in organically managed plots, boosting the enzymatic activities of microbial communities. On an intra-plot scale, inter-row grassing resulted in more complex carbonaceous substrate-breathing communities. These two management parameters also favored nutrient recycling and nitrogen availability. Organic management also benefits springtail communities (Chapter 2), by increasing organic matter levels. The intensity of pesticide use, but above all the number of pesticides applied, reduces the diversity of Collembola communities, whereas soil copper contamination showed no impact on our studied communities. On an intra-plot scale, tillage also favored the diversity of these communities. Apart from practices, pH and seasonality greatly modulated community diversity, with an unfavorable summer period. Landscape diversity surrounding vineyards (Chapter 3) also appears to play a role in soil biodiversity. The partitioning

---

of  $\beta$ -diversity into its two components (turnover and nestedness) showed contrasted hemiedaphic springtail communities between organic and conventional plots. Increasing the area of organically-farmed vineyards in the landscape enhanced diversity in organic plots, but not in conventional plots, which were favored by the proportion of surrounding semi-natural habitats.

These studies highlight the importance of soil management in viticulture, avoiding acidification and, above all, the loss of organic matter. Organic management of vineyards preserves biodiversity to a greater extent, by reducing the intensity of pesticide use and, in this case, the effects of copper contamination are fairly slight, while the results for grass management are more contrasted. Finally, the landscape diversity is an important element to consider in the management of viticultural practices and its effect on soil biodiversity.

Keywords: viticultural practices, taxonomic diversity, functional diversity, landscape, soil cover.

---

**Remerciements :**

En premier lieu, je tiens à remercier Brice Giffard pour sa confiance en m'ayant permis de réaliser cette thèse à SAVE, pour son soutien, ses conseils, les lectures, relectures, re-relectures de publications et du manuscrit durant ces trois années, ainsi que le laboratoire SAVE, qui m'a permis d'y réaliser ces travaux. Je remercie également Adrien Rusch, de l'équipe biodiversité, pour son apport dans les différentes pistes de réflexion, ses questions en Comité de Suivi de Thèse qui ont beaucoup participé à repenser le sujet, son approche. A ce titre je tiens à remercier l'intégralité de mon Comité de Suivi de thèse ; Matthieu Chauvat, Yvan Capowiez et Laurence Denaix pour les discussions lors de ces rendez-vous annuels. Nul doute que ces moments m'ont été fort utiles, avec plus de questionnements et idées à explorer à la fin qu'au début de ces entretiens. Ces échanges ont été très importants dans ma façon d'aborder et concevoir les différents chapitres de ce manuscrit. Je remercie une nouvelle fois Laurence Denaix, qui était également ma directrice de stage de Master 2, et m'a permis de découvrir cet univers de la recherche, des sols viticoles ; mais aussi pour sa proposition de participer à la rédaction d'un chapitre d'ouvrage sur le cuivre dans les sols viticoles pendant cette thèse.

Ce manuscrit est le fruit de travaux sur le terrain, dans ce vaste réseau Bacchus, de parcelles viticoles. S'il y a quelqu'un que je dois tout particulièrement remercier pour sa contribution dans l'acquisition de toutes ces données c'est bien Benjamin Joubard. Il est évident que mes remerciements ne seront jamais à la hauteur de ta contribution ! Merci de m'avoir formé à l'identification des collemboles, de m'avoir assisté dans les différentes manip au labo et de m'avoir suivi et aidé sur absolument toutes les journées de terrain même quand il s'agissait de faire 7h-20h; qu'il fasse beau, qu'il pleuve et même qu'il grêle ; sur la route ou embourbé avec le véhicule dans la parcelle jusqu'à devoir se faire tracté en dehors ; merci. Beaucoup d'autres personnes m'ont également aidé lors de ces terrains, que je tiens à remercier : Sylvie Richart-Cevera, Léa Beaumelle, Etienne Ramadier, Vincent Vaux, Cyril Condomines, Olivier Fabreguettes, Suzy Flamé, Léa Boutin, Carlotta Ronceux, Lionel Delbac, et Pauline Tolle qui avec Thomas Costes ont coordonné le

---

réseau Bacchus durant ces trois années et m'ont fourni de nombreux documents qui ont été indispensables à l'analyse de données. Je tiens également à remercier Nicolas Fanin, Sylvie Milin et Cathy Lambrot, Cécile Bres du laboratoire ISPA pour leur très grande contribution à ce premier chapitre de thèse ainsi qu'à Lucie Bon qui m'a formé aux manip sur les activités enzymatiques et Marie Rouhaud que j'ai formé à mon tour aux mêmes manip lors de son stage avec Nicolas et moi. Je remercie également Louis Gross pour sa contribution au chapitre 3 pour l'acquisition des données de paysages sur QGIS.

Au-delà de ces remerciements techniques, je tiens à remercier ceux qui m'ont également entouré lors de ces trois années ; à commencer par mes collègues de bureau Marie Konan et Pierre Gastou pour m'avoir supporté, l'ensemble du bureau de l'association TerraDoc ainsi que Jessica Vallance pour ses précieux conseils durant la thèse. Je remercie également les amis qui étaient sur Bordeaux pour les moments de répits, les soirées, les week-ends et surtout Ivan à qui il reste encore une petite année avant de pouvoir écrire ses propres remerciements et qui a toujours été là pour m'écouter parler de collemboles sans vraiment savoir ce que c'était, pour m'avoir aidé à m'entraîner avant chaque présentation orale et pour tout son soutien depuis de nombreuses années passées depuis la fac. Et j'en profite aussi pour remercier Füsün et lui donner tout mon courage pour sa fin de thèse en Allemagne. Je remercie Rayane, qui m'a également grandement soutenu pendant ces trois années depuis l'Autriche, et nos conversations par téléphone interminables (et car tu voulais être remercié aussi). Enfin je remercie les membres de ma famille, ma mère et Ixel, pour les rares moments où je suis remonté à Lille mais également ma sœur, Geoffrey et Camille qui m'ont accueilli plusieurs week-end pour me changer les idées, parfois aussi pour bosser, sachant qu'avec une carbonade flamande je peux de suite plier bagages et faire 200km.

Pour finir, je remercie également mon jury de thèse qui a accepté d'évaluer mon travail, et leur souhaite une bonne lecture.

## Table des matières

Résumé :.....	5
Remerciements : .....	9
Table des matières .....	11
Table des Figures.....	15
Table des Tableaux.....	21
I. INTRODUCTION .....	23
1. Importance de la biodiversité en agriculture.....	23
1.1. Intensification de l’agriculture : déclin de la biodiversité .....	23
1.1.1. Evolution des pratiques et bilan.....	23
1.1.2. Constat sur la biodiversité et perspectives .....	24
1.2. Les services écosystémiques liés à la biodiversité .....	26
2. Vers une évolution des pratiques viticoles .....	30
2.1. Pratiques et traitements viticoles .....	30
2.1.1. Pratiques viticoles : une monoculture à risque.....	30
2.1.2. Pression phytosanitaire .....	30
2.1.3. Cas du cuivre .....	34
2.2. Pratiques et paysage .....	37
2.2.1. Pratiques bas intrants.....	37
2.2.2. Gestion de l’inter-rang .....	40
2.2.3. Paysage viticole & Ecologie .....	42
3. Mesurer la faune du sol.....	44
3.1. Clef de voûte de la fonctionnalité des sols.....	44
3.2. Collemboles et diversités d’approches .....	45
3.2.1. L’approche taxonomique .....	46
3.2.2. Les approches fonctionnelles.....	47
4. Mesurer les communautés microbiennes.....	50
4.1. L’apport des microorganismes dans l’étude du sol.....	50
4.2. Les outils de mesure des communautés microbiennes .....	51
5. Objectifs et démarche générale de la thèse .....	54
III. A travers le compartiment microbien : Les pratiques d’enherbement en inter-rang améliorent-elles la qualité et fonctionnalité du sol ? .....	55

IV-I. Mésofaune et fonctionnement du sol : Comment les pratiques intra et inter parcellaires influencent la diversité taxonomique et fonctionnelle des collemboles dans les sols viticoles ?	55
IV-II. Le rôle du paysage dans les pratiques : le paysage, un acteur majeur pour les communautés de collemboles au-delà des propriétés du sol ?	55
II. METHODES	58
2.1. Collemboles	60
2.2. Propriétés du sol	62
2.3. Microorganismes	63
2.4. Données de pratiques	63
III. Chapitre 1. Organic matter content rather than practices modulates microbial activities in vineyard soils	65
<i>Avant-propos</i>	65
Résumé	66
Abstract	67
Introduction	68
Material and method	71
2.1. Study site and management characteristics	71
2.2. Soil sampling	71
2.3. Enzymatic activities	72
2.4. Respiration analyses	74
2.5. Statistical analyses	74
Results	76
3.1. Management effects	76
3.1.1. Organic <i>versus</i> Conventional	76
3.1.2. Inter-row management: grassy <i>versus</i> tilled inter-rows	77
3.2. Substrate quality and diversity	78
3.2.1. Management organic vs conventional	78
3.2.2. Inter-row management	79
3.3. Effect of OM and pH on specific enzymatic activities	80
3.4. Effects of management in interaction with soil parameters	82
3.5. Implications on $C_{enz}:N_{enz}$ and $NO_3^-$	83
Discussion	86
4.1. Management effect on soil microbial activity	86
4.2 Inter-rows effect	88
4.3. The major role of organic matter and pH	89
4.4. Consequences on-nitrogen availability	90
Conclusion	91

Supporting information.....	92
IV-I. Chapitre 2. Pesticide use and soil disturbance shape springtail communities in vineyards.....	94
<i>Avant-propos</i> .....	94
Résumé.....	95
Abstract.....	96
1. Introduction.....	97
2. Material and method.....	100
2.1. Study area and vineyard characteristics.....	100
2.2. Soil sampling.....	101
2.3. Springtail community.....	102
2.4. Statistical analyses.....	103
2.4.1. Preliminary analyses.....	103
2.4.2. Taxonomic diversity, functional diversity and abundance of springtails.....	104
2.4.3. Community composition.....	106
3. Results.....	107
3.1. Species diversity of springtail community.....	107
3.2. Descriptive analysis of the environmental variables.....	107
3.3. Effects of season, pesticide use, soil management and characteristics on springtail community.....	108
3.3.1. Seasonal dataset.....	108
3.3.2. Year dataset.....	112
3.4. Multivariate analysis.....	113
4. Discussion.....	115
4.1. Pesticides and Minimum Age Under Viticulture.....	115
4.2. Copper concentration.....	116
4.3. Soil Disturbance.....	117
4.4. Seasonal Effect.....	119
4.5. Soil parameters: organic matter and pH.....	119
4.6. Springtail communities.....	120
Conclusion.....	121
Supporting information.....	121
IV-II. Chapitre 3. Landscape composition and management influence spatial $\beta$ -diversity of springtail life-forms in vineyards.....	123
<i>Avant-propos</i> .....	124
Résumé.....	125
Abstract.....	126

---

Introduction.....	128
Material and method .....	130
2.1. Study site and soils criteria.....	130
2.2. Landscape components and management .....	131
2.3. Soil mesofauna and feeding activity.....	132
2.4. Statistical analyses.....	133
2.4.1. Richness indexes and soil feeding activity.....	133
Results .....	136
3.1. Species richness.....	136
3.2. $\beta$ -diversity.....	137
3.2.1. Global $\beta$ -diversity .....	137
3.2.2. Epedaphic $\beta$ -diversity.....	139
3.2.3. Hemiedaphic $\beta$ -diversity .....	140
Discussion.....	142
4.1. Richness.....	142
4.2. Global $\beta$ -diversity .....	143
4.3. Epedaphics and hemiedaphics $\beta$ -diversity.....	145
Conclusion .....	146
Supporting information.....	147
DISCUSSION .....	148
Limites & Perspectives .....	168
Conclusion générale .....	174
REFERENCES .....	176
ANNEXE .....	198
Supplementary Material – Chapitre 1.....	201
Supplementary Material – Chapitre 2.....	212
Supplementary Material – Chapitre 3.....	231

## Table des Figures

Figure 1 - Relations entre la micro et mésofaune du sol; les éléments de pratiques (couverts, paysage) et la matière organique avec les différents services écosystémiques (issu de Tibi A., Therond O. (2017)) .	28
Figure 2 - Carte de la France métropolitaine indiquant l'indice de fréquence de traitement (IFT) total moyen en 2016 par bassins viticoles (issu de Simonovici 2019).	32
Figure 3 - Représentation de la dynamique d'un pesticide dans le sol. Arrivé dans le compartiment sol, le pesticide peut migrer en dehors de son point d'application, arriver aux nappes phréatiques ou aux cours d'eau. La partie restante dans le sol peut s'accumuler mais également être dégradée en métabolites qui peuvent à leur tour exercer certains effets (issu de Navarro et al., 2007).	34
Figure 4 - Carte de la France métropolitaine représentant les différentes teneurs en cuivre total ( $\text{mg.kg}^{-1}$ ) sur les premiers 30cm de sols (source: Gis Sol, RMQS, 2011).	35
Figure 5 - Evolution des surfaces viticoles en biologique et en conversion sur les 10 dernières années. Ce chiffre est en constante augmentation et concerne près d'un quart des surfaces viticoles françaises (source : Agence Bio)	38
Figure 6 - Conceptualisation des mécanismes amenant à la diversité locale d'une communauté d'organismes. La diversité locale est le fruit de filtres environnementaux mais également des capacités de dispersion (active ou passive) des individus d'une échelle spatiale (adapté d'après Isabwe et al., 2022).	43
Figure 7 - Représentation d'un EMI-score pour deux espèces de collemboles. Chaque critère morpho-anatomique pris en compte se voit attribuer une valeur, dont la somme indique le EMI-score de l'individu. Le score QBS <sub>c</sub> résultant est la somme des EMI-scores des différents individus selon leur présence ou absence dans l'échantillon.	49
Figure 8 - Schéma d'un puit utilisé dans la technique MicroResp™. Le sol est déposé au fond du puit avec la source carbonée à respirer. Le dégagement de CO <sub>2</sub> produit par cette respiration va modifier la colorimétrie du gel de détection (rouge Crésol) placé	

dans un puit en regard du premier, permettant une estimation de la quantité de substrat carboné respiré (issu de Campbell et al., 2003). .....	53
Figure 9 - Schéma global des hypothèses générales de la thèse. La taille des bactéries représente leur activité enzymatique, la couleur leur capacité à respirer des substrats carbonés plus ou moins complexes. Les collemboles sont représentés selon leur forme de vie (diversité fonctionnelle), avec les euédaphiques en profondeur, les hémiedaphiques dans la partie supérieure du sol et les epédaphiques en surface. Pour chaque forme de vie, une couleur représente une espèce distincte (diversité taxonomique). Les inter-rangs enherbés et travaillés sont représenté par la présence ou non du couvert végétal. Les arbres représentent la proportion d'habitats semi-naturels et le logo AB la surface en agriculture biologique, dans le paysage. ....	57
Figure 10 - Gradient paysagers (surface en agriculture biologique et proportion d'habitats semi-naturels à 500m) pour les 24 parcelles utilisées dans le chapitre 3. Les parcelles d'un même couple portent le même numéro. Les parcelles biologiques portent la lettre O et sont représentées par un cercle vide, celles en conventionnel la lettre C et sont représentées par un carré vide. ....	59
Figure 11 - Schéma représentant le plan d'échantillonnage effectué. Les bandes vertes représentent les inter-rangs enherbés, les bandes en marron les inter-rangs travaillés et en gris les rangs de vignes. Les triangles représentent les points d'échantillonnage, au centre de la parcelle, distants de 10m entre chaque point d'une même rangée. ....	61
Figure 12 - Differences in organic matter (OM) content between organic and conventional vineyards. A significant difference was observed, with a higher OM content among organic ( $2.77 \pm 1.04$ %) fields compared to conventional ones ( $2.16 \pm 0.68$ %). ....	77
Figure 13 - Results of the NMDS on total and specific enzymatic catabolic activities regarding Carbon-substrates respired by microbial communities (Bray-Curtis distances) in grassy inter-rows of organic and conventional vineyards. Green polygon (OIRE) corresponds to grassy inter-rows of organic vineyards. Red polygon (CIRE) corresponds to grassy inter-rows of conventional vineyards (stress = 0.14). The different C-substrates were assessed from Microresp <sup>TM</sup> . Blue axis correspond to	

organic matter content (OM), N enzymatic activity (Nenz), C enzymatic activity (Cenz), C:N stoichiometry (CNenz) and $\text{NO}_3^-$ ( $\text{NO}_3$ ).....	79
Figure 14 - Results of the NMDS on total and specific enzymatic catabolic activities regarding Carbon-substrates respired by microbial communities (Bray-Curtis distances) in tilled compared to grassy inter-rows of organic vineyards. Green polygon (OIRE) corresponds to grassy inter-rows. Red polygon (OIRT) corresponds to tilled inter-rows (stress = 0.13). The different C-substrates were assessed from Microresp <sup>TM</sup> . Blue axis correspond to organic matter content (OM), N enzymatic activity (Nenz), C enzymatic activity (Cenz), C:N stoichiometry (CNenz) and $\text{NO}_3^-$ ( $\text{NO}_3$ ).....	80
Figure 15 - Relationships between soil organic matter (%) and (A) nitrogen (N) potential enzymatic activities (mmol/kg) and (B) phosphorus (P) potential enzymatic activities (mmol/kg), and between pH and (C) nitrogen (N) potential enzymatic activities (mmol/kg) and (D) phosphorus (P) potential enzymatic activities (mmol/kg). Red dots represent grassy inter-rows of conventional vineyards. Green dots represent tilled inter-rows of conventional vineyards. Blue dots represent grassy inter-rows of organic vineyards and purple dots represent tilled inter-rows of organic vineyards.....	81
Figure 16 - Change in $C_{enz}:N_{enz}$ stoichiometry relative to soil pH. Red dots represent grassy inter-rows of conventional vineyards, green dots represent tilled inter-rows of conventional vineyards, blue dots represent grassy inter-rows of organic vineyards and purple dots represent tilled inter-rows of organic vineyards. pH significantly decreased $C_{enz}:N_{enz}$ stoichiometry while no interaction with any studied management method was observed ( $y = 410.6 - 49.8x$ ; adjusted $R^2 = 0.39$ ; $P = 2.89.10^{-5}$ ; $n = 36$ : 18 vineyards with 2 modalities/vineyard).....	83
Figure 17 - Effect of organic (green) and conventional (brown) vineyard managements on soil $\text{NO}_3^-$ (mg/L). $\text{NO}_3^-$ reflects the availability of nitrogen in soils, which is enhanced by (A) organic management, (B) soil organic matter content (%) and (C) pH. In the figures B et C, red dots represent grassy inter-rows of conventional vineyards, green dots represent tilled inter-rows of conventional vineyards, blue dots represent grassy inter-rows of organic vineyards and purple dots represent tilled	

inter-rows of organic vineyards. $\text{NO}_3^-$ values significantly increased in organic vineyards (A) and were enhanced with % Organic Matter (B: $y = 2.22 + 2.18x$ ; adjusted $R^2 = 0.31$ ; $P = 2.27 \cdot 10^{-4}$ ; $n = 36$ ) and with soil pH (C: $y = -7.31 + 2.11x$ ; adjusted $R^2 = 0.24$ ; $P = 1.29 \cdot 10^{-3}$ ; $n = 36$ ).....	85
Figure 18 - Effect of the session (sampling sessions S1, S2 and S3) and of soil management within the vineyards (grassy and tilled inter-rows and vine rows) on springtail QBS-c. S1 refers to early spring session, S2 to late spring and S3 to autumn. A facet wrap was applied based on the nature of the management: grassy inter-rows (green boxes), tilled inter-rows (brown boxes) and vine rows (purple boxes). S2 shows a significant decrease of the QBS-c value compared to S1, indicating a negative effect (P-value < 0.01) in late spring (Table 1, Supplementary Table S2).....	109
Figure 19 - Effect of the session (sampling sessions S1, S2 and S3) and of soil management within the vineyards (grassy and tilled inter-rows and vine rows) on springtail abundance. S1 refers to early spring session, S2 to late spring and S3 to autumn. A facet wrap was applied based on the nature of the management: grassy inter-rows (green boxes), tilled inter-rows (brown boxes) and vine rows (purple boxes). S2 shows a significant decrease of abundance value compared to S1, indicating a negative effect (P-value < 0.001) in late spring (Table 1, Supplementary Table S2). .....	110
Figure 20 - Relationship between seasonal QBS-c values and organic matter content (log values). No-disturbed (0) rows and inter-rows are represented in red dot and lines, disturbed (1) rows and inter-rows values are represented by blue dots and lines. Three different types of lines representing the 3 seasons (S1: early spring, S2: late spring and S3: autumn with S1 in solid lines, S2 in dotted lines and S3 in large dotted lines). Higher functional diversity was found in disturbed modalities for every season. S2 presented significantly lower functional diversity in both disturbed and undisturbed rows and inter-rows compared to S1 and S3.....	111
Figure 21 - Relationship between the number of phytosanitary products applied (log values) among vineyards and QBS-c values. The main graphic represents raw data (empty dots) and the top-right insert represents the significant relationship, i.e., the	

prediction and standard errors from the Year QBSc Generalized Linear Mixed Model (Supplementary Table S3). .....	114
Figure 22 - Hemiedaphic richness response to the Treatment Frequency Index (TFI) increases (A) and the surface in organic management in the landscape at 250 m radius (%ORG250) (B). The TFI highly negatively impact hemiedaphic life-form richness (z-value : -5.141, p-value < 0.001), while the %ORG250 increases benefits to the richness of hemiedaphic springtails (z-value : 2.674, p-value < 0.01). .....	137
Figure 23 - Total $\beta$ -diversity response to the difference (between organic and conventional vineyards) in surface of organic management in the landscape at 500 m radius (t-value : 3.522, p-value < 0.01) (A), the difference (between organic and conventional vineyards) in semi natural habitats in the landscape at 500 m radius (t-value : -4.375, p-value < 0.01) (B) and the difference in soil aggregate stability (t-value : 2.735, p-value < 0.05) (C). .....	139
Figure 24 - Epedahic $\beta$ -diversity response to the difference (between organic and conventional vineyards) in semi natural habitats in the landscape at 500 m radius (t-value : -2.910, p-value < 0.05). $\beta$ -diversity is enhanced when surrounding semi natural habitats are near the conventionally managed vineyard while organic vineyards seems to be less affected. ....	140
Figure 25 - Hemiedaphic $\beta$ -diversity response to the difference (between organic and conventional vineyards) in surface of organic management in the landscape at 500 m radius (t-value : 4.809, p-value < 0.01) (A), the difference (between organic and conventional vineyards) in semi natural habitats in the landscape at 500 m radius (t-value : -2.970, p-value < 0.05) (B) and the difference in soil aggregate stability (t-value : 4.453, p-value < 0.01) (C). .....	141
Figure 26 - Schéma bilan de deux inter-rangs enherbés montrant les différences entre gestion biologique et conventionnelle. La diversité fonctionnelle et taxonomique en collemboles est identique. Les activités enzymatiques ne montrent pas de différences significatives, mais les communautés microbiennes respirent des substrats carbonés plus complexes en biologique. ....	159
Figure 27 – Schéma bilan avec des inter-rangs enherbés et travaillés de parcelles biologiques et conventionnelles. Au sein de chaque mode de gestion les inter-rangs	

---

travaillés et enherbés ne montrent pas de différence taxonomique (même nombre d'espèces) mais une différence fonctionnelle (QBSc) avec un score plus élevé dans les inter-rangs travaillés (espèces euédaphiques ont un EMI-score plus élevé). L'inter-rangs travaillé de la parcelle en conventionnel présente une respiration de substrats carbonés plus complexes ; mais les activités enzymatiques ne diffèrent pas significativement. ....	164
Figure 28 – Schéma bilan avec ajout des effets du paysage. La proportion d'habitats semi-naturels bénéficie plus aux parcelles en conventionnel (+) amenant de nouvelles espèces (turnover > nestedness) mais n'est pas néfaste aux parcelles biologiques (=). L'effet inverse est observé pour la surface en biologique dans le paysage, profitant plus aux parcelles en biologique (+).....	168

## Table des Tableaux

Tableau 1 - Effects of vineyard and inter-row managements (MNGT: 4 levels of management corresponding to organic and conventional crossed with tilled and grassy inter-rows plots) and of soil OM or pH on carbon (Cenz), nitrogen (Nenz), and phosphorus (Penz) enzymatic activities, C:N stoichiometry (CNenz) and  $\text{NO}_3^-$ . Results (F-values) of the models with management (MNGT) and OM are shown in the upper part and independent of the results of the models with management (MNGT) and pH indicated in the lower part of the table. Significant effects are shown in bold (\*\*P < 0.001 and \* P < 0.05). ..... 82

Tableau 2 - Main results of the effects of viticultural practices and soil variables on springtail community indexes over the 3 seasons (seasonal models in the upper part) or for the total year dataset (year models in the lower part). Significant relationships are shown in bold : “ $x_1^*$  of  $x_2$ ” means  $x_2$  models with this variable or group of variables selected over the total number of best models and  $x_1^*$  models with a significant effect of the explanatory variable. No  $x_1^*$  value means that the variable has been selected in the best models, but its effect was never significant (see Supplementary Tables S4 to S11 for the detailed results of all models). Cells with “+” indicate a positive effect of explanatory variables (columns) on springtail community indexes (lines), and cells with “-” indicate a negative effect. Empty cells indicate that the variable was not selected in the best models and cells with a “X” indicate that the variable was not tested and relevant in the set of models (seasonal effect in the year models). ..... 112

---

## I. INTRODUCTION

*« Notre maison brûle et nous regardons ailleurs. La nature, mutilée, surexploitée, ne parvient plus à se reconstituer, et nous refusons de l'admettre. [...] Il est temps je crois d'ouvrir les yeux... »*

J.Chirac, IV<sup>e</sup> Sommet de la Terre (2002), Johannesburg

### 1. Importance de la biodiversité en agriculture

#### 1.1. Intensification de l'agriculture : déclin de la biodiversité

##### 1.1.1. Evolution des pratiques et bilan

Comment nourrir le monde ? Avec l'accroissement démographique, s'est rapidement posé cette question. Des années 1960 avec une population mondiale d'environ 3 milliards (Veyret-Verner, 1965), nous sommes passés à 8 milliards d'êtres humains. Ainsi, l'agriculture s'est nécessairement développée. Les pratiques agricoles ont suivi plusieurs phases d'évolutions que sont les révolutions agricoles entraînant de nouvelles pratiques, de nouveaux préceptes. Les systèmes agraires ont transité d'un modèle agricole traditionnel à une agriculture moderne, fruit de la mécanisation. Par conséquent, les pratiques se sont intensifiées notamment avec la sélection d'espèces à plus haut rendement et l'utilisation accrue d'intrants (produits phytosanitaires, engrais) et de l'irrigation (Matson et al., 1997) ; c'est la « Révolution verte » (Conway, 1998). Afin de répondre à la demande d'une population mondiale grandissante, la production a dû évoluer et croître. Les surfaces agricoles et pastorales ont toutes deux augmentées d'environ 108% en 40 ans (Tilman et al., 2001). Ainsi, des années 1960 avec une production céréalière d'environ  $0.9 \times 10^9$  mégatonnes cette dernière est passée peu avant l'an 2000 à  $2.0 \times 10^9$  mégatonnes (Tilman et

al., 2002). En parallèle, l'utilisation mondiale en pesticides n'a cessé d'augmenter, atteignant plus de 2.5 millions de tonnes en 2020 (FAO, 2022a). De plus, cette intensification a également mené à des changements d'utilisation de terres, de pratiques, d'homogénéisation du paysage (Tscharntke et al., 2005) et une dégradation de la qualité des sols et des ressources naturelles pouvant menacer ces systèmes intensifs au long terme (Naylor, 1996). Pourtant, en 2021, on estime entre 702 et 828 millions, le nombre de personnes ayant souffert de faim (FAO, 2022b).

### 1.1.2. Constat sur la biodiversité et perspectives

L'intensification des pratiques, bien qu'ayant permis une production grandissante de denrées, a également entraîné dans son sillage une nouvelle problématique : le déclin de la biodiversité. Ce déclin de biodiversité est défini comme « la réduction de tout aspect de la diversité biologique (diversité aux niveaux génétique, espèces et écosystèmes) dans une zone donnée, par la mort, la destruction ou le prélèvement » (IPBES, 2017).

Le changement d'utilisation des terres est le facteur le plus probant entraînant un impact négatif sur la biodiversité (Newbold et al., 2015; Sala et al., 2000) à l'instar de l'intensification des pratiques (Matson et al., 1997). L'agriculture est impliquée dans plusieurs des 5 menaces sur la biodiversité (OFB, 2024) et limites planétaires (notre-environnement.gouv, 2024). L'utilisation d'engrais minéraux a entraîné l'eutrophisation d'écosystèmes empêchant le maintien de nombreuses espèces (Tilman et al., 2001). Les pesticides présentent une toxicité envers les organismes, d'autant plus lorsqu'ils se combinent (Beaumelle et al., 2023b; Lancaster et al., 2006). L'agriculture et la sylviculture représentent 21% des émissions françaises de gaz à effet de serre, en 2<sup>e</sup> position après les transports (29%) ("agriculture.gouv.fr", décembre 2022), or la pollution et les changements globaux affectent les conditions de vie et de maintien des

populations (Perrings, 2010). Bien que nous n'ayons pas connaissance de l'entière de la biodiversité existante, nous pouvons déjà noter que des espèces seront éteintes avant même que nous ne découvrons leur existence (Eisenhauer et al., 2019). Le nombre d'espèces considérées menacées par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) atteint le nombre de 45 321 en 2024 ("The IUCN Red List of Threatened Species," 2024.).

La simplification du paysage, a entraîné une perte en diversité végétale, elle-même responsable de perte de biodiversité envers certains taxons et notamment des insectes volants (Hallmann et al., 2017) à l'image des papillons et pyrales (Conrad et al., 2006; Nilsson et al., 2008), bourdons (Goulson et al., 2008); alors même que près de 80% des plantes sauvages dépendent des insectes pour la pollinisation (Ollerton et al., 2011; Potts et al., 2010), service écosystémique auquel l'homme peut difficilement palier. Cette perte se répercute également sur les maillons trophiques supérieurs comme les oiseaux (Benton et al., 2002) ; menaçant la stabilité des écosystèmes, et la pérennité d'autres services.

Au-delà de la diversité, c'est également l'abondance des espèces et la structure des communautés qui sont impactées. Sur ces dernières décennies, l'abondance moyenne des vertébrés a baissée de plus de 28% tandis que celle des invertébrés n'est que trop peu explorée mais en baisse depuis les années 1970, constituant une baisse de ressources pour leurs prédateurs mais également une baisse probable des services écosystémiques auxquels ils participent (Dirzo et al., 2014). Les changements climatiques peuvent également affecter la structure des communautés, en modifiant leur équilibre, favorisant certaines espèces (Daghighi et al., 2017). Les invertébrés du sol, sont parmi les communautés les moins explorées et pourtant non épargnées par les changements climatiques (Kardol et al., 2011),

---

Il est dorénavant plus que nécessaire d'opérer une transition vers des pratiques soutenables (Ruttan, 1999; Tilman et al., 2002) mettant l'accent sur la conservation de la biodiversité, dont la variété de gènes, d'espèces et de traits fonctionnels permettent le bon fonctionnement des écosystèmes et leurs services (Cardinale et al., 2012). Plus spécifique au sol, ce déclin de biodiversité est défini comme « la réduction des formes de vie, vivant dans les sols (quantité, variété) et des fonctions, entraînant une détérioration d'une ou plusieurs fonctions des sols ou services écosystémiques » (Bispo et al., 2009).

## 1.2. Les services écosystémiques liés à la biodiversité

Les services écosystémiques peuvent être définis de deux façons (Tibi and Therond, 2017). Ils sont d'une part définis comme étant les avantages que les hommes tirent des écosystèmes (*Ecosystems and human well-being*, 2005), définition du MEA (*Millenium Ecosystem Assessment*); et d'autre part, c'est la contribution des écosystèmes au bien-être humain. C'est-à-dire des caractéristiques et processus des écosystèmes qui peuvent profiter à l'homme (Haines-Young and Potschin, 2017), définition du CICES (*Common International Classification of Ecosystem Services*). Ces services rendus par les écosystèmes sont donc dépendant des caractéristiques et de la biodiversité des écosystèmes. Ils sont regroupés en plusieurs catégories : services d'approvisionnement, de régulation, culturels et de soutien ; qui sont eux-mêmes sous divisés (*figure 1*) et dont la biodiversité est au cœur de ces services (Barrios, 2007; Cardinale et al., 2012; Díaz et al., 2006; Hooper et al., 2005; Lavelle et al., 2006; Loreau et al., 2001; Naeem, 2002). S'opposent à ces services, les dis-services écosystémiques, comme la compétition pour l'eau, la perte d'habitat, le lessivage des nutriments, ou encore des effets non-ciblés des pesticides (Garcia et al., 2018; Zhang et al., 2007).

Le maintien de la biodiversité, a également une valeur économique. La pollinisation mondiale a par exemple une valeur économique annuelle estimée à 153 milliards d'euros (Gallai et al., 2009). La mesure économique mondiale de 17 services écosystémiques (*annexe 1*) a été estimée à  $33 \times 10^3$  milliards de dollars par année (Costanza et al., 1997). Aux Etats-Unis, la valeur économique des services écosystémiques liés aux insectes, est estimée à 53 milliards de dollars par année. Les invertébrés sont notamment d'une importance majeure dans les services de support et régulation, participant au cycle des nutriments, à la stabilité du sol, la production primaire, la régulation de l'eau (*figure 1*), ou encore à l'activation microbienne (résultat d'une hausse en nutriments dans les sols, par les activités des invertébrés du sol) (Blouin et al., 2013; Lavelle et al., 2006). Parmi tous ces services, une attention accrue est portée aux services de provision et régulation (Palomo-Campesino et al., 2018); notamment régulation naturelle des ravageurs, élément clef comme alternative à l'utilisation des pesticides (comme moyen de lutte biologique), dont les effets négatifs sont régulièrement pointés par la littérature depuis de nombreuses années (Beaumelle et al., 2023b; Endlweber et al., 2006; Frampton, 1999; Frampton et al., 2006; Gunstone et al., 2021; Haque and Winfried, 1983; Komárek et al., 2010; Lancaster et al., 2006; Pelosi et al., 2014).

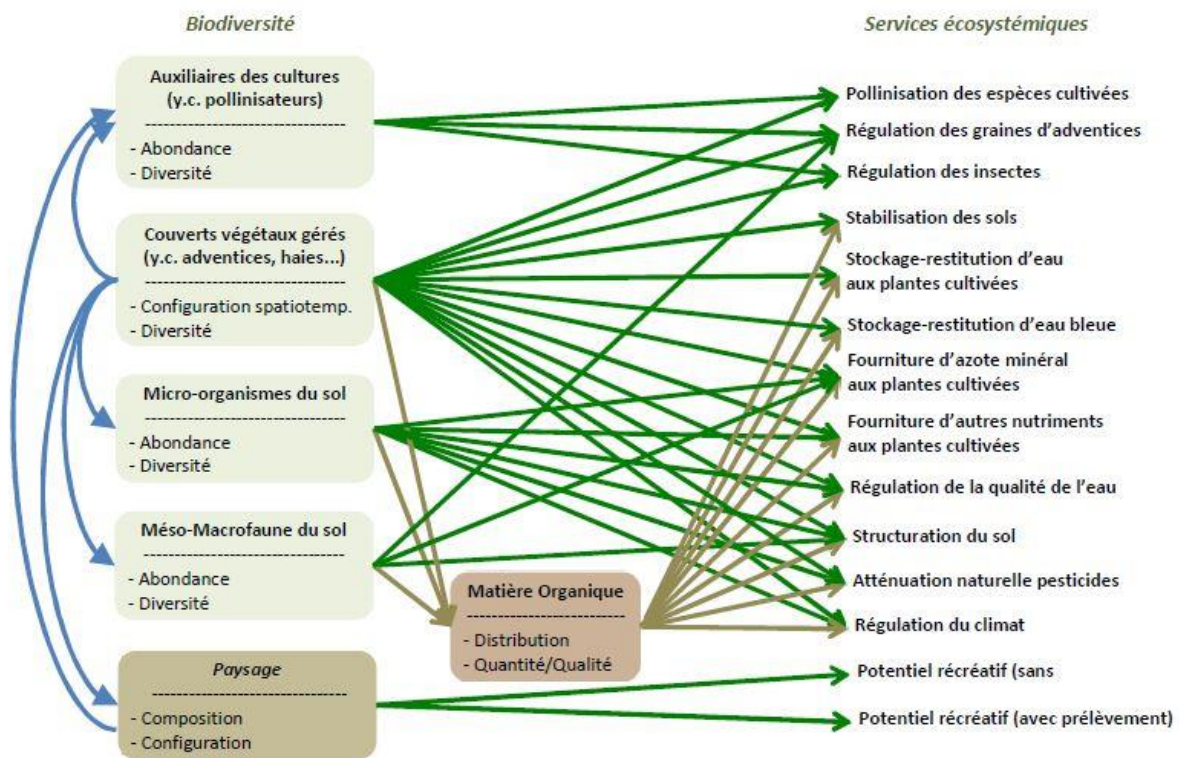


Figure 1 - Relations entre la micro et mésofaune du sol; les éléments de pratiques (couverts, paysage) et la matière organique avec les différents services écosystémiques (issu de Tibi A., Therond O. (2017)) .

La lutte biologique contre les parasites est notamment affectée par la monoculture (Andow, 1983), l'intensification à l'échelle locale et paysagère qui entraînent une baisse de la biodiversité (Tscharntke et al., 2005). Pourtant, cette biodiversité (végétale, animale) permet de promouvoir une lutte efficace contre les parasites (Díaz et al., 2006; Nicholls et al., 2008). Les scarabées réduisent l'habitat des parasites (Fincher, 1981) et leur conservation permettrait d'éviter des pertes de près de 380 millions de dollars (aux Etats-Unis) (Losey and Vaughan, 2006). L'utilisation de pesticides peut également réduire la régulation naturelle, en étant néfaste vis-à-vis de prédateurs ou parasitoïdes (eg : araignées, guêpes) (Pekár, 2012; Theenoor et al., 2024; Zhang et al., 2007), entraînant des pertes de rendement (Tscharntke et al., 2005). Au-delà de la biodiversité, d'un point de vue taxonomique, c'est également d'un point de vue fonctionnel qu'il faut l'envisager (Barrios, 2007), certaines espèces étant

considérées comme des espèces clefs, d'autres pouvant avoir des fonctions redondantes (Hooper et al., 2005, 2002), ou encore profiter à de multiples services écosystémiques par leurs fonctions ou la préservation de leur habitat (Wratten et al., 2012).

En agrosystèmes viticoles, la gestion intensive est notamment montrée comme un frein, abaissant la biodiversité sur- et sous-jacente ainsi que les services écosystémiques de provision de 20% (Winter et al., 2018), comparé à des gestions plus extensives, notamment sans travail du sol. Toutefois, la compétition pour l'eau entre adventices et plantes cultivées peut être problématique dans certaines conditions menant à un manque d'eau ou nutriments pour la culture (Garcia et al., 2018). L'importance de la gestion est donc dépendante du contexte, optimisant les compromis entre fournitures de services et de disservices (Giffard et al., 2022; Ostandie et al., 2022). C'est notamment le cas de la viticulture, où les régions viticoles varient par la disponibilité en eau à certaines périodes de croissance de la vigne (stress hydrique estival) et où les modalités de gestion sont réfléchies selon cette disponibilité et selon les types de sols plus ou moins propices au maintien d'enherbement permanents (Van Leeuwen et al., 2024). En viticulture, le sol, fortement rattaché à la notion de terroir, est d'une grande importance d'un point de vue culture et fonctions associées, et produit d'importants services écosystémiques de support, de provision et de régulation (Giffard et al., 2022). Avec les changements globaux, le sol et la notion de terroir sont menacés ; *ergo*, des services écosystémiques culturels, d'où une importance primordiale de trouver des méthodes favorisant la biodiversité et les services écosystémiques qu'elle apporte.

---

## 2. Vers une évolution des pratiques viticoles

### 2.1. Pratiques et traitements viticoles

#### 2.1.1. Pratiques viticoles : une monoculture à risque

La viticulture est une monoculture. Cet aspect l'expose donc à certains risques comparés aux systèmes de polyculture. La qualité du sol s'en retrouve impactée négativement (Q. Liu et al., 2021; Miguéns et al., 2007), à l'instar des vergers, autre système de monoculture, ils présentent des taux de biomasse microbienne faibles comparés à des systèmes de rotations de cultures ou encore de prairies (Dequiedt et al., 2011). La biodiversité en arthropodes est également défavorisée par les systèmes monocultureux comme la vigne (Joimel et al., 2021), vraisemblablement par un appauvrissement des ressources nutritives, mais également une homogénéisation des habitats locaux. A un niveau trophique supérieur, la richesse spécifique aviaire, est quant à elle négativement affectée par les paysages de monocultures comme c'est souvent le cas des vignobles (Barbaro et al., 2021). Conséquence de la monoculture, la présence d'une diversité éreintée, mène ces systèmes à être également sujets à des maladies plus fréquentes et sévères (Altieri and Nicholls, 2002) ; entraînant l'utilisation de produits phytosanitaires.

#### 2.1.2. Pression phytosanitaire

Ainsi, les systèmes viticoles dépendent grandement de l'utilisation de pesticides. En 2005, avec 3% de la surface agricole utile (l'ensemble des terres arables, surfaces toujours en herbes et cultures permanentes (dont les vignes appartiennent)), la viticulture représentait 20% de la consommation totale de pesticides (Aubertot et al., 2005). En viticulture, une centaine de substances sont autorisées (Macary, 2023). Cette forte dépendance est notamment attribuée aux

fongicides (Aubertot et al., 2005; Simonovici, 2019), tant la vigne est de plus en plus exposée aux maladies fongiques (mildiou (*Plasmopara viticola*), oïdium (*Erysiphe necator*), botrytis (*Botrytis cinerea*), esca (*Phaeomoniella chlamydospora*, *Phaeoacremonium minimum*, *Fomitiporia mediterranea*), black rot (*Guignardia bidwellii*)). Au fil des années, la tendance est à l'augmentation des traitements (*figure 2*) avec un IFT national moyen de 15.3 soit une augmentation de 21% par rapport à 2010 (Simonovici, 2019), communément mesuré par l'indice de fréquence de traitement (IFT) :

$$IFT = \frac{DA}{DR} \times PST$$

Avec : DA : dose appliquée sur la surface traitée, DR : dose de référence, PST : proportion de surface traitée (Ministère de l'agriculture et de la souveraineté alimentaire, 2023)

Les pesticides ont également eu pour but d'éliminer les plantes indésirables, limitant la compétition pour l'eau et les nutriments, permettant d'augmenter la production, les rendements. Toutefois, à mesure que les années passent, les quantités ont augmentées, car leurs impacts délétères sur l'environnement et leur avantage dans la productivité ont mené à une dépendance envers ces pratiques. Les pesticides appliqués se retrouvent (résidus, métabolites) en profondeur, et dans le compartiment aquatique (Hildebrandt et al., 2008; Manjarres-López et al., 2021; Patinha et al., 2018), menant à des problèmes de santé publique.

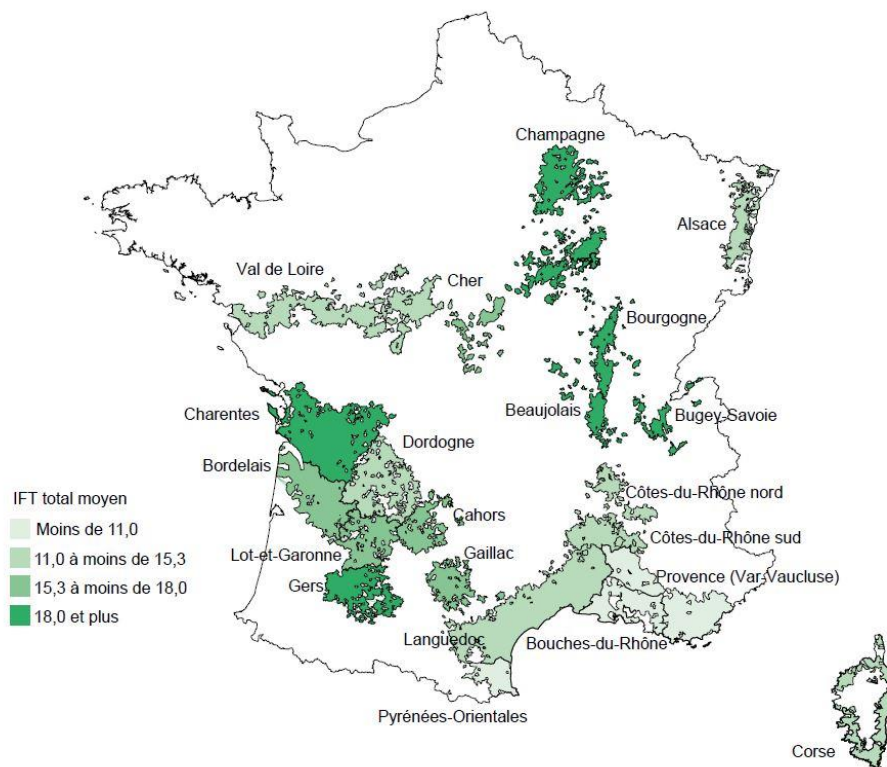


Figure 2 - Carte de la France métropolitaine indiquant l'indice de fréquence de traitement (IFT) total moyen en 2016 par bassins viticoles (issu de Simonovici 2019).

Leur dynamique (*figure 3*) et notamment leur accumulation dans les sols, leur adsorption à la matière organique, à la teneur en argile (Arias-Estévez et al., 2008), peuvent notamment poser problèmes au niveau de la biodiversité, sur l'ensemble des chaînes trophiques, résultant de processus de bioaccumulations voire bioamplification (Navarro et al., 2007). Par conséquent, les pesticides peuvent affecter des organismes non-cibles à l'inverse de certains organismes cibles, qui ont développé des résistances. Concernant la macrofaune, des doses élevées de pesticides entraînent des réponses comportementales chez les vers de terre comme une rigidification du corps (Haque and Winfried, 1983), des réactions d'évitement (Santos et al., 2012) mais aussi des dommages sur leurs activités enzymatiques, leur fécondité, leur croissance et leur survie (Pelosi et al., 2014). Toutefois, ce taxon semble moins sensible que ceux de la mésofaune

(collembolés, enchytrées) (Frampton et al., 2006; Joimel et al., 2022; Santos et al., 2012). De plus, la sensibilité des différents organismes, semble aussi être modulé par leur stade de vie, sans forcément affecter les organismes les plus jeunes (Fernandes et al., 2023). De plus, au sein même des taxons, certains pesticides n'affectent pas toutes les espèces de la même manière (Frampton, 1999; Frampton et al., 2006), probablement par une meilleure résistance de certaines espèces ou un mode de reproduction rapide (parthénogénèse) permettant le maintien de leur abondance (Endlweber et al., 2006). Il a également été observé une réponse positive à certains pesticides lorsque ces derniers affectent principalement leurs prédateurs (Frampton, 1999).

Dans le cas de la viticulture, dont les fongicides représentent la majeure partie des produits phytosanitaires utilisés ; le cuivre prend une place centrale. Sous forme de bouillie bordelaise ou de substance active de certains produits (zoxamide, cymoxanil) dont certains métabolites présentent une pertinence écotoxicologique (eg : acide 3,5-dichloro-4-méthylbenzoïque ; acide 2,6-dichloroterephthalique) mais dont les données de surveillance au niveau des sols manquent (Anses, 2022). Toutefois, le cuivre peut entrer en interaction avec d'autres substances (Komárek et al., 2010), entraînant des réduction d'adsorption du cuivre (Pateiro-Moure et al., 2007) ou encore la formation de complexes cuivre-pesticides comme avec le glyphosate (Arias et al., 2006; Morillo et al., 2000).

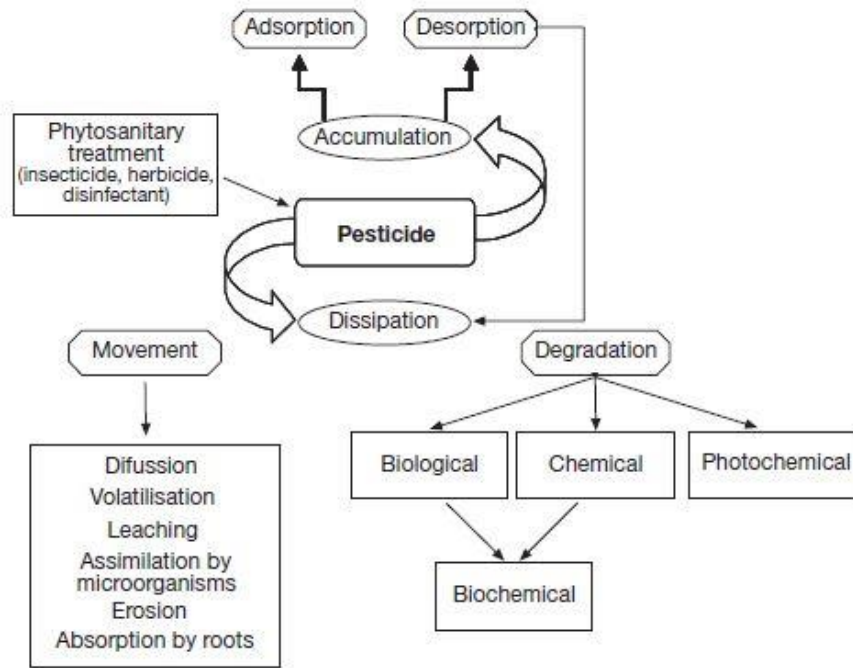
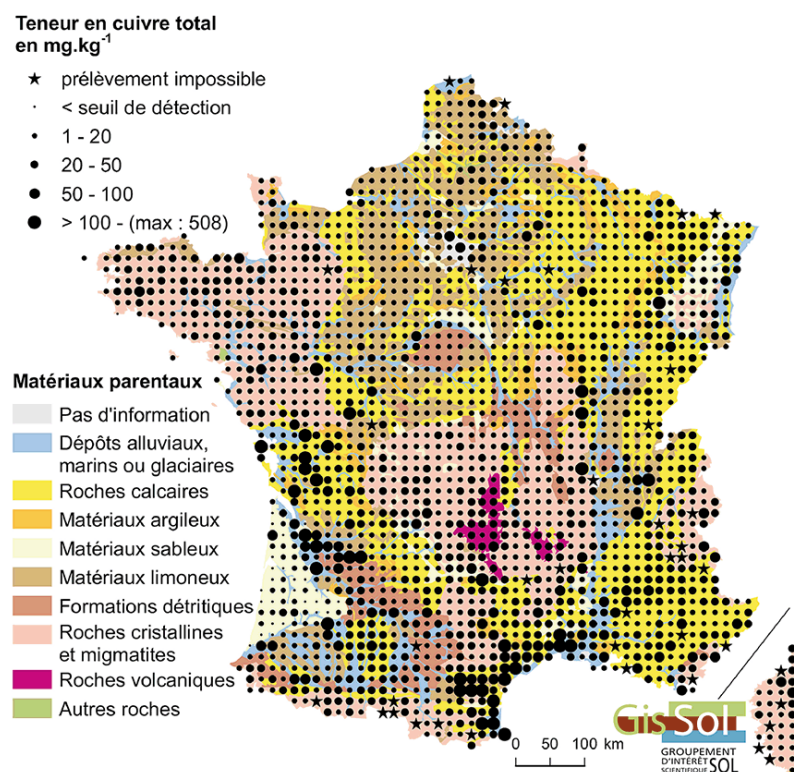


Figure 3 - Représentation de la dynamique d'un pesticide dans le sol. Arrivé dans le compartiment sol, le pesticide peut migrer en dehors de son point d'application, arriver aux nappes phréatiques ou aux cours d'eau. La partie restante dans le sol peut s'accumuler mais également être dégradée en métabolites qui peuvent à leur tour exercer certains effets (issu de Navarro et al., 2007).

### 2.1.3. Cas du cuivre

Le cuivre, élément trace métallique, est employé en tant que substance active de fongicides commerciaux, et dans la très ancienne bouillie bordelaise ( $\text{Ca}(\text{OH})_2 + \text{CuSO}_4$ , mis au point par Alexis Millardet, en 1882). C'est, par ailleurs, sous cette forme, que le cuivre est également utilisé en viticulture biologique. Si aux débuts, son utilisation pouvait atteindre 50kg/ha/an (Branas, 1984) puis 6 kg/ha/an (CE 889/2008). Actuellement, l'Europe a restreint « l'utilisation de produits phytopharmaceutiques contenant des composés de cuivre à une dose maximale de 28 kg/ha de cuivre sur une période de sept ans (soit une moyenne de 4 kg/ha/an) » (CE2018/1981).

Ces limites sont notamment fixées pour faire face à l'accumulation de cuivre dans les sols viticoles (*figure 4*), dont les teneurs sont liées à l'âge de la parcelle (Macary, 2023). Cette accumulation se fait notamment dans les 30-40 premiers centimètres du sol, et peut être affectée par les labours (Pierdet, 2020). Ainsi, l'accumulation de cuivre dans les sols viticoles se démarque des autres utilisations de sols, avec une teneur moyenne, échantillonnée par le réseau LUCAS (à l'échelle de l'Europe), de  $49.26 \text{ mg.kg}^{-1}$  (médiane :  $26.09 \text{ mg.kg}^{-1}$ ), contre  $16.85 \text{ mg.kg}^{-1}$  (médiane :  $11.58 \text{ mg.kg}^{-1}$ ) (Ballabio et al., 2018).



Source : Gis Sol, RMQS, 2011 ; Inra, BDGSF, 1998.

Figure 4 - Carte de la France métropolitaine représentant les différentes teneurs en cuivre total ( $\text{mg.kg}^{-1}$ ) sur les premiers 30cm de sols (source: Gis Sol, RMQS, 2011).

Cette accumulation est notamment induite par sa potentialité à se lier à la matière organique mais également aux oxydes et hydroxydes d'aluminium, de fer et de manganèse ; ainsi qu'à l'argile (Macary, 2023; Parat et al., 2002). Cette liaison à la matière organique a également pour conséquence un effet protecteur, rendant la biodégradation de cette dernière, plus difficile (Parat et al., 2002).

Toutefois, les teneurs en cuivre dans les sols viticoles ne sont pas directement liées à leur teneur dans la solution de sol voire leur disponibilité. En effet, le passage du cuivre dans la solution de sol et, *in fine*, dans les organismes, est modulé par certaines caractéristiques pédologiques. D'une part, la matière organique par sa capacité de liaison avec le cuivre joue, *de facto*, un rôle de frein à sa solubilité. D'autre part, le pH mais aussi la CEC (capacité d'échange cationique) ; modulent ce transfert. Un pH acide, aura un pouvoir de rétention moindre au niveau des constituants du sol et favorisera le passage du cuivre en solution de sol (Brun et al., 1998; Ouédraogo et al., 2022) , de même qu'une CEC faible va intrinsèquement avoir un plus faible pouvoir fixateur vis-à-vis du cuivre (Brun et al., 1998). Dans la solution de sol, la majeure partie du cuivre est liée à la matière organique dissoute mais une partie peut être disponible, sous forme d'ion  $\text{Cu}^{2+}$ , pouvant exercer une toxicité. Ce passage sous forme ionique est derechef conditionné par le pH (Bravin et al., 2009; Ouédraogo et al., 2022; Sauvé et al., 1997, 1995).

Ainsi le cuivre peut, sous certaines conditions, présenter un danger pour la faune du sol notamment sur la reproduction, paramètre semblant être le plus sensible, mais également sur la survie des individus, plus ou moins résistants (Criel et al., 2008; De Barros Amorim et al., 2005; Karimi et al., 2021; Macary, 2023; Viti et al., 2008) mais dont les espèces modèles sont restreintes au niveau des tests écotoxicologiques (eg : collemboles – *Folsomia candida* ; vers-de-terre -*Eisenia fetida*), et dont le sol (Spurgeon and Hopkin, 1995) et les formes

de cuivre peuvent influencer le pH, donc la toxicité résultante (Vázquez-Blanco et al., 2020).

## 2.2. Pratiques et paysage

### 2.2.1. Pratiques bas intrants

Par conséquent, l'impact négatif des traitements fait de plus en plus écho dans la littérature. Les analyses écotoxicologiques pointent du doigt les effets des produits mais souvent seuls, rarement combinés (Beaumelle et al., 2023b). De plus, l'interaction entre pesticides et fertilisants peut également modifier la fonctionnalité des sols, pouvant altérer certains processus comme le recyclage des nutriments (Muñoz-Leoz et al., 2012). La gestion biologique est ainsi mise en avant depuis les années 1970-1980 (Seufert et al., 2017), puis codifiée au niveau de l'UE en 1991 (*Règlement (CEE) n° 2092/91 du Conseil, du 24 juin 1991, concernant le mode de production biologique de produits agricoles et sa présentation sur les produits agricoles et les denrées alimentaires*, 1991). La gestion biologique est ainsi définie comme « un système de gestion globale de la production qui exclut l'utilisation d'engrais et de pesticides de synthèse et d'organismes génétiquement modifiés, réduit au maximum la pollution de l'air, du sol et de l'eau, et optimise la santé et la productivité des communautés interdépendantes de végétaux, d'animaux et d'êtres humains. » (OIV, 2021).

Toutefois, la transition d'une gestion intensive, conventionnelle, en faveur d'une conduite biologique se heurte aux politiques publiques de financement pour la conversion (CAB) de 350€/ha/an (PAC: campagne 2024, 2024) alors que cette transition implique une baisse de rendement et des contraintes techniques nouvelles.

A ce jour, 22% des vignobles en France sont en agriculture biologique (“Infographie - La viticulture française,” 2024), et la France représente un quart de la surface viticole biologique mondiale (OIV, 2021). La part de vignobles en biologique augmente constamment (*figure 5*), représentant 12 022 viticulteurs pour 131 790 ha en 2023, et dépassant (théoriquement) les 150 000 hectares en 2024 (~19 000 ha, en dernière année de conversion en 2023) (“Observatoire de la production bio nationale,” 2024).

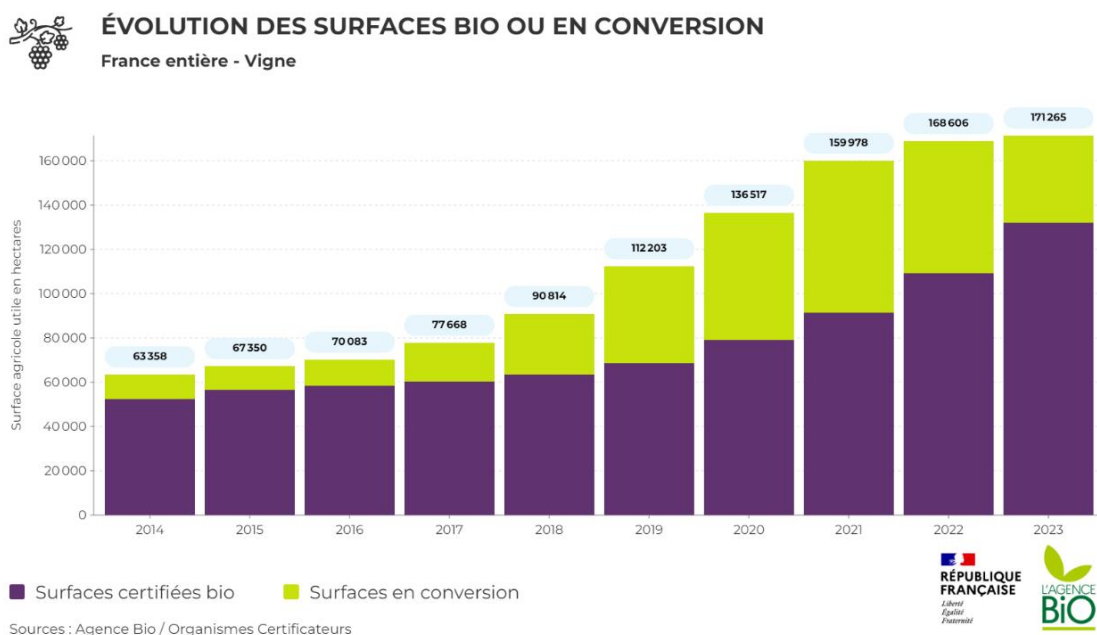


Figure 5 - Evolution des surfaces viticoles en biologique et en conversion sur les 10 dernières années. Ce chiffre est en constante augmentation et concerne près d'un quart des surfaces viticoles françaises (source : Agence Bio)

Ainsi, la gestion biologique des cultures, a pour objectif premier de protéger la qualité (physique, chimique et biologique) des sols, tout en maintenant la productivité de ceux-ci. A l'avenant de ces objectifs, a été observée une réponse approbative. L'agriculture biologique en général, a en effet des répercussions favorables sur les teneurs en matière organique dans les sols (Coll et al., 2011; Reilly et al., 2023), *idem* des teneurs en potassium (Coll et al., 2011; Reilly et al., 2023) et phosphore (Reilly et al., 2023).

Si le mode de gestion (biologique, conventionnel) semble favoriser certaines espèces de collemboles (et donc, la composition des communautés) (Alvarez et al., 2001), la gestion biologique promeut notamment leur abondance (+34.6%, (Ostandie et al., 2021a)). Les communautés microbiennes sont également favorisées, sur le plan de la biomasse notamment (Coll et al., 2011; Lori et al., 2017; Okur et al., 2009; Probst et al., 2008) moins de leur diversité (Beaumelle et al. 2022) mais également les activités enzymatiques (i.e. déshydrogénase, uréase, protéase,  $\beta$ -D-glucosidase) (Di Giacinto et al., 2020; Lori et al., 2017; Okur et al., 2009). Des observations similaires ont également été observées pour la richesse spécifique et l'abondance épigée, chez les papillons (Rundlöf and Smith, 2006), les carabes (Caprio et al., 2015) et les araignées (Caprio et al., 2015; Ostandie et al., 2021a)).

En dehors du système de gestion, le climat, le paysage, le type de culture et l'intensité de gestion sont des facteurs majeurs relevés par la littérature, témoignant d'une forte empreinte de la dépendance au contexte (Bengtsson et al., 2005; Lori et al., 2017; Roschewitz et al., 2005; Tuck et al., 2014), pouvant justifier certains résultats contrastés (eg : biomasse microbienne plus faible (-9.1%) dans les parcelles biologiques (Ostandie et al., 2021a) et une activité  $\beta$ -glucosidase plus faible en biologique (Lagomarsino et al., 2009)).

Sur l'objectif de productivité toutefois, les performances sont amoindries de 5 à 34% (Beaumelle et al., 2023a; Döring et al., 2019; Seufert et al., 2012) par rapport à une gestion conventionnelle. Mais plusieurs indicateurs sur la multifonctionnalité des systèmes, explorés par des approches multicritères (Borsato et al., 2020; Ostandie et al., 2022; Seufert et al., 2012) peuvent néanmoins favoriser la gestion biologique.

---

### 2.2.2. Gestion de l'inter-rang

En viticulture, la gestion de l'inter-rang peut également servir à palier certains effets négatifs de la monoculture. Cette gestion peut consister en la présence d'un enherbement spontané ou bien de mélanges de semis comme la fétuque (graminées) ; le trèfle, luzerne, féverole (légumineuses), formant des inter-rangs enherbés par la présence de couverts de végétaux répondants fonctionnellement aux besoins (traits fonctionnels) (English-Loeb et al., 2003; Kazakou et al., 2016). En contraste, une autre gestion de l'inter-rang consiste au labour de l'inter-rang ou encore d'application d'herbicides (en conventionnel).

La gestion extensive des inter-rangs, via la présence d'inter-rangs enherbés permet de promouvoir certains services écosystémiques et également de contribuer au maintien de la biodiversité. Plus précisément, les services écosystémiques de provision seraient augmentés de 20% en comparaison à une gestion intensive. Elle serait également renforcée par une gestion biologique de la parcelle (Winter et al., 2018). Plus en détails, l'utilisation d'inter-rangs enherbés a notamment pour effet, d'augmenter la fonctionnalité du sol, favorisant l'accumulation en matière organique dans les sols, ainsi que les fonctions microbiologiques, les teneurs en azote et les activités enzymatiques (Gattullo et al., 2020; Novara et al., 2020; Šimanský et al., 2023; Steenwerth and Belina, 2008). La respiration du sol en est également impactée, par l'interaction des pratiques à l'inter-rang avec le climat et les conditions du sol (Steenwerth et al., 2010). La présence d'une diversité des végétaux en surface, peut également promouvoir la biodiversité sous-jacente (Wardle et al., 2004), et donc la stabilité du système. Dans une autre culture pérenne mais tropicale (palmiers à huile), Asmah et al., (2017), énoncent notamment l'importance de la richesse spécifique en végétaux, composant les couverts végétaux. Ce lien végétation – faune du sol (endogée dans cette étude), a également été observée pour les arthropodes et arachnides épigées (Schaffers et al., 2008).

En ce sens, la promotion de la biodiversité par la présence d'inter-rangs enherbés (spontanés ou non) (Paiola et al., 2020), permet d'accueillir des prédateurs (eg : Carabidae, Forficulidae et Staphylinidae (Sáenz-Romo et al., 2019)) et parasitoïdes, améliorant le biocontrôle des ravageurs (eg : tordeuse de la grappe (Rusch et al., 2017), cicadelles et thrips (Nicholls et al., 2008)) (Blaise et al., 2021; Danne et al., 2010; Nicholls et al., 2008; Rusch et al., 2017; Sáenz-Romo et al., 2019) et maladies de la vigne, à l'image des incidences de *Botrytis cinerea* (Bernaschina et al., 2023) dont l'incidence paraît également liée à l'intensité de la gestion, avec une incidence réduite lors de fauchage, comparée à un labour (Bigot et al., 2022). Ces prédateurs sont d'autant plus favorisés, que les inter-rangs recensent une importante diversité végétale, notamment lorsque le paysage tend à être homogène (Beaumelle et al., 2021). La fréquence de fauchage des inter-rangs enherbés est également un paramètre important, puisqu'une baisse de la fréquence de fauchage, permet de favoriser l'abondance d'ennemis naturels, important pour le contrôle des ravageurs (Zanettin et al., 2021).

Le labour peut être plus ou moins fréquent (nombre de passages), et plus ou moins profond, utilisant différents outils. Il a été observé des effets négatifs réduits, voire bénéfiques, lors de labours superficiels, notamment sur la porosité du sol et l'infiltration de l'eau (Capowiez et al., 2009). La composition des communautés endogées en est également impactée, comme pour les vers de terres, dont les espèces anéciques sont défavorisées en cas de labour profond, mais beaucoup moins avec un travail du sol superficiel (Capowiez et al., 2009). Concernant les collemboles, les études sont plus disparates, rapportant des effets bénéfiques des enherbements sur les activités et abondances de collemboles (Möth et al., 2023a) ou parfois négatifs (Buchholz et al., 2017), souvent en lien avec un effet positif de l'enherbement sur les prédateurs des collemboles. Néanmoins, leur diversité ne semble pas en être affectée

(Buchholz et al., 2017; Pfingstmann et al., 2019). En opposition, les sols sans couverts, gérés par une utilisation importante d'herbicides, présente une diversité amoindrie (Sanguankeo and León, 2011).

Par rapport au produit final, la qualité des baies de raisin est également plus importante lors de leur maturation, par la présence de couverts végétaux ; en améliorant la vigueur des ceps (Bigot et al., 2022).

### 2.2.3. Paysage viticole & Ecologie

L'étude de l'écologie du paysage s'est rapidement développée dans les années 1990 et concerne l'influence du paysage sur les processus écologiques (Turner, 2005). Les paysages jouxtant les parcelles, sont essentiels puisqu'ils servent d'habitats refuges pour certains taxons comme les oiseaux, qui participent à la régulation naturelle (Barbaro et al., 2017; Rusch et al., 2017). Ils fournissent également des ressources complémentaires et des habitats moins intensivement gérés, et moins soumis aux effets non-intentionnels des pesticides. A ce titre, l'hétérogénéité des habitats est un élément central des travaux de recherche (Fahrig et al., 2011). Liée à cette notion d'hétérogénéité spatiale se pose aussi la question de la distance et de la taille des patchs, pouvant influencer la distribution des espèces dans le paysage (Fahrig, 2013), ainsi que les interactions entre espèces d'un milieu et le paysage avoisinant (Tscharntke et al., 2005). Les populations avoisinantes aux parcelles peuvent migrer de ces habitats paysagers vers les parcelles, transitoirement ou de façon pérenne, si la capacité de dispersion de l'espèce et les filtres environnementaux lui permettent d'arriver et se maintenir dans ce nouveau milieu voire de lui apporter un avantage compétitif si l'espèce s'adapte localement (*figure 6*).

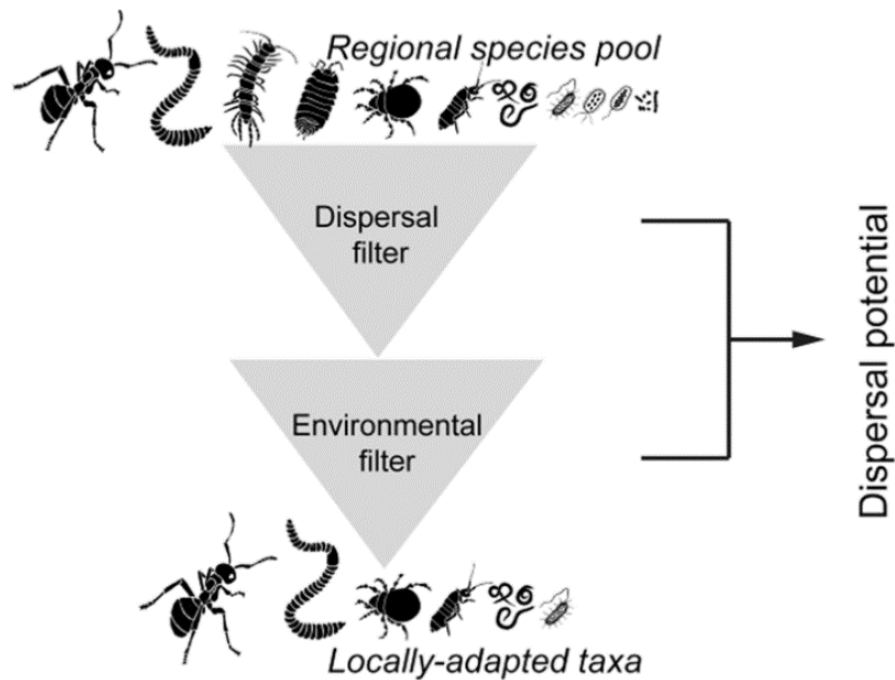


Figure 6 - Conceptualisation des mécanismes amenant à la diversité locale d'une communauté d'organismes. La diversité locale est le fruit de filtres environnementaux mais également des capacités de dispersion (active ou passive) des individus d'une échelle spatiale (adapté d'après Isabwe et al., 2022).

Seulement, dans les régions viticoles, les paysages sont grandement homogènes et les parcelles de vignes dominant ce paysage, dont la minorité est conduite en biologique. Cette conception mène à des paysages simplifiés, dans un but de productivité. Or, celle-ci mène également à des dommages envers la biodiversité (Paiola et al., 2020).

Penser la configuration des paysages et observer l'impact de celui-ci sur les parcelles est donc d'un intérêt majeur. La conservation de la biodiversité dans le paysage a fait naître deux concepts ; celui du *land-sharing* et du *land-sparing* (Fischer et al., 2014). Le premier vise à intégrer pléthore patches censés permettre la conservation de la biodiversité, via des pratiques agroécologiques, alors que le deuxième sépare aires de cultures et aires de conservations, plus

grandes mais moins nombreuses. Toutefois, les contextes, les cultures, l'intensité des pratiques (Rundlöf and Smith, 2006), le taxon étudié (Vanbergen et al., 2007) etc., sont autant de facteurs ne permettant pas de statuer sur une solution unique de gestion du paysage.

### **3. Mesurer la faune du sol**

#### **3.1. Clef de voûte de la fonctionnalité des sols**

La mésofaune et la macrofaune du sol regroupent une grande partie de la biodiversité animale endogée. Leur rôle central dans le fonctionnement des écosystèmes, dans la fonctionnalité des sols, en fait des organismes importants dans les études. En outre, ils sont indispensables pour certains processus inhérents aux sols, rendant de nombreux services écosystémiques (Cardinale et al., 2012). Parmi leurs rôles, ils participent notamment aux processus de décompositions, de structure et maintien des sols (i.e. porosité, agrégats, érosion) (Barrios, 2007; Blouin et al., 2013; Rusek, 1998), de suppression de parasites, donc de régulation naturelle (Freckman, 1988; Rusek, 1998) mais aussi de services culturels (via la valeur intrinsèque de leur diversité d'espèces, mal connue et inventoriée ou encore par la protection de reliquats archéologiques) (Blouin et al., 2013). Ces organismes endossent une essentialité dans les cycles du carbone et des nutriments (Bardgett and van der Putten, 2014; Barrios, 2007; Freckman, 1988; Sharpley et al., 1979), mais aussi pour la flore sus-jacente (Bardgett and van der Putten, 2014; Wardle et al., 2004). Ils œuvrent pour la régulation de l'eau, du climat, de la remédiation des sols (Blouin et al., 2013).

Toutefois, cette diversité est sensible, sujette aux contraintes de gestion des sols. Les préférences de conditions d'habitats, la sensibilité à certains produits (Beaumelle et al., 2023b; Frampton, 1999; Lancaster et al., 2006; Pelosi et al.,

2014), peuvent menacer la pérennité de certains taxons, donc de la stabilité des réseaux trophiques, des processus réalisés dans les sols et de la résistance et résilience des écosystèmes cultivés. Il est donc nécessaire de mesurer la biodiversité des sols, essentielle à l'agriculture. En 2009, (Bispo et al.) proposent une mesure à trois niveaux. 1) l'abondance et biomasse de la macrofaune, 2) l'abondance et diversité de la mésofaune ainsi que 3) la respiration microbienne. La mesure de la qualité du sol, traduction de son bon fonctionnement et donc de bonne santé biologique a également été mise en avant via des indicateurs comme Biofunctool (Thoumazeau et al., 2019b, 2019a). Ces mesures permettent notamment d'évaluer la qualité des sols, en regard des pratiques qui les affectent, à l'exemple des couverts végétaux (Sanguankeo and León, 2011).

### 3.2. Collemboles et diversités d'approches

Les collemboles font partie de la mésofaune (individus entre 100  $\mu\text{m}$  et 2 mm) du sol, et agissent comme acteurs sur le cycle du carbone et de l'azote, la végétation épigée (Filser, 2002; Harris and Boerner, 1990) mais également dans les services écosystémiques de régulation, contrôlant notamment une partie du compartiment microbien (Filser, 2002), limitant la sévérité de maladies induites par des champignons pathogènes (Sabatini and Innocenti, 2001).

Leur sensibilité à l'égard de la gestion des sols, en fait de bons indicateurs pour évaluer les effets des pratiques, des produits appliqués, des perturbations. Pour évaluer ces impacts, des mesures écotoxicologiques ; mais également une approche taxonomique ou (plus rarement « et » (Chassain et al., 2023; Joimel et al., 2021)) fonctionnelle se sont développées. En écotoxicologie, l'espèce communément utilisée en France comme modèle est *Folsomia candida*,

notamment via un test de contamination chronique (règlementé par une norme ISO depuis 1999), en observant les effets de contaminants sur l'inhibition de la reproduction (ISO 11267 :2023), paramètre le plus sensible pour la plupart des organismes du sol étudiés (Karimi et al., 2021). Toutefois, les résultats écotoxicologiques ne concernant qu'une seule espèce, qui plus est parthénogénétique, ne sont pas forcément transposables à d'autres ; renforçant l'importance de continuer à étudier la diversité taxonomique et fonctionnelle en réponse à la contamination des sols même si les doses maximales autorisées sont respectées.

### 3.2.1. L'approche taxonomique

L'approche taxonomique, a été l'une des premières étudiées, s'intéressant aux réponses des collemboles à l'échelle de l'espèce ; cette approche s'est essentiellement centrée autour de la notion de richesse spécifique, et d'abondances de ce taxon afin d'observer les réponses à différents facteurs environnementaux qu'ils soient liés aux caractéristiques biophysiques du milieu ou aux effets directs et indirects des pratiques anthropiques dans les agrosystèmes. Cette approche permet notamment de mettre en avant des genres voire espèces qui pourraient être plus ou moins sensibles à ces facteurs. Ainsi, une certaine discrimination a pu être mise en place entre espèces acidophiles comme *Mesphorura yosii*, et alcalinophiles à l'instar de *Isotoma notabilis* (Hågvar, 1994) mais aussi de pointer la différence de sensibilité de certaines espèces à l'égard de différents régimes de cultures ou de zones géographiques (Alvarez et al., 2001), ou encore vis-à-vis des pesticides (Renaud et al., 2004).

Il a pu être également observé que certaines espèces étaient favorisées par des taux de matières organiques élevées (i.e. *Tomocerus varius*, *Folsomia*

*hidakana*) et d'autres moins (i.e. *Mesaphorura yosii*, *Folsomia onychiurina*) (Hasegawa, 2002).

Plus largement, par cette approche taxonomique, il est possible d'observer des changements dans la composition des communautés et la dominance de certaines espèces dans celles-ci (Chauvat et al., 2003; Kuznetsova, 2003; Ponge et al., 2003).

Si cette approche permet d'apprécier l'impact des pratiques comme le labour (Bokova et al., 2023; Brennan et al., 2006), l'intensité d'utilisation des terres (Sousa et al., 2006) ou encore la gestion de l'inter-rang en milieu viticole (Möth et al., 2023a) sur la biodiversité ; elle ne renseigne pas sur la diversité fonctionnelle de la communauté étudiée. Ainsi, l'approche fonctionnelle s'est nouvellement démocratisée, en commençant par l'étude des formes de vie des collemboles, liées à leur rôle fonctionnel (Potapov et al., 2016).

### 3.2.2. Les approches fonctionnelles

En 1943, une première approche de distinctions entre formes de vie des collemboles a été énoncée (Gisin, 1943). Cette classification, malgré quelques remises en questions ((Bockemühl, 1956; Christiansen, 1964; Rusek, 1989; Stebaeva, 1970), mais voir Bonfanti, 2021), s'est développée pour donner les formes de vies encore aujourd'hui utilisées. On distingue ainsi les individus de surface (épédaphiques), de la couche superficielle du sol (hémiédaphiques), et des couches plus profondes (euédaphiques), à l'image de la classification des vers de terres (Bouché, 1977), elle-même remise en cause. Toutefois, cette classification ne tient en compte que le positionnement vertical des individus, omettant certains aspects morphologiques qui peuvent être considérés comme traits fonctionnels, basés sur leur anatomie et leur morphologie (taille du corps, présence ou absence de la furca, ou encore de trichobotries etc.).

Ces différents éléments anatomiques, morphologiques, sont ainsi regroupés sous le terme de traits fonctionnels, définis comme étant des traits morpho-physio-phénologiques qui impactent la *fitness* (croissance, survie, reproduction) des individus (Violle et al., 2007). Renseignés dans des bases de données (i.e. BETSI), par la présence ou l'absence de certains critères ou de mesures à l'instar de la longueur du corps, critère le plus courant ; ces indicateurs permettent de constituer un référentiel permettant des comparaisons par certaines méthodes tel le *Community-Weighted Mean* (CWM : somme des valeurs d'un trait pour chaque espèce, pondérée par l'abondance relative de chaque espèce) ou encore de *Community-Weighted Variance* (CWV) (Gaüzère et al., 2019). D'autres indices ont également été développés pour rendre compte de la diversité fonctionnelle : la richesse fonctionnelle, la régularité fonctionnelle ainsi que la divergence fonctionnelle (Mouchet et al., 2010; Villéger et al., 2008).

D'autres approches fonctionnelles plus récentes utilisent des indices agrégatifs comme le *Soil Biological Quality arthropods* (QBS-ar) et sa variante concernant les collemboles (QBS-c) (Gruss et al., 2019; Parisi et al., 2005, 2003). Elles se reposent sur des indices éco-morphologiques (EMI) (*annexe 2, figure 7*). Dans cet indice, un score est attribué pour différents critères (taille, pigmentation, structures du tégument, ocelles, antennes, pattes, et furca), et la somme de ces valeurs donnera un score, attribuable à une espèce, reflétant son adaptation aux sols. Par la même logique, d'autres tables de scores se sont développées (Martins da Silva et al., 2016; Vandewalle et al., 2010).

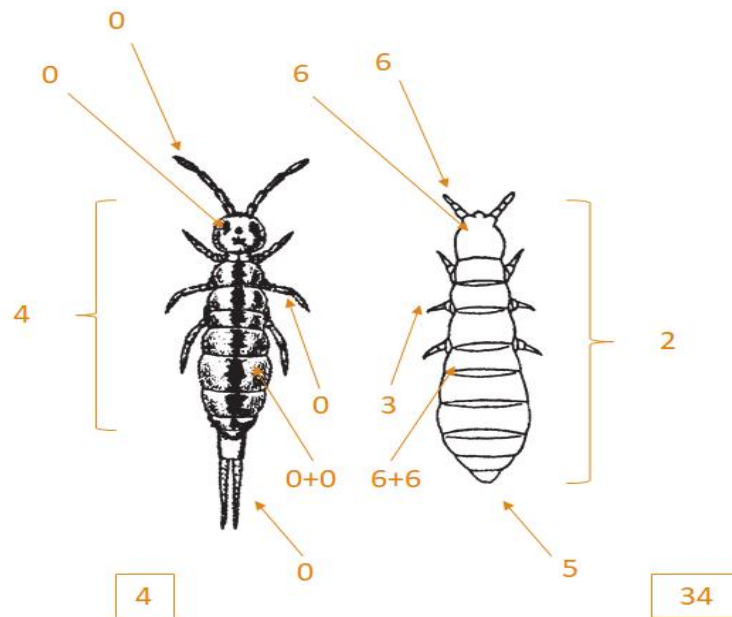


Figure 7 - Représentation d'un EMI-score pour deux espèces de collemboles. Chaque critère morpho-anatomique pris en compte se voit attribuer une valeur, dont la somme indique le EMI-score de l'individu. Le score QBSc résultant est la somme des EMI-scores des différents individus selon leur présence ou absence dans l'échantillon.

Ces approches fonctionnelles gagnent à être utilisées conjointement à une approche taxonomique puisque leurs informations sont complémentaires (Chassain et al., 2023; Pey et al., 2014), reliant changements dans la composition d'une communauté, mais également changement de fonctions, reliées aux formes de vies (Coulibaly et al., 2017). D'autre part, certains sols peuvent être fonctionnellement pauvres, mais taxonomiquement riches (Joimel et al., 2021), témoignant d'une redondance de fonctions, alliée à une certaine stabilité de ces mêmes fonctions, dont seule une étude combinant les deux approches peut rendre compte.

---

## 4. Mesurer les communautés microbiennes

### 4.1. L'apport des microorganismes dans l'étude du sol

Les communautés microbiennes du sol (bactéries, champignons) participent au fonctionnement du sol par des activités de recyclages de macromolécules et polymères issus des végétaux et de la faune du sol. Ce sont les premiers maillons de la décomposition (Bardgett and van der Putten, 2014). Leur activité détritivore les place à la base des réseaux trophiques, rendant disponible les nutriments essentiels pour les autres organismes ; d'où leur importance primordiale dans la fertilité des sols (Delgado-Baquerizo et al., 2016). Autrement dit, les microorganismes permettent la minéralisation de nutriments organiques, pour les rendre disponibles (Barrios, 2007). Ces organismes sont également responsables de processus de fixation d'azote au niveau des plantes, par symbiose, association ou en étant dans l'environnement proche (Barrios, 2007). Leur rôle dans les sols répond aussi, en plus de ces services de provision, à des services de régulation, via leur rôle de protection envers certains bioagresseurs telluriques (Brussaard et al., 2007).

Champignons et bactéries peuvent être classées notamment par leur rôle, entre taxons oligotrophes (rattachés à la stratégie K) et taxons copiotrophes (rattachés à la stratégie r) (Fierer et al., 2007; Yao et al., 2017). Ces deux types sont caractérisés par des communautés différentes, et sont favorisés par des habitats avec de hauts ratio Carbone/Azote et concentrations élevées de  $\text{NH}_4^+$  pour les oligotrophes ; et des taux élevés de *Substrate-Induced-Respiration* (SIR) et de  $\text{NO}_3^-$  pour les copiotrophes (Yao et al., 2017). Les activités des microorganismes, semblent également être spatialisées dans les horizons du sol (Lindahl et al., 2007), menant à de possibles altérations par les pratiques comme le labour, la gestion ; mais aussi aux paramètres du sols à l'instar du pH (Bååth, 1998; Bååth and Anderson, 2003; Creamer et al., 2016; David Fernández-

Calviño et al., 2010; Okur et al., 2009). Les fonctions auxquelles ces organismes participent, sont également pointées du doigt au regard des changements climatiques ; puisque ces derniers peuvent impacter ces organismes et ainsi altérer les processus de décomposition (Crowther and Bradford, 2013). Pourtant, l'étude des microorganismes en écologie a longtemps été complexe (Fierer and Lennon, 2011), et les méthodes pour les étudier sont relativement récentes (Campbell et al., 2003; Thoumazeau et al., 2017; Weber and Legge, 2010). L'étude des communautés microbiennes est donc d'un intérêt majeur, par leur importance dans la multifonctionnalité des écosystèmes, car l'impact des pratiques viticoles sur celles-ci n'est que trop peu exploré.

#### 4.2. Les outils de mesure des communautés microbiennes

Afin de décomposer ces éléments, le compartiment microbien recourt aux enzymes extracellulaires, qui, une fois excrétées, permettent ce recyclage. Ces enzymes extracellulaires interviennent notamment dans la cassure de certaines liaisons des macromolécules (i.e. la Leucine aminopeptidase coupe les liaisons protéiques ; la Phosphatase acide hydrolyse les liaisons phosphates organiques). Leur analyse permet donc de rendre compte des capacités métaboliques des communautés en confrontant les échantillons de sols à des enzymes, reliées à des activités relatives au carbone, à l'azote et au phosphore ; permettant d'avoir des informations sur la diversité fonctionnelle des communautés (Moscatelli et al., 2018). A noter ; puisque ces enzymes sont présentes en excès, cette mesure ne rend pas compte d'activités réelles, mais d'activités potentielles, mesurées par méthode fluorimétrique grâce à des indicateurs de fluorescence, dont celle-ci permet d'accéder à la vitesse de réaction catalysée par l'enzyme ; ou de quantités ayant réagi, mais aussi la stœchiométrie (C:N:P) des enzymes extracellulaires (Bell et al., 2013).

Plusieurs approches ont également cherché à mesurer la respiration des communautés microbiennes. Parmi ces approches, l'approche *Community-Level Physiological Profile* (CLPP) (Lehman et al., 1995) a pour objectif d'observer les fonctions des communautés microbiennes dans le temps et l'espace (Weber and Legge, 2010). Elle peut être réalisée par la technique des microplaques BIOLOG™ (Garland, 1997) ou encore de MicroResp™ (Campbell et al., 2003), cette dernière étant une version plus récente basée sur BIOLOG™. Cette méthode consiste à mettre en regard de l'échantillon à doser, différentes sources carbonées (plus ou moins complexes à respirer), et de mesurer l'activité du sol qui par leur réponse respiratoire va réagir avec un indicateur redox coloré (*figure 8*), puis mesuré par une technique fluorimétrique. Le livrable permet ainsi de rendre compte de Respiration Induite par Substrat (SIR) et de biomasse microbienne. La principale évolution de l'approche MicroResp™, est de permettre des mesures plus rapides (4-6h d'incubation), et sans nécessiter au préalable d'extraction ou de culture des organismes, en utilisant directement le sol à doser (Campbell et al., 2003).

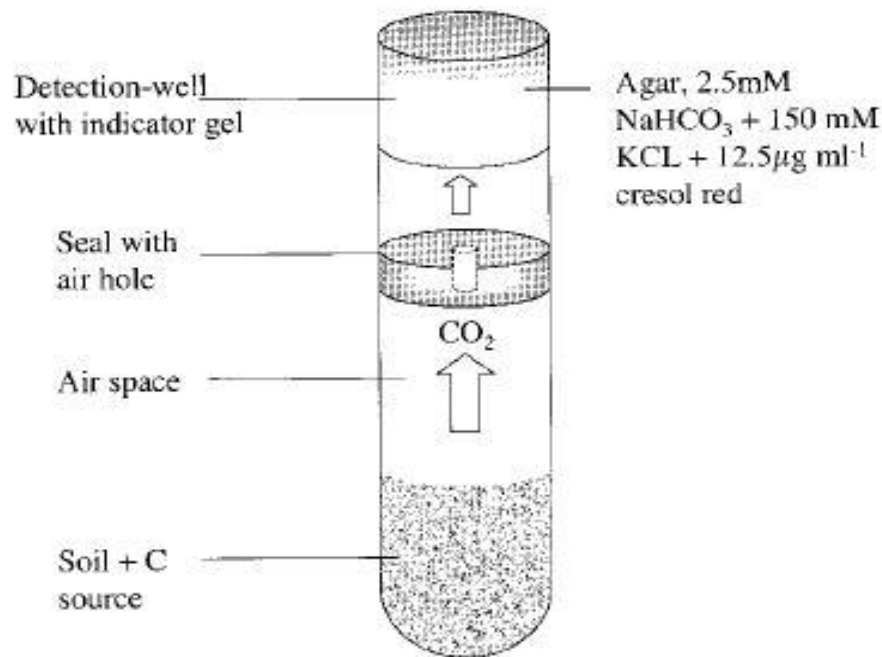


Figure 8 - Schéma d'un puit utilisé dans la technique MicroResp™. Le sol est déposé au fond du puit avec la source carbonée à respirer. Le dégagement de CO<sub>2</sub> produit par cette respiration va modifier la colorimétrie du gel de détection (rouge Crésol) placé dans un puit en regard du premier, permettant une estimation de la quantité de substrat carboné respiré (issu de Campbell et al., 2003).

Une autre mesure de l'activité de ces communautés est de mesurer la respiration basale du sol (SituResp®) : elle est elle-même basée sur la technique MicroResp™, et a pour avantage de permettre des mesures *in-situ*, sur des échantillons de sols frais (Thoumazeau et al., 2017), et d'être plus facilement accessible ; afin de faire partie d'un panel d'indicateurs, regroupés sous le protocole BIOFUNCTOOL (Thoumazeau et al., 2019b, 2019a). En revanche, cette technique n'utilise pas différentes sources carbonées, mais mesure la respiration basale du sol (BSR), après 24h d'incubation sur site.

Une autre méthode utilisée pour accéder à la composition des communautés, est la *Phospholip Fatty Acid Analysis* (PLFA). Cette méthode peut notamment compléter les techniques précédemment décrites ; puisqu'ici le livrable permettra d'avoir des informations sur la caractérisation des organismes qui

composent la communauté, et non des informations de diversités fonctionnelles (Dick et al., 1996). Cette méthode permet d'accéder au ratio champignons/bactéries mais aussi la part de bactéries Gram- et Gram+, et de voir ainsi en quelle ampleur les pratiques, ou encore les paramètres du sol, affectent certains groupes (Zehetner et al., 2015). L'analyse d'ADN du sol est également utilisée pour quantifier la part de bactéries et champignons des sols (Banerjee et al., 2019).

## **5. Objectifs et démarche générale de la thèse**

Ces prolégomènes nous ont permis de dresser le bilan et comprendre les enjeux actuels de la viticulture à savoir l'optimisation des pratiques afin d'améliorer la qualité et le fonctionnement des sols. Pour cela, la conservation de la biodiversité est un enjeu cardinal. Elle permet la réalisation de nombreux processus dans les sols, aide à la productivité et rend des services écosystémiques. Seulement, pour cela il faut comprendre comment les pratiques se répercutent sur la biodiversité. En viticulture, plusieurs échelles de pratiques se présentent : pratiques intraparcellaires comme la gestion de l'inter-rang ; les pratiques interparcellaires entre conduite biologique ou conventionnelle ou intensité d'utilisation de pesticides; mais également la structure du paysage environnant les parcelles. Pour cela, prendre en compte plusieurs compartiments de la biodiversité est essentiel tant l'impact des pratiques n'est pas uniforme sur l'ensemble des taxons.

L'objectif général de cette thèse s'intéresse donc à évaluer l'impact des pratiques à différentes échelles, sur la biodiversité du sol de parcelles viticoles en production. L'originalité de ces travaux est d'une part la prise en compte et confrontation des effets des pratiques sur les trois niveaux d'échelle ; mais également l'étude de plusieurs niveaux de biodiversité (micro- et mésofaune)

tant par un aspect taxonomique que fonctionnel. Pour répondre à cet objectif incluant une pluralité de pratiques à diverses échelles spatiales, il était donc indispensable d'étudier un large réseau de parcelles, élément auquel le réseau BACCHUS permettait de répondre à ces trois questions :

III. A travers le compartiment microbien : Les pratiques d'enherbement en inter-rang améliorent-elles la qualité et fonctionnalité du sol ?

IV-I. Mésofaune et fonctionnement du sol : Comment les pratiques intra et inter parcellaires influencent la diversité taxonomique et fonctionnelle des collemboles dans les sols viticoles ?

IV-II. Le rôle du paysage dans les pratiques : le paysage, un acteur majeur pour les communautés de collemboles au-delà des propriétés du sol ?

Cette première question (III), développée dans le Chapitre 1 met l'accent sur les communautés microbiennes du sol, peu étudiées dans les systèmes viticoles. Une approche fonctionnelle via la mesure de leur activité a été réalisée sur les pratiques intra- et interparcellaires dans l'objectif d'observer la variation et la diversité des fonctions remplies par ces communautés.

La question suivante (IV-I) est développée dans le Chapitre 2 et se distingue par la prise en compte des pratiques intraparcellaires par différents paramètres : la gestion de l'inter-rang, l'intensité de travail du sol ; et des pratiques interparcellaires via l'utilisation et l'intensité d'utilisation des pesticides en parcelles gérées en conventionnel ou en agriculture biologique ainsi que la contamination du sol superficiel en cuivre. Ces pratiques sont mises en relation avec la mésofaune du sol via l'étude des collemboles, à la fois sur le volet taxonomique et le volet fonctionnel. Le volet fonctionnel a été appréhendé par

l'utilisation du QBS<sub>c</sub> (voir partie 3.2.2) comme indicateur, dont la pertinence est discutée dans les parties « discussion » et « perspectives » de ce manuscrit.

Enfin, la dernière question (IV-II), plus exploratoire, est présentée dans le Chapitre 3. Cette étude s'est intéressée à ajouter la dimension paysagère, combinée à l'échelle interparcellaire sur les formes de vie des collemboles (voir partie 3.2.2), notamment par calcul de la partition de la  $\beta$ -diversité pour ces différentes formes de vie. A notre connaissance, aucune étude de ce type n'existe, alors que les différentes formes de vie des collemboles ont des fonctions différentes, des milieux de vies différents et conditions préférentielles.

Nos hypothèses générales s'articulent autour d'une meilleure fonctionnalité au sein des inter-rangs enherbés par la présence de taux de matière organique plus élevés et une absence de perturbation du sol, favorisant collemboles et activités microbiennes.

Les parcelles gérées de manière conventionnelle, devraient montrer des activités microbiennes et une diversité taxonomique en collemboles plus faibles dû à l'utilisation de pesticides dont les fongicides devraient réduire les activités de la composante fongique ; et des effets négatifs sur les espèces de collemboles plus sensibles. A l'inverse, la diversité fonctionnelle en collemboles ne devrait pas se retrouver grandement impactée (les espèces de surfaces, plus grandement exposées à ces produits présentant des valeurs de QBS<sub>c</sub> faibles).

Nous supposons également que les habitats semi-naturels et les parcelles en biologique dans le paysage, amènent de nouvelles espèces dans les parcelles, notamment espèces épédaphiques, alors que les espèces hémi- et euédaphiques devraient être favorisées par les conditions du sol. Ainsi, on s'attend à avoir des communautés relativement similaires, où les parcelles conventionnelles

présentent un sous-jeu de la communauté en biologique, par l'absence des espèces les plus sensibles aux produits phytosanitaires (hypothèse 2), soit une  $\beta$ -diversité principalement représentée par de la nestedness.

L'ensemble de ces axes sont résumés dans la figure ci-contre (figure 9):

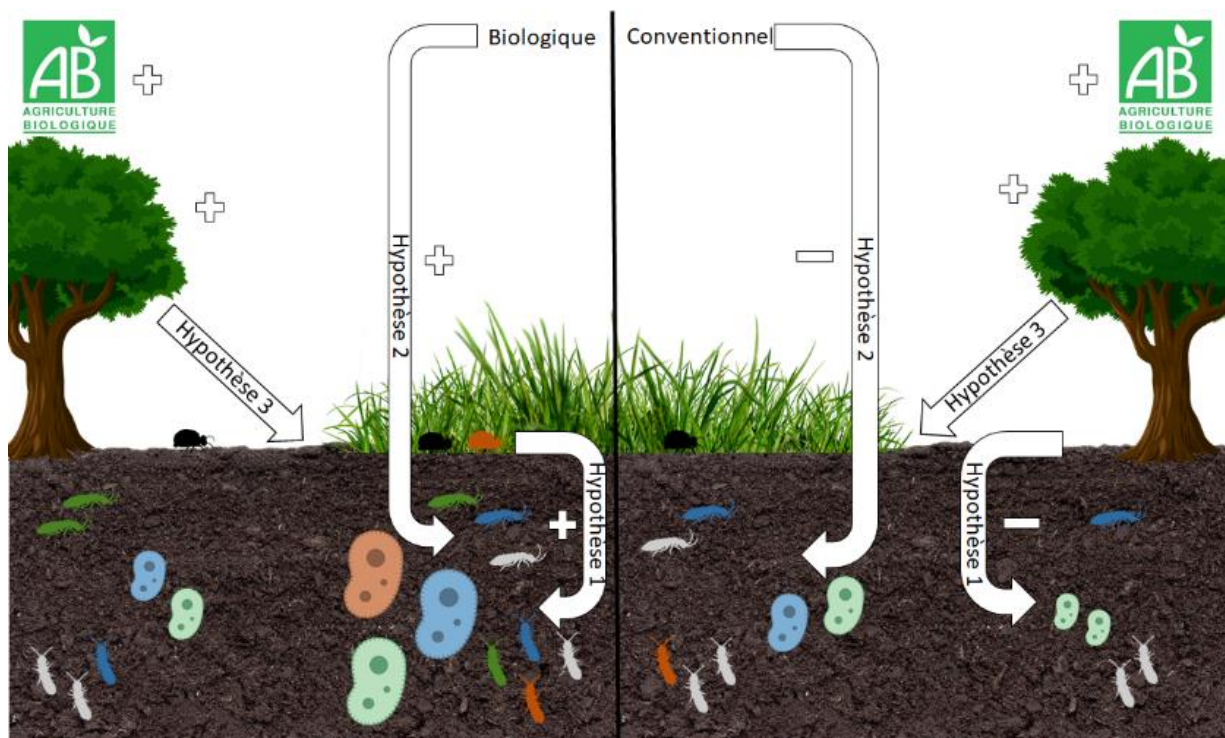


Figure 9 - Schéma global des hypothèses générales de la thèse. La taille des bactéries représente leur activité enzymatique, la couleur leur capacité à respirer des substrats carbonés plus ou moins complexes. Les collemboles sont représentés selon leur forme de vie (diversité fonctionnelle), avec les euédaphiques en profondeur, les hémédaphiques dans la partie supérieure du sol et les épédaphiques en surface. Pour chaque forme de vie, une couleur représente une espèce distincte (diversité taxonomique). Les inter-rangs enherbés et travaillés sont représenté par la présence ou non du couvert végétal. Les arbres représentent la proportion d'habitats semi-naturels et le logo AB la surface en agriculture biologique, dans le paysage.

---

## II. METHODES

### 1. Le site atelier BACCHUS : un « *living-lab* » au cœur de la thèse

Conçu en 2015, le site atelier BACCHUS s'étend du Libournais à l'Entre-Deux-Mers, et présentant des sols de textures très variées (*annexe 3*). Ce réseau met en relation des acteurs du territoire girondin avec l'UMR Santé et Agroécologie du Vignoble (SAVE) dans la conception des processus de recherche et d'innovation ("Le living lab," 2024). Ses activités sont liées à la transition agroécologique, aux relations entre pratiques viticoles et biodiversité. Le réseau se compose de 40 parcelles réunies par paires, le long d'un gradient de paysages qui, dans un rayon de 500m à partir de la parcelle, a une proportion d'habitats semi-naturels allant de 2 à 62% et de surface en agriculture biologique allant de 9 à 69% (*figure 10*). Chaque paire de parcelles comporte une parcelle conduite en viticulture biologique, et l'autre est conduite de manière conventionnelle. Parce que ces parcelles sont en contexte réel de production, les pratiques effectuées sur celles-ci sont du ressort des viticulteurs. Ainsi le réseau rassemble diverses pratiques et intensités de gestion.

Sur ce réseau de 40 parcelles, un ensemble de mesures dont les protocoles et méthodes sont précisés dans chacun des chapitres a été réalisé en 2021 (mésofaune et collemboles) et au début de l'année 2022. J'ai coordonné l'organisation du travail de terrain et la collecte d'échantillons et leur traitement au laboratoire pendant l'année 2022 en coordination avec les équipes de l'unité SAVE (INRAE, UMR1065) et ISPA (INRAE, UMR1391).

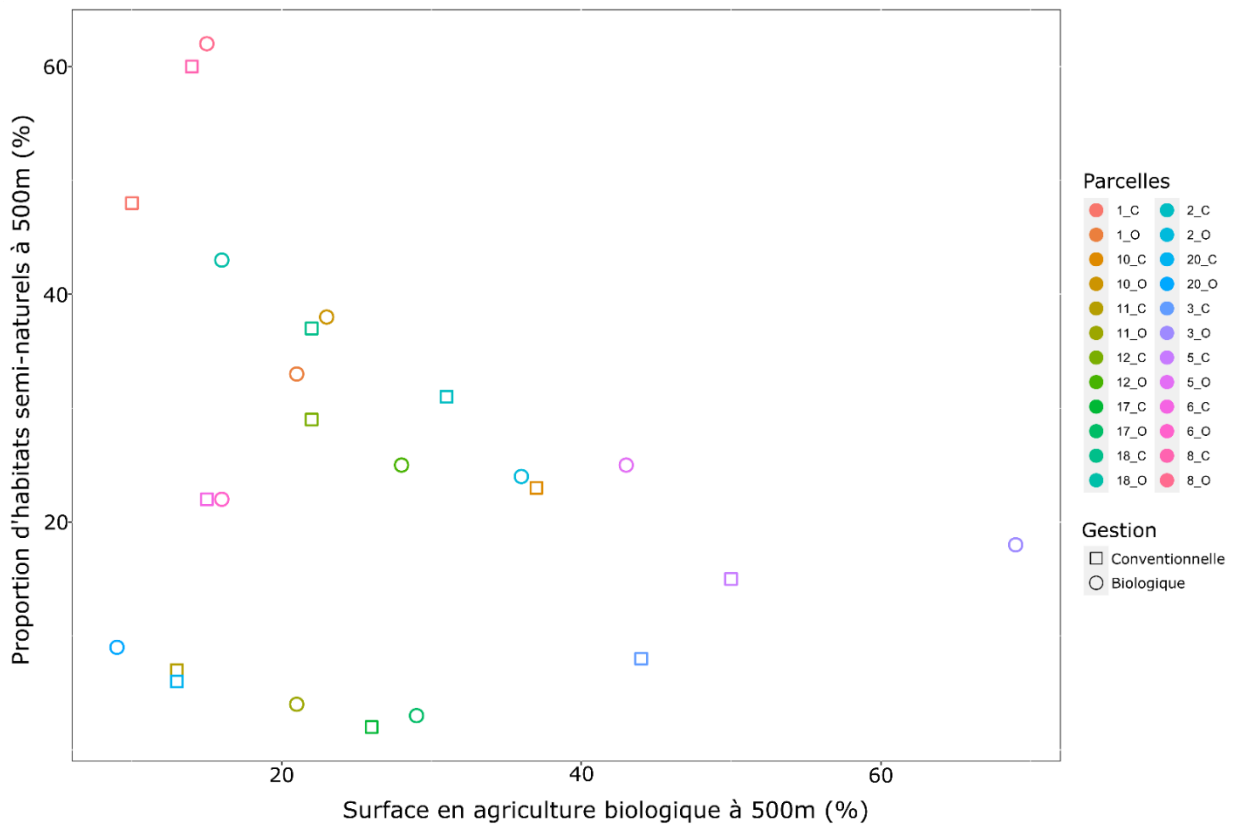


Figure 10 - Gradient paysagers (surface en agriculture biologique et proportion d'habitats semi-naturels à 500m) pour les 24 parcelles utilisées dans le chapitre 3. Les parcelles d'un même couple portent le même numéro. Les parcelles biologiques portent la lettre O et sont représentées par un cercle vide, celles en conventionnel la lettre C et sont représentées par un carré vide.

Après cette phase de détermination et d'acquisition des données de méthodes en laboratoire, les données ont été confrontées à de premières analyses en relation avec les paramètres physico-chimiques des sols et les pratiques des viticulteurs collectés entre 2020 et 2022 par Pauline Tolle puis compilés par Thomas Costes.

Cette première phase d'analyses des données a permis d'affiner les données à valoriser dans le cadre de cette thèse ainsi que de sélectionner des parcelles et données cohérentes avec les hypothèses à tester.

Pour chaque objectif de ce projet (III, IV-I et IV-II), différents couples de parcelles ont été sélectionnés. Pour la partie III (A travers le compartiment

microbien : Les pratiques de gestion de l'enherbement en inter-rang améliorent-elles la qualité et fonctionnalité du sol ?) neuf couples ont été sélectionnés. Chacun de ces couples présente les deux parcelles aux modes de gestion contrastés avec un enherbement alterné au niveau des inter-rangs. Concernant la partie IV-I (Mésafaune et fonctionnement du sol : Comment les pratiques intra- et inter-parcellaires influencent la diversité taxonomique et fonctionnelle des collemboles dans les sols viticoles ?) seize couples ont été sélectionnés ; mêlant tout type de gestion d'inter-rang (totalement enherbé, enherbement alterné, totalement labouré). La partie IV-II (Le rôle du paysage dans l'évolution des pratiques : le paysage, un acteur majeur pour les communautés de collemboles au-delà des propriétés du sol ?) regroupe douze couples de parcelles et seuls les communautés et échantillons des inter-rangs enherbés et du rang de vigne ont été pris en compte, notamment pour s'affranchir des perturbations plus ou moins intenses et variables dans le temps dans les parcelles.

## 2. Prélèvements et mesures

### 2.1. Collemboles

Les collemboles ont été échantillonnées (*figure 11*) lors de trois sessions d'échantillonnage réparties à différents moments de la « saison viticole ». La première session a été effectuée début printemps (31 mars – 2 avril 2021), avant les premières interventions à la parcelle. La deuxième session (4 mai – 5 mai 2021), correspond à la période de forte intensité de gestion. Enfin, la troisième session (26 octobre – 27 octobre 2021) représente l'état de la communauté à la fin de la saison, après les vendanges et presque plus de 2 mois après les éventuels derniers traitements phytosanitaires. Lors de chaque campagne d'échantillonnage, un inter-rang de chaque type (enherbé ou travaillé) ainsi que

le rang de vigne a été échantillonné. Pour cela, trois sous-échantillons de 300mL ont été collectés à la tarière et dont les points de collecte sont distants entre eux de 10m. S'en est suivie une extraction Berlese-Tullgren, et une identification au microscope pour chaque individu. Le montage et l'identification de chaque individu a nécessité environ 50 jours de laboratoire au cours de l'année 2022 (jeu de données final acquis en octobre 2022).

Ces données ont été utilisées pour les chapitres 2 et 3. Dans le deuxième chapitre, les trois sessions d'échantillonnage et les données de tous les inter-rangs et rang ont été utilisées pour les analyses ; alors que le chapitre trois n'a utilisé que les données issues de la première session d'échantillonnage, inter-rangs enherbés et rang de vigne; puisque d'autres données de ce chapitre,

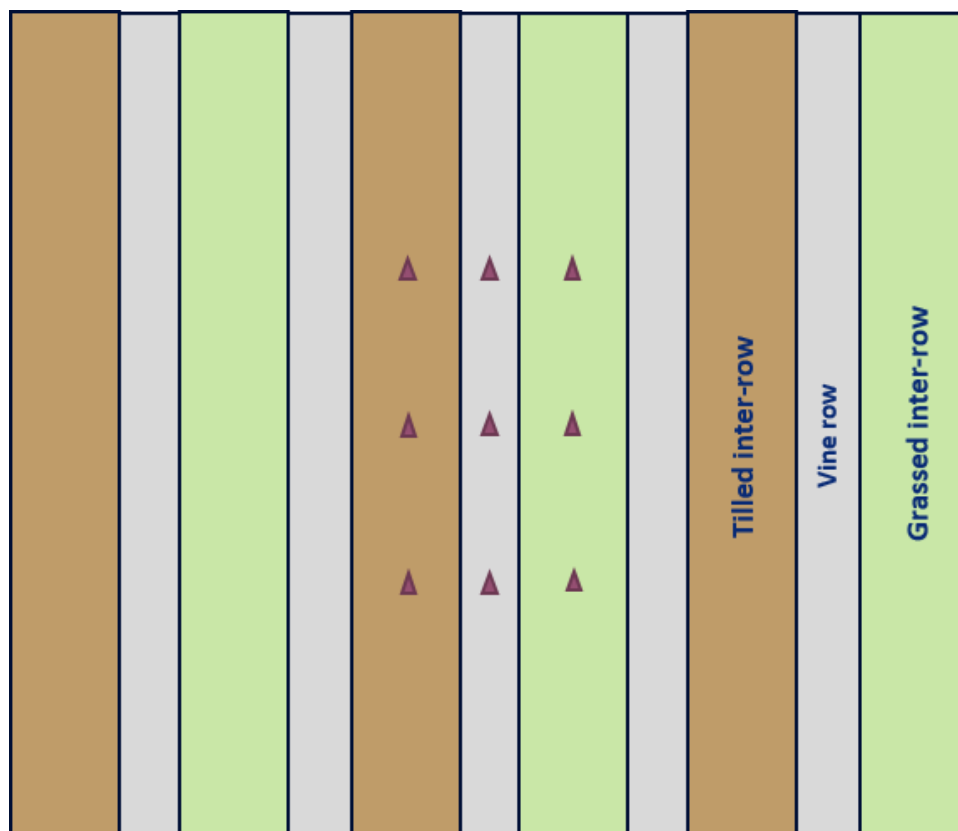


Figure 11 - Schéma représentant le plan d'échantillonnage effectué. Les bandes vertes représentent les inter-rangs enherbés, les bandes en marron les inter-rangs travaillés et en gris les rangs de vignes. Les triangles représentent les points d'échantillonnage, au centre de la parcelle, distants de 10m entre chaque point d'une même rangée.

---

collectées au printemps (stabilité des agrégats, bait-lamina) peuvent être influencées par les pratiques et la saison.

## 2.2. Propriétés du sol

Alors que le réseau BACCHUS est suivi régulièrement par une évaluation des propriétés du sol ; nous avons conduit de nouvelles analyses, afin d'avoir une valeur pour chaque type d'inter-rang des parcelles, et non une donnée globale de la parcelle pour le pH, le cuivre et la matière organique. Ces mesures ont été motivées par de possibles effets des pratiques sur ces paramètres. Le labour peut mener à un déplacement du cuivre en profondeur et donc différer dans les premiers centimètres du sol (centimètres échantillonnés) entre les inter-rangs. Les taux de matière organique peuvent être impactés par les pratiques ou encore l'activité biologique des sols, dont la littérature mentionne des activités différentes suivant le travail du sol. Le pH, par les produits appliqués pourrait fluctuer également entre les inter-rangs. Ces données ont été utilisées pour chaque chapitre. L'échantillonnage s'est déroulé de manière identique à celui des collemboles (voir schéma), au printemps 2022 par Benjamin Joubard et moi-même, pour une analyse par un laboratoire extérieur (AUREA AgroScience) en octobre de la même année.

Les données relatives à la stabilité des agrégats (chapitre 3), mais aussi celles aux taux de  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$  (chapitre 1) sont issues de la réalisation des protocoles BIOFUNCTOOL<sup>®</sup>. Lors de la thèse, ces différents indicateurs (AggSurf, AggSoil, Beerkan, VESS, IEM, Bait-Lamina, POXC) ont été mesurés au printemps 2022 sur chaque parcelle du réseau. L'indicateur SituResp de BIOFUNCTOOL a quant à lui été remplacé par MicroResp<sup>™</sup>, par souci de faisabilité (appareil de mesure sur le terrain spécifique, temps d'incubation de 24h sur site difficile à respecter sur un réseau étendu de parcelles). Ces

---

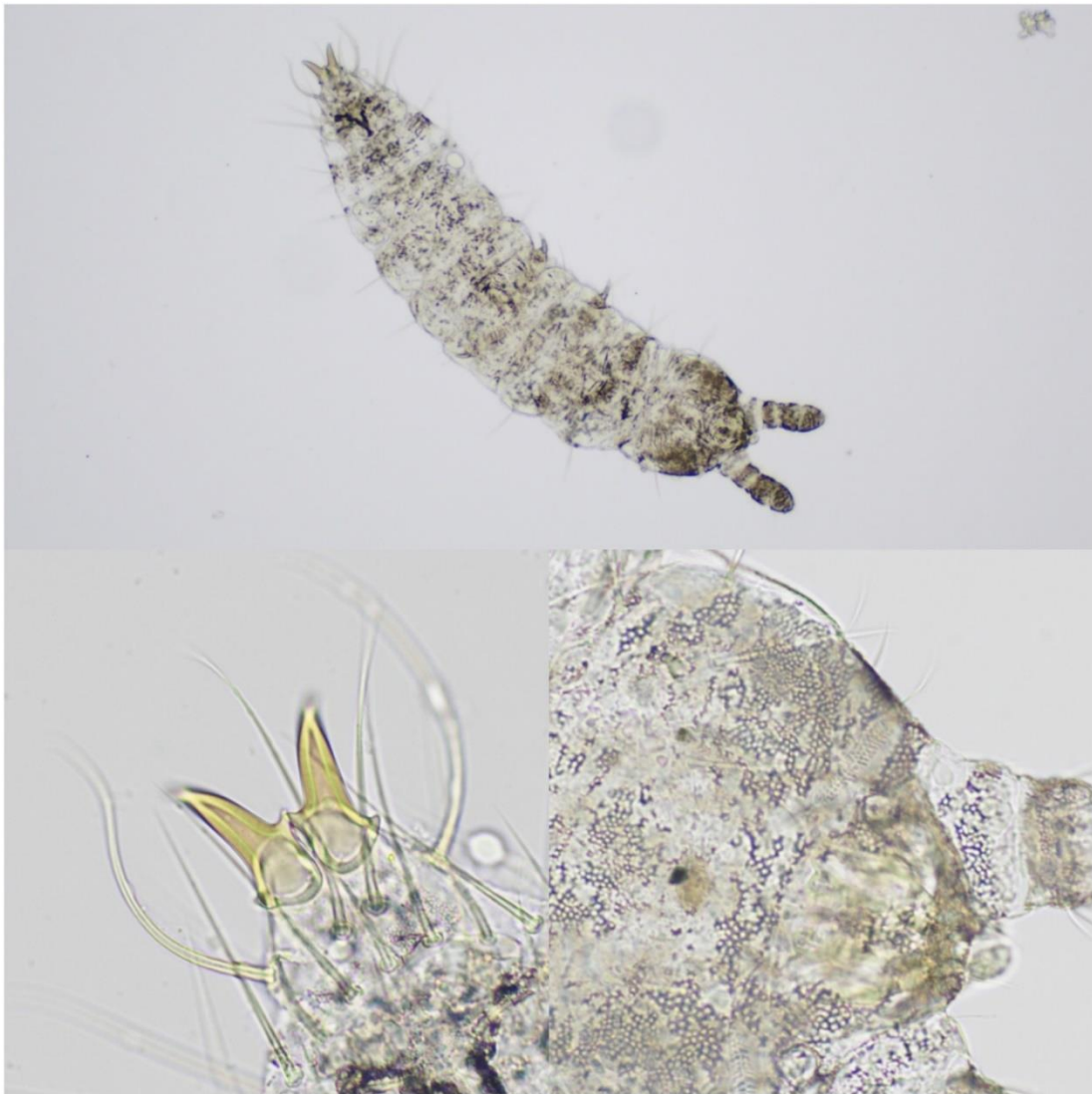
protocoles ont été réalisés avec la participation de plusieurs collègues de l'équipe Biodiversité de l'UMR SAVE et de l'UMR ISPA, le tout coordonné par Benjamin Joubard et moi-même.

### 2.3. Microorganismes

L'échantillonnage pour les microorganismes a été effectué printemps 2022 sur un design identique à celui des collemboles (voir schéma). Les sols utilisés pour MicroResp™ ont été laissés à l'air libre, réactivés avant analyse. Les échantillons pour les mesures enzymatiques ont été conservés au congélateur. Avec les mesures fines de pH réalisées, l'extraction des sols a pu être réalisée avec un buffer dont le pH était proche de l'inter-rang considéré, afin d'avoir les mesures les plus fidèles possibles (chapitre 1). Les mesures des activités enzymatiques ont été réalisées par Marie Rouhaud lors de son stage de fin d'études que j'ai supervisé entre mai et août 2022.

### 2.4. Données de pratiques

Les données relatives aux pratiques sont récoltées au sein de l'unité annuellement. Comprenant les calendriers de traitements des viticulteurs, donnant accès au nombre de passages, aux produits utilisés et les doses. Les opérations techniques sont également renseignées, mais les appareils et outillages ne le sont pas de manière exhaustive. Le nombre de produits utilisés à la parcelle (chapitre 2) a été récolté par ce biais. Le nombre de passages pour le travail du sol est également recueillis auprès des viticulteurs (chapitre 2). Enfin, La structure du paysage a été mesurée par SIG, via QGIS par Louis Gross.



*Neotullbergia tricuspis*

### **III. Chapitre 1. Organic matter content rather than practices modulates microbial activities in vineyard soils**

#### ***Avant-propos***

L'objectif de ce premier chapitre est de caractériser l'activité des communautés microbiennes dans les inter-rangs enherbés et travaillés de parcelles viticoles biologiques et conventionnelles. L'étude des communautés microbiennes s'inscrit dans ma volonté d'étudier plusieurs niveaux trophiques, dont fera suite l'étude des pratiques sur les collemboles. Pour ce chapitre, réalisé en collaboration avec l'UMR 1391, Interaction Sol-Plante Atmosphère (ISPA) ; j'ai décidé d'aborder ce compartiment microbien par une approche fonctionnelle, en évaluant les activités enzymatiques extracellulaires des communautés microbiennes liées aux cycles du carbone, de l'azote et du phosphore. Puis, nous avons évalué leur capacité à respirer des substrats carbonés plus ou moins complexes en regard des pratiques et des paramètres du sol. Afin d'avoir des données précises, nous avons mesurés ces paramètres du sol à l'échelle de l'inter-rang ; données qui seront par la suite réutilisées dans le chapitre 2. Ce chapitre a fait l'objet d'une publication scientifique dans *Pedobiologia* (<https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2024.151017>).

## Résumé

Le fonctionnement des sols est une préoccupation croissante dans l'agriculture et en particulier dans les vignobles. La gestion intensive par perturbation mécanique et l'utilisation de pesticides ont un impact négatif sur l'activité microbienne, qui est un facteur clef associé à la décomposition de la matière organique et au cycle des nutriments. Cette étude vise à évaluer la réponse des activités microbiennes du sol sous différents modes de gestion des vignobles (biologique et conventionnel) et dans des parcelles dont les inter-rangs sont enherbés ou travaillés. Nous avons sélectionné 18 parcelles dans le sud-ouest de la France, présentant des inter-rangs travaillés et enherbés (traitement alterné), 9 parcelles étant gérées de manière biologique et 9 de manière conventionnelle. Nous avons évalué les activités enzymatiques extracellulaires relatives à l'acquisition de C, N, P et Microresp<sup>TM</sup>, qui permet de mesurer les capacités cataboliques des communautés microbiennes du sol. Nos résultats ont montré que les systèmes biologiques avaient une teneur en matière organique du sol (SOM) plus élevée que les systèmes conventionnels. À l'échelle de l'inter-rang, les inter-rangs enherbés des vignobles biologiques diffèrent des inter-rangs travaillés en ce qui concerne les capacités cataboliques des communautés microbiennes, avec globalement une plus grande complexité de substrats C respirés par les communautés microbiennes. En outre, les enzymes liées à l'azote et au phosphore étaient positivement liées à la SOM et au pH du sol sur l'ensemble des sites et des modes de gestion, ce qui suggère que l'augmentation de la SOM peut avoir des conséquences positives sur le recyclage des éléments nutritifs, notamment le NO<sub>3</sub><sup>-</sup>. Dans l'ensemble, nos résultats soulignent l'importance de la teneur en matière organique du sol sur le fonctionnement microbien du sol dans les vignobles, ainsi que les avantages possibles des apports de matière organique sur le recyclage des nutriments et l'azote directement disponible.

## **Abstract**

Soil functioning is a growing concern in intensively-managed agricultural landscapes such as vineyards. Mechanical disturbance of the soil and pesticide use have deleterious impact on microbial activity, which is a key parameter for organic matter decomposition and nutrient cycling. This study aims to assess the response of soil microbial activities under different farming systems (organic and conventional systems) and inter-rows management (grassy or tilled inter-rows). We selected 18 fields in the southwest of France, supporting tilled and grassy inter-rows (alternating treatment) - 9 fields were managed organically and 9 were managed conventionally. We assessed extracellular enzymatic activities relative to C, N, P acquisition and Microresp<sup>TM</sup>, which allows to measure catabolic capacities of soil microbial communities. Our results showed that organic systems had a higher soil organic matter (SOM) content than conventional ones. At the inter-row scale, grassy inter-rows of organic vineyards differed from tilled inter-rows in catabolic capacities of microbial communities; with overall a higher complexity of C-substrates respired by microbial communities. Furthermore, N- and P-related enzymes were positively correlated to SOM and soil pH across sites and managements, suggesting that increasing SOM may positively impact nutrient recycling and notably NO<sub>3</sub>. Altogether, our results pointed out the importance of soil organic matter content on soil microbial functioning in vineyards as well as the possible benefit of organic matter inputs on nutrient recycling and nitrogen directly available in the vineyard.

**Keywords:** Vineyard, management, microbial respiration, enzymatic activities, soil health

## Highlights

- Microbial communities in grassy inter-rows are functionally more diverse
- Organic matter and pH are essential for N and P enzymatic activities
- Organic matter and pH do not influence soil  $C_{enz}:N_{enz}$  stoichiometry
- Soil organic matter content, soil pH but also organic management, promote soil  $NO_3^-$

## Introduction

Microorganisms play a central role in soil functioning, notably through their action on organic matter decomposition and nutrient cycling (Burns et al., 2013). The transition from traditional farming to intensive agriculture, coupled with the use of large amounts of pesticides, has led to a loss of soil organic carbon and microbial biomass (Okur et al., 2009). For instance, physical disturbance caused by tillage activities has been shown to reduce carbon microbial biomass by approximately 52% (Cotton and Acosta-Martínez, 2018), but also enzyme activities (Zuber and Villamil, 2016) by approximately 87% for  $\beta$ -glucosidase (Lagomarsino et al., 2011). There is an increasing number of studies addressing the influence of high-intensity management practices on the dynamics of soil organic matter (SOM) in vineyard soils (Abad et al., 2023; Syswerda et al., 2011). However, less is known about the potential positive effects of organic farming on soil microbial functioning and whether they have beneficial effects for vines through increasing nutrient availability in the soil.

The presence and the management of grass cover within vineyard rows and in inter-rows significantly influence SOM dynamics and microbial communities through various direct and indirect ways (Giffard et al., 2022). For instance, grass cover in vineyard inter-rows can enhance SOM accumulation

through root turnover and organic matter deposition, contributing to an increase in soil carbon inputs (Garcia et al., 2018; Steenwerth and Belina, 2008). Moreover, root rhizodeposition can in turn stimulate soil microbial activity (Banerjee et al., 2019), notably by promoting the proliferation of beneficial soil microorganisms involved in nutrient cycling and disease suppression (Giffard et al., 2022). However, soil mechanical disturbance have detrimental effects on microbial activities reducing their biomass and activity (Belmonte et al., 2018). In addition, extensive management of vineyard supporting spontaneous vegetation and limiting soil tillage may promote competition for water and nutrients between spontaneous vegetation and vines which in turn may limit vine growth and yield (Novara et al., 2021). Such a trade-off between soil and crop functioning requires clear information about the consequences of within-field management on crop and soil functioning to develop management strategies optimizing soil functioning without compromising crop productivity.

The effect of grass cover in vineyards on microbial activities is highly context-dependent in relation with factors such as soil pH and the quantity of organic matter (Banerjee et al., 2019; Engell et al., 2022; Rousk et al., 2010). In situations where soil pH levels are relatively low, grass cover may facilitate nutrient availability, thereby promoting vine growth (Aciego Pietri and Brookes, 2009). Similarly, in environments where vineyard soils have low initial organic matter content, grass cover can significantly enhance SOM accumulation, fostering improved soil structure for microbial communities (Abad et al., 2021; Bommarco et al., 2013; Reilly et al., 2023). However, in soils with high SOM, we can expect that the presence of grass cover might exacerbate nutrient immobilization (Belmonte et al., 2018; Peregrina et al., 2012), but the consequences on microbial activity and organic matter dynamics are still relatively unknown. Therefore, considering the quantity of SOM and the pH level is crucial for understanding the variability in responses of grass cover on

soil microbial functioning in vineyards, guiding tailored management practices to optimize both soil health and grapevine productivity.

In this study, our main objective was to assess the impact of management by comparing organic and conventional vineyards, and the effect of grass cover management on soil microbial activity (i.e., enzymes and catabolic capacities). We evaluated the context-dependency of these effects by using 18 sites across a wide range of soil types, which vary strongly in their SOM and pH values. We further compared tilled *vs* grassy inter-rows within each of the two types of management. First, we hypothesized that microbial activity should be higher in organically managed vineyards compared to conventionally managed vineyards due to a supposed more extensive management practices and reduced use of phytosanitary products (Hypothesis, H<sub>1</sub>) (Engell et al., 2022; Sannino and Gianfreda, 2001). Second, we hypothesized that the effect of vineyard management should also depend on inter-row management, with greater microbial activity and functional abilities of microbial communities in grassy inter-rows compared to tilled inter-rows due to a lower soil disturbance coupled to higher C inputs with the presence of an herbaceous cover (Hypothesis, H<sub>2</sub>) (Burns et al., 2013; Syswerda et al., 2011). Finally, we hypothesized that the effects of management would be stronger when soil C contents and pH are low, notably because increasing soil pH is known to increase enzymatic efficiency while increasing C inputs should stimulate microbial biomass and activity (Maxwell et al., 2020; Sinsabaugh et al., 2008) (Hypothesis, H<sub>3</sub>). The main originality of our study lies in assessing the context-dependency of vineyard management across various soil types and environmental conditions, with the objective to assess if this may impact soil C:N stoichiometry and nitrogen that can then be available for plant growth and grape quality.

## Material and method

### 2.1. Study site and management characteristics

The study site was in Nouvelle-Aquitaine, in the southwest of France in the long-term living lab BACCHUS. This represents a 910 km<sup>2</sup> area in a vineyard-dominated landscape (Muneret et al., 2019; Ostandie et al., 2021). Nine pairs of vineyards close to each other in the landscape were selected and each pair was composed of one vineyard managed organically and the other conventionally (Supplementary material, Figure S1). Each vineyard has an alternate row management with one row tilled out of two, the other one is covered by spontaneous vegetation mainly composed of ruderal and gramineous species (e.g: *Agrostis stolonifera*, *Cynodon dactylon*, *Potentilla reptans*, *Lolium* and *Trifolium* species). These vineyards presented a wide range of pH values (from 5.8 to 8.3) and diverse soil textures (Supplementary material, Table 1). The fields were in viticulture for a few decades to over 156 years. As they were in real production context, tillage was superficial in tilled inter-rows with an important variety of mechanical tools (< 10cm). Most of the rows in conventional vineyards were both mechanically and chemically weeded whereas the use of herbicides was banned in organic vineyards.

### 2.2. Soil sampling

Vineyards were sampled during early spring 2022. Each inter-row was sampled at three points in the middle of the field in the 0-10 cm layer. These sampling points were distant from the edge by 15 m and each point was 10 m apart from the next and were mixed in order to obtain composite sample. Plant debris were removed from these composite samples. The composite samples were then sieved at 5 mm and sent to a laboratory for soil analyses (AUREA AgroSciences)

to measure pH with glass electrode (NF ISO 10390) and organic matter content using sulphochromic oxidation of carbon followed by colorimetric dosage (NF ISO 14235) at the inter-row level (Supplementary material, Table S1). During the same period, we also collected and sieved soils for enzyme activities and MicroResp™ analyses. Composite samples for enzymatic activities were stored at -20°C, while composite samples for MicroResp™ were stored at ambient temperature.

We assessed available NO<sub>3</sub><sup>-</sup> in soils through anion exchangeable (2 cm x 5 cm) membranes following Biofunctool methodology (Thoumazeau et al., 2019) based on Qian and Schoenau, (2002) and Saggar et al. (1990). Briefly, exchangeable membranes were charged with NaHCO<sub>3</sub> 0.5 M solution for at least 24 h and kept at 4°C. Then, membranes were buried in vineyard soils the 1<sup>st</sup> or the 3<sup>rd</sup> of March, 2022 (3 replicates per inter-row per vineyard; points were located 15 m from the, with each point 10 m apart from the next, resulting in 108 membranes in total), and collected two weeks later and kept at 4°C. The collected membranes were extracted with 35mL of KCl 1M solution to assess NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (mg/L) through Skalar San++®.

### 2.3. Enzymatic activities

To measure potential enzymatic activities, we selected 7 hydrolytic enzymes: Cellobiohydrolase (EC 3.2.1.91), α-Glucosidase (EC 3.2.1.20) and β-Glucosidase (EC 3.2.1.21), which degrade cellulose; xylosidase (EC 3.2.1.37), which breaks down hemicellulose; acid Phosphatase (EC 3.1.3.2), which hydrolyzes organic phosphate bounds; N-acetyl Glucosaminidase (EC 3.2.1.52) which breaks osidic bonds and Leucine aminopeptidase (EC 3.4.11.1) which breaks proteic bonds. Enzyme activities were assayed using fluorochromes 7-Amino-4-MethylCoumarine (7-AMC) for the Leucine aminopeptidase and the 4-

MethylUmBelliferone (4-MUB) for the six other enzymes via a microplate reader (Synergy H1M Biotek®).

Firstly, the soil samples were thawed to 4°C. Then 2.750 g of each sub-sample (triplicate) was weighed and suspended by grinding with 91 mL of a 0.1 M Tris-HCl extraction buffer with a pH similar to the respective soil pH, then stirred. Secondly, 800 µL of each soil solution was added to the microplates containing 200 µL of each of the 7 substrates at 200 µM, which had previously been thawed in the dark to avoid instability due to light exposure (Bell et al., 2013). Substrates were given in excess in order to measure potential enzymatic activities (Nannipieri et al., 2012). We also prepared 2 microplates containing 800 µL of our soil solutions and 200 µL of 4-MUB for one microplate and 7-AMC for the second at 0, 2.5, 5, 10, 25, 50 and 100 µM. Another microplate was prepared with 800µL of buffer solution and 200 µL of 4-MUB, and 800 µL of buffer solution and 200 µL of 7-AMC at the same molarity range. Microplates were then placed in incubation for 3 hours at 25°C, agitated every 30 min. After the incubation time, microplates were centrifuged at 3000 rpm for 3 minutes and 250 µL of supernatant of each deep well were transferred to a reading microplate for measurement by the microplate reader. For the calculation of enzymatic activities, soil moisture was taken into account. The excitation wavelength was set at 365 nm and re-emission wavelength at 450 nm for both fluorochromes.

To assess potential enzyme activities linked to C, N and P, we selected β-Glucosidase, Cellobiohydrolase, Xylosidase and α-Glucosidase for C potential enzyme activity. N-acetyl Glucosaminidase and Leucine amino-peptidase for N potential enzyme activity and the value of acid Phosphatase for P potential enzyme activity.

## 2.4. Respiration analyses

MicroResp™ was used to assess Community-Level physiological profiles (CLPP) of soil microorganisms. The procedure was similar to the one described by Campbell et al. (2003), with the exception of calcareous soils. Because CaCO<sub>3</sub> interferes with respiration, it was removed by adding 2M HCl (instead of water) until boiling was complete, before adding substrate solutions. Different carbon sources were used, ranging from simple to complex, to assess the diversity of microbial communities. We used Carbohydrates: D-Glucose (CAS 50-99-7), D-Fructose (CAS 57-48-7), D-Arabinose (CAS 10323-20-3) and D-Xylose (CAS 58-86-6); Amino acids: N-Acetyl D-Glucosamine (CAS 7515-17-6), L-Lysine (CAS 56-87-1), L-Serine (CAS 56-45-1),  $\gamma$ -Amino Butyric acid (CAS 56-12-2) and L-Glutamine (CAS 56-85-9); Carboxylic acids: Malic acid (CAS 6915-15-7), Citric acid (CAS 77-92-9) and Oxalic acid (CAS 144-62-7); and phenolic acids: Gallic acid (CAS 149-91-7), Syringic acid (CAS 530-57-4) and Vanillic acid (CAS 121-34-6). Optical density at 570 nm was measured and converted into substrate-induced respiration (SIR) ( $\mu\text{g C-CO}_2\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ). Afterwards, we added values of the 15 SIR<sub>i</sub> to assess the total catabolic activity (SIR<sub>tot</sub>) and we calculated Shannon catabolic diversity index (H') for all soil samples and all these compounds (Bourget et al., 2023; Fromin et al., 2020). H' was calculated to assess the soil microbial functional diversity, through the following equation (Bourget et al., 2023):

$$H' = \sum_{i=1}^{15} SIR_i \ln(SIR_i) \quad (1)$$

## 2.5. Statistical analyses

Firstly, we used linear models to compare if there was any difference in C, N, P potential enzyme activities, SIR<sub>tot</sub> and H' between organic and conventional

vineyards, whatever the management of the inter-row (considered as replicates of measures). The second set of analyses was focused on the effect of inter-row management, with a comparison of C, N, and P potential enzyme activities, SIR<sub>tot</sub> and H' between grassy and tilled inter-rows, regardless of whether the management was organic or conventional.

Effects of management (organic vs conventional and grassy vs tilled inter-rows) on OM and pH were also assessed through linear models (without interactions). Prior to linear models, we checked for correlation using Pearson's correlation test. We found that OM and pH values were correlated ( $r = 0,56$ ,  $P = 3,4 \cdot 10^{-4}$ ).

The quality of substrates respired between field managements in interaction with inter-row managements were analyzed through non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS) (using metaMDS from *vegan* package v2.6-4) with Bray-Curtis distance matrix. PCA and ANOVAs were then computed to quantify effects of retained soil parameters (OM, pH) on microorganism total activities: SIR<sub>tot</sub>, H', enzymatic activities linked to carbon ( $C_{enz}$ ), enzymatic activities linked to nitrogen ( $N_{enz}$ ) and enzymatic activities linked to phosphorus ( $P_{enz}$ ); and specific potential enzymatic activities (Cellobiohydrolase,  $\alpha$ -Glucosidase,  $\beta$ -Glucosidase, Xylosidase, acid Phosphatase, N-acetyl Glucosaminidase and Leucine aminopeptidase).

Then, ANCOVAs were performed to assess the potential interactions between qualitative (management) and quantitative (OM, pH) retained parameters on  $C_{enz}$ ,  $N_{enz}$  and  $P_{enz}$ . We chose to analyze the management factor as a 4-level factor: grassy and organic inter-rows, tilled and organic inter-rows, grassy and conventional inter-rows; and tilled and conventional inter-rows. pH and OM effects and their respective interactive effects with management were assessed in different models because they were correlated. The same procedure was repeated to assess differences between managements in the  $C_{enz}:N_{enz}$

stoichiometry and nitrogen availability by comparing  $C_{enz}:N_{enz}$  and  $NO_3^-$  between the four different managements. When the management effect was significant, a multiple comparison using Tukey HSD test was performed (using TukeyHSD from *stats* package v4.2.2). All statistical analyses were performed on R version 4.2.2 (2022-10-31-urct) (R Core Team, 2022).

## Results

### 3.1. Management effects

#### 3.1.1. Organic versus Conventional

We did not find differences in pH between organic and conventional farming (mean  $\pm$  sd:  $7.03 \pm 0.82$  and  $7.06 \pm 0.90$  for organically- and conventionally-managed vineyards respectively) (Table S2). However, we found that OM content was higher (t-value = 2,08; df = 34;  $P = 4,5 \cdot 10^{-2}$ ) in organic (mean of  $2.77 \pm 1.04$  % across all sites) compared to conventional vineyards ( $2.16 \pm 0.68$  %) (Figure 12). No significant differences were found between organic and conventional managements concerning potential enzymatic activities on carbon  $C_{enz}$  ( $0.20 \pm 0.17$  and  $0.15 \pm 0.16$  mmol.kg<sup>-1</sup> for organic and conventional vineyards, respectively), nitrogen  $N_{enz}$  ( $0.52 \pm 0.36$  and  $0.43 \pm 0.26$  mmol.kg<sup>-1</sup> respectively) and phosphorus  $P_{enz}$  ( $0.59 \pm 0.35$  and  $0.62 \pm 0.36$  mmol.kg<sup>-1</sup> respectively) potential enzymatic activities (Supplementary material Figures S2, S3 and S4, S7, S8 and S9). We also observed no significant difference in catabolic capacities between organic and conventional vineyards regarding  $SIR_{tot}$  ( $30.6 \pm 27.0$  and  $23.5 \pm 16.1$  mmol.kg<sup>-1</sup>, respectively) and  $H'$  ( $2.41 \pm 0.12$  and  $2.38 \pm 0.12$ , respectively) (Supplementary material Figures S5, S6 and S10). We also found no significant differences between organic and conventional vineyards in Cellobiohydrolase,  $\alpha$ -Glucosidase,  $\beta$ -Glucosidase, Xylosidase, acid

Phosphatase, N-acetyl Glucosaminidase and Leucine aminopeptidase potential enzymatic activities.

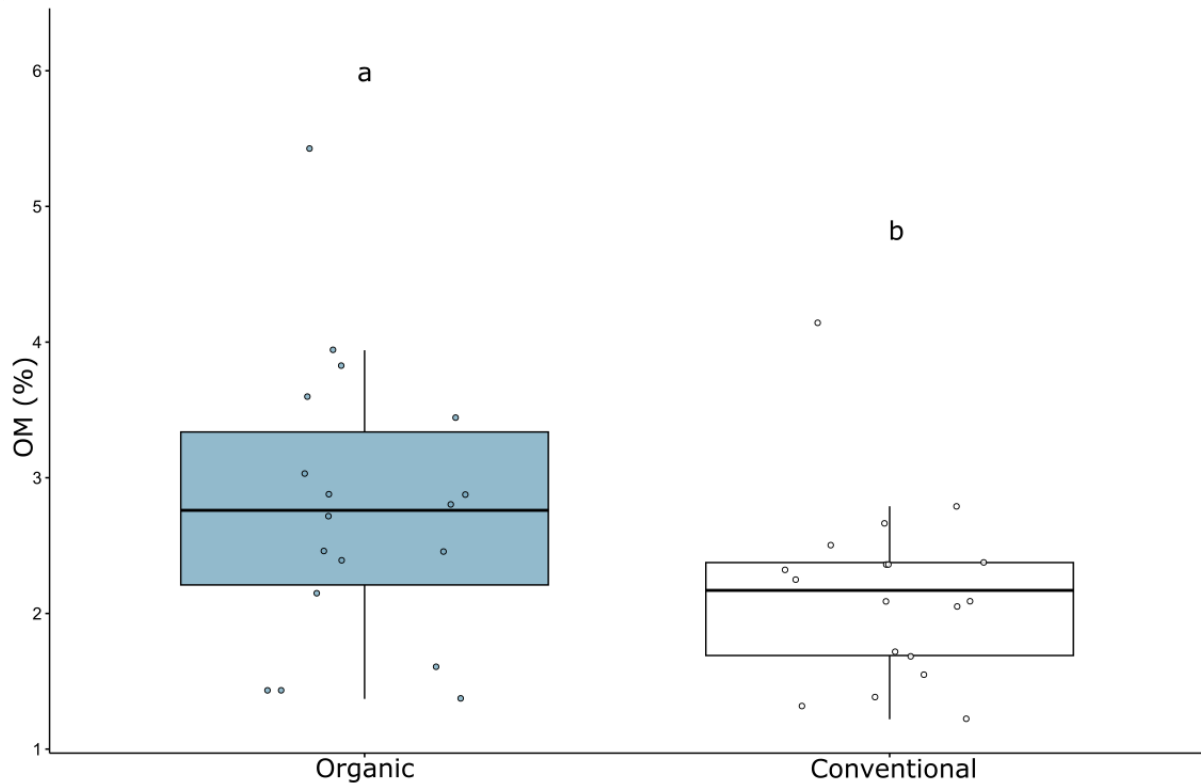


Figure 12 - Differences in organic matter (OM) content between organic and conventional vineyards. A significant difference was observed, with a higher OM content among organic ( $2.77 \pm 1.04$  %) fields compared to conventional ones ( $2.16 \pm 0.68$  %).

### 3.1.2. Inter-row management: grassy versus tilled inter-rows

We did not find significant differences in pH between grassy and tilled inter-rows ( $7.02 \pm 0.84$  and  $7.08 \pm 0.87$  for grassy- and tilled-managed inter-rows respectively). The same observation was made for OM (mean  $2.66 \pm 1.09$  % and  $2.27 \pm 0.69$  % for grassy- and tilled inter-rows, respectively). No significant differences were found between grassy and tilled inter-rows concerning potential enzymatic activities for carbon  $C_{enz}$  ( $0.17 \pm 0.19$  and  $0.17 \pm 0.14$

mmol.kg<sup>-1</sup> for grassy and tilled inter-rows, respectively), nitrogen N<sub>enz</sub> (0.49 ± 0.36 and 0.45 ± 0.27 mmol.kg<sup>-1</sup>, respectively) and phosphorus P<sub>enz</sub> (0.65 ± 0.37 and 0.57 ± 0.34 mmol.kg<sup>-1</sup>, respectively) potential enzymatic activities. We did not observe significant differences in catabolic capacities between grassy and tilled inter-rows regarding SIR<sub>tot</sub> (22.48 ± 18.73 and 31.59 ± 24.92 mmol.kg<sup>-1</sup>, respectively) and H' (2.36 ± 0.12 and 2.42 ± 0.12, respectively). Regarding specific potential enzymatic activities, we found no significant differences between grassy and tilled inter-rows on Cellobiohydrolase, α-Glucosidase, β-Glucosidase, Xylosidase, acid Phosphatase, N-acetyl Glucosaminidase and Leucine aminopeptidase.

### 3.2. Substrate quality and diversity

#### 3.2.1. Management organic vs conventional

The grassy inter-rows in organic vineyards differed from those in conventional management by the quality of C-substrates respired, with higher levels of complex substrates such as vanillic and syringic acids (Figure 13). NMDS showed that grassy inter-rows of organic vineyards respired higher complex C-substrates while grassy inter-rows in conventional vineyards showed communities more oriented towards simpler C-substrates. C<sub>enz</sub> as well as a higher C<sub>enz</sub>:N<sub>enz</sub> ratio seemed to be favored by organic management while N<sub>enz</sub> and NO<sub>3</sub><sup>-</sup> were higher in conventional vineyards.

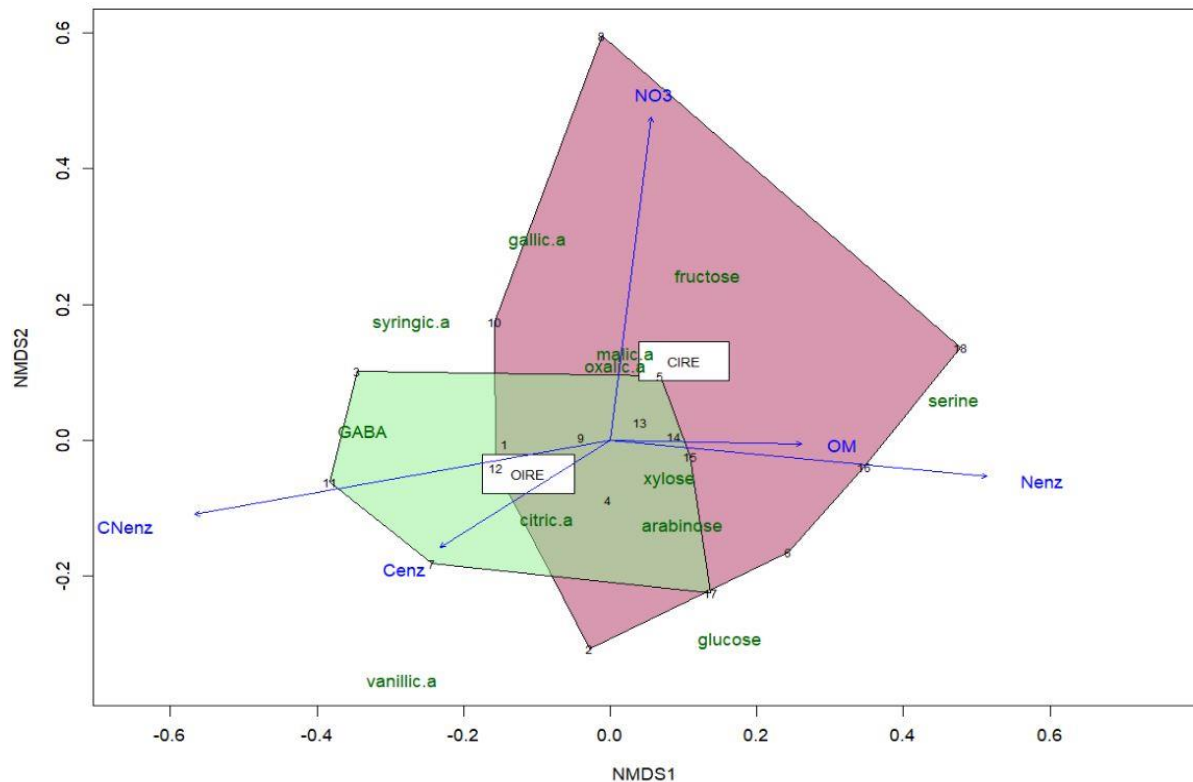


Figure 13 - Results of the NMDS on total and specific enzymatic catabolic activities regarding Carbon-substrates respired by microbial communities (Bray-Curtis distances) in grassy inter-rows of organic and conventional vineyards. Green polygon (OIRE) corresponds to grassy inter-rows of organic vineyards. Red polygon (CIRE) corresponds to grassy inter-rows of conventional vineyards (stress = 0.14). The different C-substrates were assessed from Microresp™. Blue axis correspond to organic matter content (OM), N enzymatic activity (Nenz), C enzymatic activity (Cenz), C:N stoichiometry (CNenz) and NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (NO<sub>3</sub>).

### 3.2.2. Inter-row management

To observe differences in C-substrate quality between inter-rows, we separately analyzed the values obtained in organic and conventional vineyards. In organic vineyards, NMDS analysis showed that vanillic acid, syringic acid and GABA were more respired in grassy inter-rows, whereas malic acid was more respired in tilled inter-rows (Figure 14). All C-substrates are respired in both inter-rows since H' did not significantly differ between grassy and tilled inter-rows. However, NMDS showed that there was a difference in the complexity of C-substrates preferentially respired by soils, with higher complexed C-substrates

in grassy inter-rows. In conventional vineyards, no difference was observed in the quality of respired C-substrates between inter-rows managements.

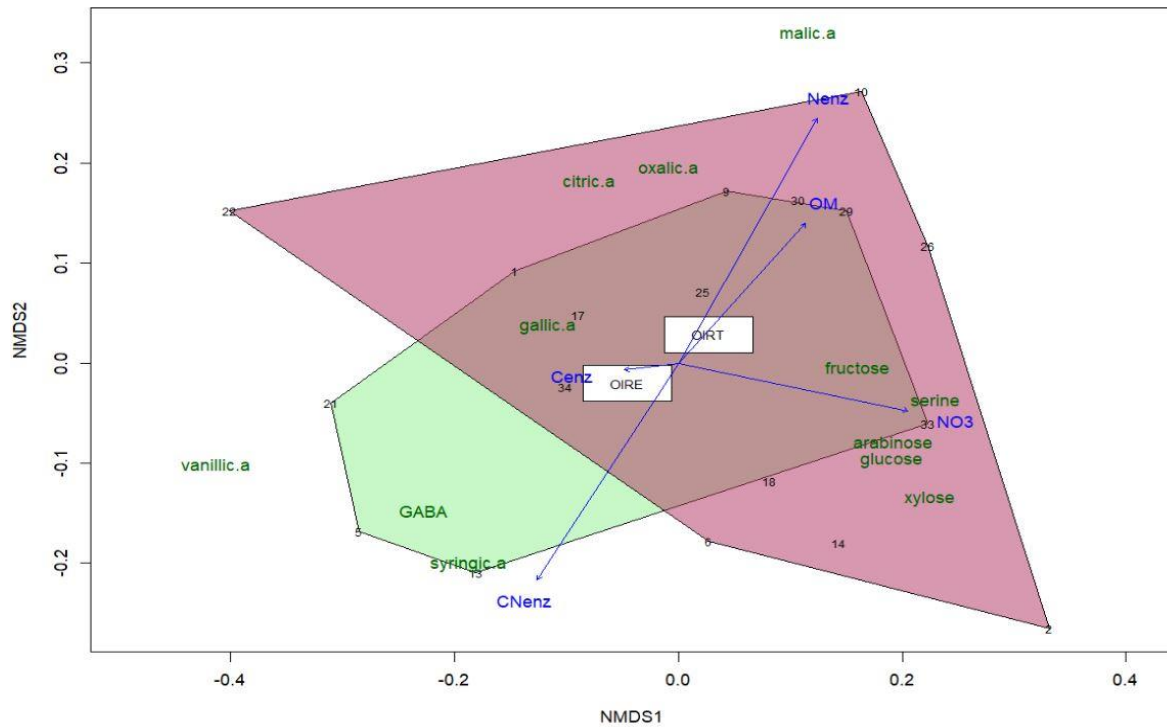


Figure 14 - Results of the NMDS on total and specific enzymatic catabolic activities regarding Carbon-substrates respired by microbial communities (Bray-Curtis distances) in tilled compared to grassy inter-rows of organic vineyards. Green polygon (OIRE) corresponds to grassy inter-rows. Red polygon (OIRT) corresponds to tilled inter-rows (stress = 0.13). The different C-substrates were assessed from Microresp<sup>TM</sup>. Blue axis correspond to organic matter content (OM), N enzymatic activity (Nenz), C enzymatic activity (Cenz), C:N stoichiometry (CNenz) and NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (NO<sub>3</sub>).

### 3.3. Effect of OM and pH on specific enzymatic activities

We found that an increase in pH significantly decreased the activity of N-acetyl Glucosaminidase (t-value = -3,57; df = 34;  $P = 1,1 \cdot 10^{-3}$ ), but increased those of acid Phosphatase (t-value = 5,74; df = 34;  $P = 1,9 \cdot 10^{-6}$ ) and Leucine aminopeptidase (t-value = 8,55; df = 34;  $P = 5,42 \cdot 10^{-10}$ ). The regression analysis conducted with soil OM content revealed a significant positive increase in the activity of acid

Phosphatase (t-value = 4,11; df = 34;  $P = 2,38.10^{-4}$ ) and Leucine aminopeptidase (t-value = 6,98; df = 34;  $P = 4,74.10^{-8}$ ) enzymatic activities with an increase of OM content.

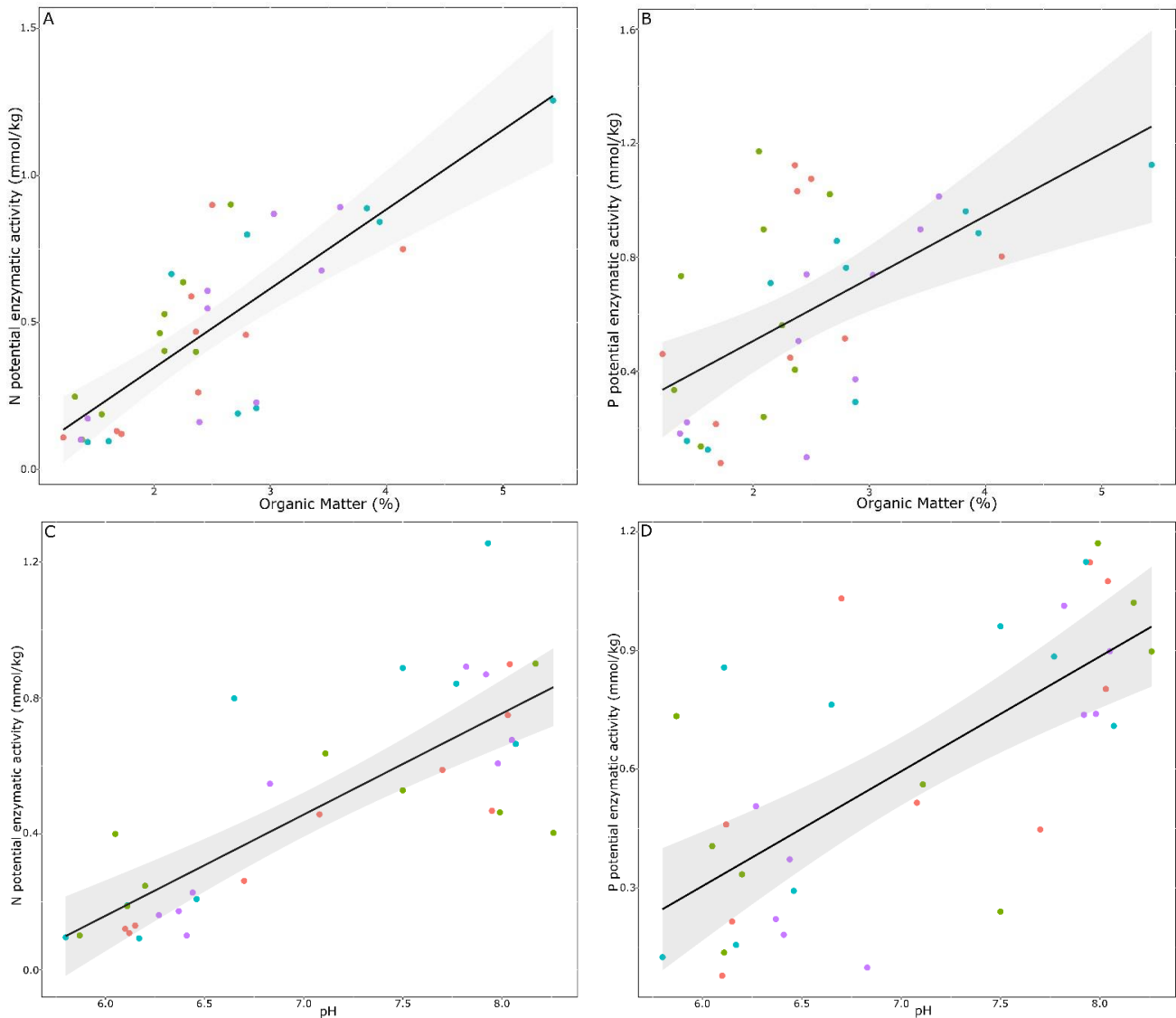


Figure 15 - Relationships between soil organic matter (%) and **(A)** nitrogen (N) potential enzymatic activities (mmol/kg) and **(B)** phosphorus (P) potential enzymatic activities (mmol/kg), and between pH and **(C)** nitrogen (N) potential enzymatic activities (mmol/kg) and **(D)** phosphorus (P) potential enzymatic activities (mmol/kg). Red dots represent grassy inter-rows of conventional vineyards. Green dots represent tilled inter-rows of conventional vineyards. Blue dots represent grassy inter-rows of organic vineyards and purple dots represent tilled inter-rows of organic vineyards.

### 3.4. Effects of management in interaction with soil parameters

We assessed for the relationships between organic matter content levels, pH and their respective interaction with management with 4 levels (organic + grassy inter-row; organic + tilled inter-row; conventional + grassy inter-row; conventional + tilled inter-row) on enzymatic activities (C, N, and P enzymatic activities) and specific enzymatic activities.

None of the interaction terms were significant regarding total and specific enzymatic activities and the interaction term was then removed from all models (all *P-values* > 0.05; Table 1). We found a significant and positive effect of OM content or of pH on  $N_{enz}$  and on  $P_{enz}$  (Table 1), whatever the field and inter-row managements (Figure 15) while there was no significant effect observed on  $C_{enz}$ . There was no significant effect of management on total and specific enzymatic activities (Table 1).

Tableau 1 - Effects of vineyard and inter-row managements (MNGT: 4 levels of management corresponding to organic and conventional crossed with tilled and grassy inter-rows plots) and of soil OM or pH on carbon ( $C_{enz}$ ), nitrogen ( $N_{enz}$ ), and phosphorus ( $P_{enz}$ ) enzymatic activities, C:N stoichiometry ( $CN_{enz}$ ) and  $NO_3^-$ . Results (F-values) of the models with management (MNGT) and OM are shown in the upper part and independent of the results of the models with management (MNGT) and pH indicated in the lower part of the table. Significant effects are shown in bold (\*\*P < 0.01 and \* P < 0.05).

Models	Variables	$C_{enz}$	$N_{enz}$	$P_{enz}$	$CN_{enz}$	$NO_3^-$
MNGT + OM	OM	0.44	<b>56.69 ***</b>	<b>19.96 ***</b>	3.10	<b>14.40 ***</b>
	MNGT	0.17	1.07	1.24	0.26	1.75
MNGT + pH	pH	1.62	<b>67.00 ***</b>	<b>33.07 ***</b>	<b>21.18 ***</b>	<b>15.11 ***</b>
	MNGT	0.25	1.80	0.73	0.01	<b>3.18 *</b>

### 3.5. Implications on $C_{enz}:N_{enz}$ and $NO_3^-$

We observed no differences in  $C_{enz}:N_{enz}$  stoichiometry between vineyards with different managements (organic and conventional) neither between inter-row management (grassy and tilled). Linear models indicate no significant effect on SOM content on  $C_{enz}:N_{enz}$  while pH negatively impacted the  $C_{enz}:N_{enz}$  stoichiometry (t-value = 4,83; df = 34;  $P = 2,89.10^{-5}$ ), favoring nitrogen enzymatic activities (Figure 16). The following ANCOVAs revealed no interaction effects

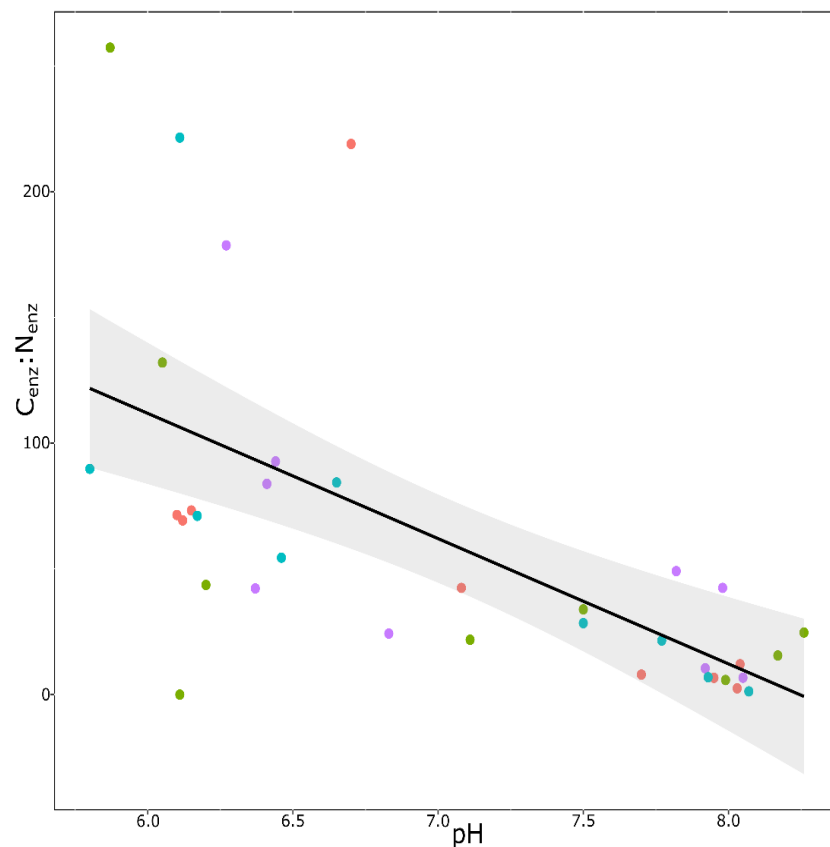


Figure 16 - Change in  $C_{enz}:N_{enz}$  stoichiometry relative to soil pH. Red dots represent grassy inter-rows of conventional vineyards, green dots represent tilled inter-rows of conventional vineyards, blue dots represent grassy inter-rows of organic vineyards and purple dots represent tilled inter-rows of organic vineyards. pH significantly decreased  $C_{enz}:N_{enz}$  stoichiometry while no interaction with any studied management method was observed ( $y = 410.6 - 49.8x$  ; adjusted  $R^2 = 0.39$  ;  $P = 2.89.10^{-5}$ ;  $n = 36$ : 18 vineyards with 2 modalities/vineyard).

of pH or OM with management on  $C_{enz}:N_{enz}$  ratio. Organic vineyard management significantly increased  $NO_3^-$  compared to conventional management (t-value = 2,46; df = 34;  $P = 1,92 \cdot 10^{-2}$ ) (Figure 17A) while inter-row management has no significant effect. Linear models indicate a positive effect of OM (t-value = 4,12; df = 34;  $P = 2,27 \cdot 10^{-4}$ ) and pH (t-value = 3,51; df = 34;  $P = 1,29 \cdot 10^{-3}$ ) on  $NO_3^-$  (Figure 17B and 17C). The ANCOVAs analyses did not show a significant interactive effect of management and OM or pH, but we observed a significant simple effect of management on  $NO_3^-$  (Table 1). However, the multiple comparisons using Tukey HSD revealed one only marginally significant difference between the values of  $NO_3^-$  with a higher value in tilled inter-rows of organic vineyards compared to grassy inter-rows of conventional vineyards (Tukey adjusted t-value = 6.98 and  $P = 0,058$ ).

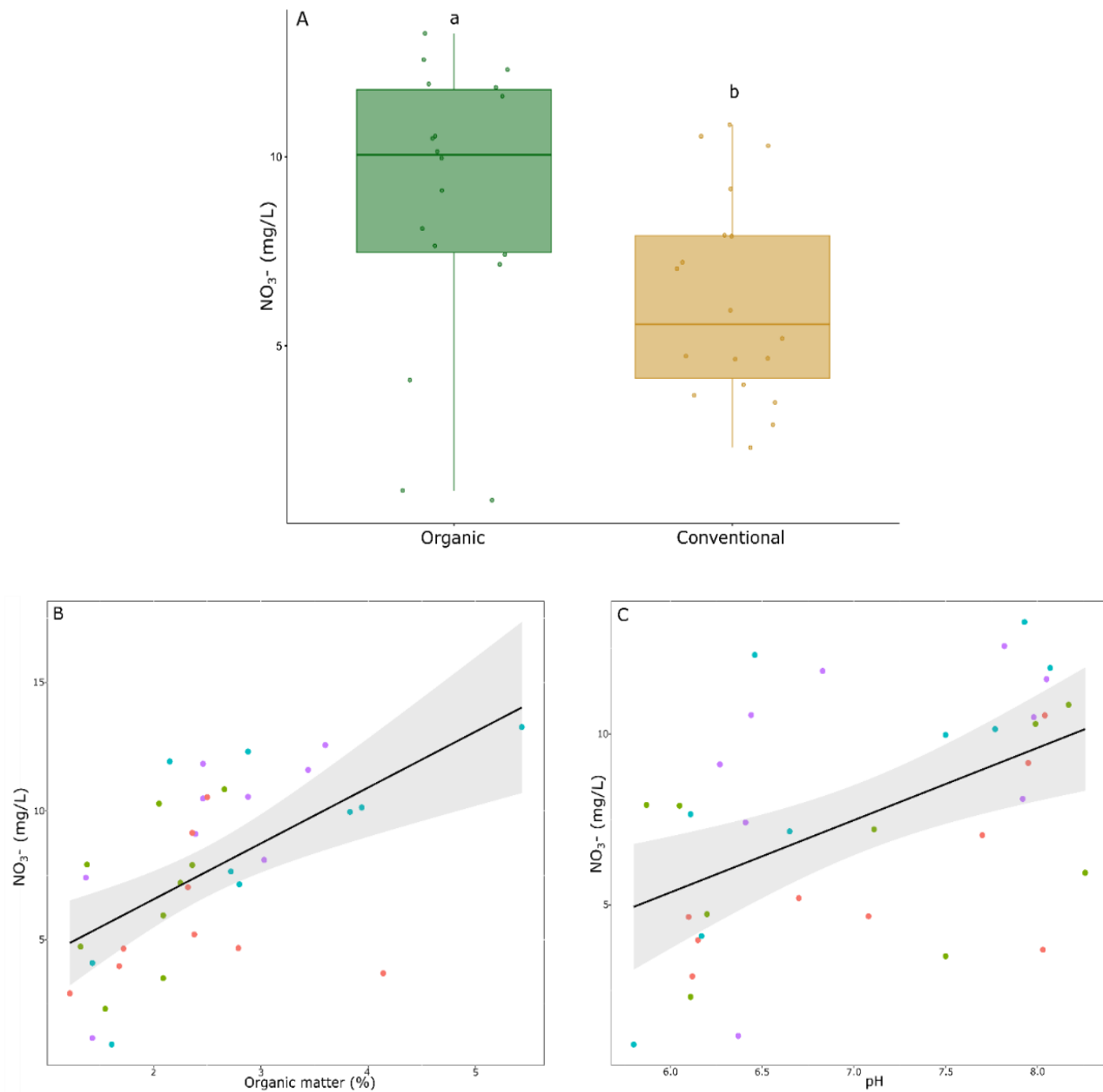


Figure 17 - Effect of organic (green) and conventional (brown) vineyard managements on soil  $\text{NO}_3^-$  (mg/L).  $\text{NO}_3^-$  reflects the availability of nitrogen in soils, which is enhanced by (A) organic management, (B) soil organic matter content (%) and (C) pH. In the figures B et C, red dots represent grassy inter-rows of conventional vineyards, green dots represent tilled inter-rows of conventional vineyards, blue dots represent grassy inter-rows of organic vineyards and purple dots represent tilled inter-rows of organic vineyards.  $\text{NO}_3^-$  values significantly increased in organic vineyards (A) and were enhanced with % Organic Matter (B:  $y = 2.22 + 2.18x$  ; adjusted  $R^2 = 0.31$ ;  $P = 2.27 \cdot 10^{-4}$ ;  $n = 36$ ) and with soil pH (C:  $y = -7.31 + 2.11x$  ; adjusted  $R^2 = 0.24$  ;  $P = 1.29 \cdot 10^{-3}$ ;  $n = 36$ ).

## Discussion

Our study assessed the effect of soil management on soil microbial functioning at both vineyard and inter-row scales, and whether the effects of management depended on the level of soil organic matter and pH across 18 sites in Bordeaux vineyards. For this purpose, we measured C, N and P enzymatic activities and catabolic capacities of soil microbial communities in organic and conventional vineyards in interaction with alternating inter-row management. We found that enzymatic activities were not affected by vineyard management (i.e. organic or conventional) nor inter-row management (i.e. grassy or tilled) but rather by soil organic matter and pH. Our results contrast with previous studies, e.g. Peregrina *et al.* (2014), which observed a positive effect of cover crop on  $\beta$ -glucosidase activity. This opposite result could be attributed to methodological differences between studies (i.e., differences in the sampling depth). Positive effects of cover crop have been observed on top-soil layers (between 0 and 2.5 cm and 2.5 and 5cm) but not deeper while we sampled and analyzed the 0-10cm depth. In contrast to our results on enzymatic activities, vineyard and inter-row managements influence catabolic capacities. The effect of vineyard system depended on soil organic matter (SOM) content and pH, suggesting that these parameters are predominant for enzymatic activities, nitrogen availability and soil functionality.

### 4.1. Management effect on soil microbial activity

Overall, we found that SOM content was significantly higher in organically managed vineyards than in conventional vineyards, probably because of application of organic amendments (Reilly *et al.*, 2023) or increased tillage

frequency in some conventional vineyards aimed at reducing weed competition (Giffard et al., 2022). Furthermore, we found slight differences (albeit marginally significant) in SOM content between organic grassy inter-rows compared to conventional tilled inter-rows. These observations are in accordance with results from other studies showing that tillage increased organic matter decomposition (Balesdent et al., 2000; De Santiago et al., 2008; Reilly et al., 2023; Tilman et al., 2002). Similarly, Reilly et al. (2023), found a significant difference between organic management and conventional management on SOM, which can be explained by tillage practices, notably because it affected soil organic carbon distribution along the soil profile. However, these two types of managements can also have indirect effects on soil structure and the quantity of soil aggregates (Balesdent et al., 2000) with further detrimental effects of tillage on fauna diversity (Ranjard and Richaume, 2001) and activity such as that of earthworms (Capowiez et al., 2009). Further studies should investigate the effect of tillage and of various tools (tillage depth and frequency) to better understand its impacts on soil communities and functioning.

Although we expected a positive effect of increasing SOM while reducing disturbance on soil microbial activity, we did not find that vineyard management (i.e., organic vs conventional) significantly affected enzymatic activities ( $C_{enz}$ ,  $N_{enz}$  and  $P_{enz}$ ), thus rejecting our first hypothesis. Contrary to our expectations, this suggests that vineyard and inter-row managements did not influence, alone, enzymatic activities. We observed the same result for total catabolic activities ( $SIR_{tot}$ ), whatever the management considered. This absence of tillage effect on enzymatic activities ( $C_{enz}$ ,  $N_{enz}$ ,  $P_{enz}$ ) and total catabolic activities ( $SIR_{tot}$ ) could be attributed to relatively shallow tillage in our study case, instead of deeper tillage or intensive tillage that has been shown to decreased bulk density (Zehetner et al., 2015). The sampling depth used in our

study may contribute to explain our result as changes in SOM content and enzymatic activities could be higher in top-soil layers (Peregrina et al., 2014) but slightly impacted at 10 cm depth (which correspond to our sampling protocol). Furthermore, in the present study we did not take into account the type of tool used for tillage, which can influence microbial community and enzymatic activities (Zuber and Villamil, 2016). For instance, Celik et al. (2011), observed significant differences in enzymatic activities between high-tilled intensity, reduced-tillage and no-tilled agricultural systems mainly because mycorrhizal spore number and soil respiration were negatively affected by high tillage intensity. This latter parameter also decreased fungal diversity and hyphal growing (Pingel et al., 2023).

#### 4.2 Inter-rows effect

In partial agreement with our second hypothesis, we found a significant difference in the diversity of catabolic capacities ( $H'$ ), with higher values in conventional tilled inter-rows compared to conventional grassy inter-rows. In particular, our NMDS revealed that microbial communities in grassy inter-rows were able to respire at higher rates using more complex C substrates as GABA, syringic and vanillic acids, which led to a higher specialization towards complex C-substrates for the grassy inter-row community. The observed difference between inter-rows may reflect variations in microbial activity driven by more diverse C inputs in grassy inter-rows (Celik et al., 2011; Pingel et al., 2023). Alternatively, this difference could be attributed to a shift in microbial community composition, particularly a reduction in fungal biomass due to the negative impact of tillage on hyphal growth. Based on these observations, we hypothesize that grassy inter-rows present microbial communities that are more specialized and potentially more efficient at degrading specific complex

substrates (Orwin et al., 2006). These results could be also influenced by the cover and diversity of weed communities which is also known to strongly influence the quantity and the quality of substrates and exudates available for soil communities (Ingels et al., 2005; McDaniel et al., 2014).

#### 4.3. The major role of organic matter and pH

In line with our third hypothesis, we found that OM and pH had a positive influence on nitrogen and phosphorus enzymatic activities across the 18 sites studied. These results suggest that organic matter and pH are primary drivers of enzymatic activities compared to soil management practices. In line with this idea, Creamer et al. 2016, found stronger effects of OM on enzymatic activities by comparing different land-use and suggested the positive impact of labile C on bacterial diversity. However, our results contrast to those of Lagomarsino et al. (2011), who found negative effect of tillage on  $\alpha$ -glucosidase nor  $\beta$ -glucosidase. This difference can be due to the fact that they exported pruning residues in tilled management and left the residues in grassy cover, suggesting that beyond grass cover or tillage, other management methods such as residues management and the choice of cover crop (instead of spontaneous grass) must be taken into account. Nonetheless, it is important to mention that not all enzymatic activities did response the same way to OM and pH. Indeed, we observed a significant decrease in N-acetyl Glucosaminidase activity in vineyards with higher soil pH values (Creamer et al., 2016), probably because soil pH can shape community composition. For instance, it has been shown that *Bacteroidetes* are predominant at high pH in agricultural soils (Acosta-Martínez et al., 2008; Lauber et al., 2009), and take over *Acidobacteria* that are known to be more oligotrophic and contribute less to organic matter decomposition. Alternatively, the observed effects could result from the co-

variation between organic and pH, although disentangling the effects between these two factors will require further investigations.

#### 4.4. Consequences on-nitrogen availability

The  $C_{enz}:N_{enz}$  stoichiometry did not differ between the different managements tested. Moreover, we did not observe significant interactive effect between management and OM or pH. This suggests that increasing OM would increase enzymatic activities overall, without specifically promoting N related enzymatic activities. Our results regarding pH followed a similar trend, with no effect of pH on  $C_{enz}:N_{enz}$  stoichiometry.

We observed significantly higher rates of  $NO_3^-$  in organic vineyards compared with conventional ones, which suggests that the management is important to increase N availability for plants. This result was unexpected, as mineral fertilization, which is not allowed from organic viticulture, would lead to a higher level of nitrogen availability in conventional vineyards (Peregrina et al., 2012). This can be due to the presence of higher SOM content and potential fresh organic matter inputs, which may contribute to a “priming effect” that enhances nitrogen availability in the studied organic vineyards (Kuzyakov et al., 2000). However, at the site scale, there was no differences in  $NO_3^-$  between inter-row managements (grassy, tilled) while previous studies, generally reported lower rates of  $NO_3^-$  due to the competition for resources between cover crop and vines (Peregrina et al., 2012; Pérez-Álvarez et al., 2015, 2013). Such a difference can be due to the higher rates of SOM we observed in organic management, enhancing N availability, while we did not observe significant differences in SOM between inter-row managements. This result could be also due to the an increased water infiltration under cover crop, and of nitrogen mineralization (Celette et al., 2009), which can dampen the observed effects reported in the previous studies (Peregrina et al., 2012; Pérez-Álvarez et al., 2015,

2013). Thus, increasing soil organic matter enhances N and P potential enzymatic activities, highlighting the importance of maintaining high OM level in soils is essential to preserve microbial communities and their activity. This is possible and recommended by organic viticulture certification and by preserving grassy-inter-rows in vineyards, which efficiently respire more complex C-substrates. In this regard, further studies should focus on the effects of soil properties and agricultural practices on water infiltration between inter-rows, and on microbial activities at different samplings depths.

### **Conclusion**

This study investigated the impacts of vineyard and inter-row managements as well as the effect of pH and OM on soil microorganism activities. We highlighted the benefits of organic management over conventional practices, as it is associated in our study sites with higher soil organic matter content. Organic matter is a major driver of enzymatic activities, particularly those related to N and P related enzymatic activities. pH was also an important parameter to control to ensure sufficient enzymatic activities. The presence of grassy inter-rows in vineyards contributed to enhanced soil functionality by promoting the respiration of complex C-substrates, in contrast to tilled inter-rows. Organic viticulture and grassy inter-rows appeared to not affect the  $C_{enz}:N_{enz}$  stoichiometry and enhanced nitrogen availability in vineyard soils. Further analyses such as phospholipid fatty acid (PLFA) could provide insight into whether community composition is impacted by soil management. Additional studies focusing on vineyards transitioning to organic management would also be valuable. Moreover, it would be beneficial to examine the resilience of microbial communities and activities after tillage operations, by analyzing microbial functions at different periods during the growing season.

## **Supporting information**

### **CRedit authorship contribution statement**

Pierre Blondel: Methodology, Investigation, Formal analysis, Data Curation, Writing - Original Draft; Nicolas Fanin: Conceptualization, Writing – Review & Editing, Project administration, Funding acquisition; Sylvie Milin: Methodology, Investigation; Benjamin Joubard: Methodology, Investigation, Writing - Review & Editing; Adrien Rusch and Brice Giffard: Conceptualization, Writing - Review & Editing, Project administration, Funding acquisition.

### **Declaration of competing interest**

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

### **Acknowledgments**

This research and the PhD grant of PB was funded by the research project ENDLESS, which was funded between 2020 and 2024 by the CIVB Conseil Interprofessionnel des Vins de Bordeaux and by Bordeaux Sciences Agro. Data collection on the vinegrower practices and soil parameters were funded through the support of the ECOPHYTO 2+ Plan under the grant X4IN33VI (OPERA project) as well as the support the French National Research Agency (ANR) under the grant 20-PCPA-0010 (PPR Vitae, Cultivating the grapevine without pesticides: towards agroecological wine-producing socio-ecosystems). We thank Marie Rouhaud and Catherine Lambrot (INRAE UMR ISPA) for their help with Skalar San++<sup>®</sup> dosage and the measures of enzymatic activities. We also thank colleagues of INRAE SAVE for their participation in fieldwork during membranes experiments and we are very grateful to the winegrowers of

the BACCHUS long-term ecological research platform for allowing us access to their vineyards.

## **IV-I. Chapitre 2. Pesticide use and soil disturbance shape springtail communities in vineyards**

### ***Avant-propos***

Suite à l'étude du compartiment microbien dans le précédent chapitre, nous continuons l'exploration des communautés du sol en passant à la mésofaune et plus particulièrement aux collemboles. L'analyse de ces communautés s'est déroulée tout le long d'une saison viticole, avec trois campagnes d'échantillonnages réalisées en amont et pendant la thèse. Toujours dans cette idée d'évaluer l'impact des pratiques et des paramètres du sol sur les communautés, nous avons cette fois-ci combiné approche taxonomique et fonctionnelle, dont j'exposerai la pertinence dans la suite du manuscrit. Pour l'approche fonctionnelle, j'ai utilisé l'indice QBS<sub>c</sub> (Soil Biological Quality index – collembola), présenté par Parisi et al., 2001. Cet indice fera également l'objet d'une discussion autour des avantages et inconvénients de cette méthode. Ce chapitre sert également de base au chapitre suivant, qui y ajoutera une dimension paysagère aux effets des pratiques intra et inter parcellaires étudiées ici. Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans *Applied Soil Ecology* (<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2024.105694>).

## Résumé

Les pratiques agricoles sont connues pour affecter la faune du sol, qui est essentielle à son fonctionnement. Cependant, nous manquons d'évaluation quantitative de l'effet de plusieurs pratiques agricoles clefs, telles que l'utilisation de pesticides ou la perturbation du sol, sur plusieurs taxons importants du sol. Dans les cultures pérennes telles que les vignobles, le travail du sol et l'utilisation de pesticides sont très intensifs et peuvent avoir un impact majeur sur la faune du sol. Cependant, les études sur ces systèmes restent rares. L'objectif de cette étude est d'évaluer la réponse des communautés de collemboles à la gestion du sol et à l'utilisation de pesticides, tout en tenant compte des principaux paramètres physico-chimiques dans 32 vignobles biologiques et conventionnels situés dans le sud-ouest de la France. Nos analyses ont révélé que la matière organique du sol et le travail du sol avaient un impact positif sur la diversité fonctionnelle et taxonomique des collemboles. En outre, nous avons constaté que l'intensité de l'utilisation des pesticides et en particulier la diversité des produits utilisés, diminuaient la diversité des communautés de collemboles. Il est surprenant de constater que la concentration en cuivre du sol n'a aucun effet sur l'abondance ou la diversité des communautés de collemboles. Notre étude suggère que le travail superficiel du sol et les applications moins intensives de pesticides peuvent favoriser la diversité taxonomique et fonctionnelle des collemboles, indépendamment des systèmes de certification. Les études futures devraient maintenant examiner comment ces changements dans la composition et la diversité des communautés affectent le fonctionnement du sol.

## **Abstract**

Farming practices are known to affect soil fauna, which are essential for soil functioning. However, we lack quantitative assessment of the effect of several key farming practices, such as pesticide use or soil disturbance on several important soil taxa. In perennial crops such as vineyards, soil tillage and pesticide use are very intensive and may have major impacts on soil fauna. However, studies on such systems remain scarce. The aim of this study is to assess the response of springtail communities to soil management and pesticide use, while considering key physico-chemical parameters on 32 organic and conventional vineyards located in the southwest France. Our analyses revealed that soil organic matter and soil tillage had a positive impact on functional and taxonomic diversities of springtails. In addition, we found that the intensity of pesticide use and the diversity of active ingredients in particular, decreased the diversity of springtail communities. Surprisingly, soil copper concentration had no effect on abundance or diversity of springtail communities. Our study suggests that superficial tillage and less intensive pesticide applications can favor taxonomic and functional diversity of springtails, independently of certification schemes. Future studies should now investigate how these changes in community composition and diversity affect soil functioning.

**Keywords:** Collembola, weed management, functional diversity, taxonomic diversity, tillage, inter-row management

## Highlights

- Springtail diversity increased significantly with organic matter content.
- Soil disturbance positively influenced springtail diversity.
- Inter-row management did not affect springtail abundance
- We found a consistent and negative effect of the intensity of pesticide use

## 1. Introduction

Worldwide vineyards are mostly concentrated in very homogeneous and conventionally managed landscapes, with major detrimental consequences on biodiversity and the environment (Andow, 1983; Matson et al., 1997; Nicholls et al., 2008; Ostandie et al., 2022). Harnessing biodiversity through nature-based solutions, such as increasing plant or habitat diversity across scales, appears as a promising way to build sustainable and resilient vineyard landscapes (Giffard et al., 2022; Paiola et al., 2020; Winter et al., 2018). Soil quality is of great importance in viticulture since the terroir concept strongly relates wine production to soil conditions (Giffard et al., 2022). Soil biodiversity is therefore essential for the functioning of vineyard socio-ecosystems through its key role in multiple ecosystem functions, such as the recycling of organic matter, nutrient availability and water infiltration (Giller, 1996; Matson et al., 1997; Wardle et al., 2004) which strongly influence plant growth and crop productivity (Wardle et al., 2004). However, we presently lack information about the status of soil quality in most vineyards across the globe and we have a limited understanding about how changes in farming practices affect soil biodiversity and functioning.

Intensive soil management and pesticide use are known to deplete soil biodiversity and functioning in vineyards as in most agricultural systems (Beaumelle et al., 2023a; Giffard et al., 2022; Winter et al., 2018). Soil tillage and mowing have been found to positively affect springtail density (total number of

individuals.m<sup>-2</sup>), while it appeared to be detrimental to epedaphic springtails (Buchholz et al., 2017). Extensive management of vegetation cover within no-tilled inter-rows is globally known to benefit biodiversity and ecosystem services (Nicholls et al., 2008; Rusch et al., 2016; Winter et al., 2018). A high frequency of pesticide applications is usually recorded in vineyards due to multiple pathogens and insect pests and with major potential consequences on biodiversity. For instance, the mean treatment frequency index in France, an indicator showing the number of doses of plant protection products applied per hectare (calculated by dividing the applied dose by the legal reference dose) was c.a. 15.3 in France, and 17.2 in Bordeaux, our study region (Simonovici, 2019). However, a majority of the documented impacts of pesticides on soil biodiversity have been observed in controlled experiments, focusing on a particular pesticide and limited number of taxa. Documentation of the consequences of multiple pesticide applications in farmers' fields remains scarce, and particularly for soil biodiversity (Beaumelle et al., 2023b). In addition, there is a growing concern regarding copper-based fungicides, widely used in both organic and conventional farming systems. To date, on-field quantification of the effects of copper-based fungicides on soil biodiversity remains rare (Karimi et al., 2021). Many studies concerning risk assessment of copper are done in a laboratory with copper salt, which favors the increase of copper availability through its effect on pH (Vázquez-Blanco et al., 2020). Moreover, the impact of both pesticide use and soil disturbance on belowground fauna is relatively unexplored. Very few studies compared different management treatments, such as organic and conventional fields, and showed contrasting responses depending on the taxa studied (Buchholz et al., 2017; Coll et al., 2011; Fiera et al., 2020; Ostandie et al., 2021; Pfingstmann et al., 2019). For example, Chang et al. (2013) observed the combined effects of ploughing and herbicide application on springtails but in an annual cropping system.

Studying taxa that are key soil indicators such as earthworms (Fusaro et al., 2018; Pelosi et al., 2014) or springtails (Gruss et al., 2019) has recently gained interest. The springtail community has been useful for studying soil quality (Roembke et al., 2006; Rusek, 1998) as they are present in most terrestrial ecosystems, are highly sensitive to environmental changes, and carry information about key ecological processes as decomposers, involved in organic matter cycling or regulation of plant-pathogenic fungi (Roembke et al., 2006; Sabatini and Innocenti, 2001; Yin et al., 2019). Using community functional metrics of soil taxa should provide a mechanistic understanding of the consequences of agricultural practices on soil functioning. However, such study has rarely been conducted on springtail communities and in agricultural systems (Joimel et al. 2021).

In the present study, we explored relative effects of soil management and pesticide use on springtail communities in organically and conventionally managed vineyards. We hypothesized that: (1) extensive vegetation management within fields as well as lower pesticide use will enhance functional and taxonomic diversity as grassy inter-rows could act as refuge for species and a source of feeding activity through higher organic matter content (Abad, 2021); (2) These effects will be more detrimental in the peak of use of pesticides and tillage treatments during the vine growth season as pesticides have negative effects on biodiversity (Beaumelle et al, 2023b) but intensity of applications could exacerbate these impacts (3) Soil conditions may dampen the negative effects of practices.

## 2. Material and method

### 2.1. Study area and vineyard characteristics

The study took place in 2021 in the long-term living lab BACCHUS located in vineyard-dominated landscapes in the southwest of France, Nouvelle-Aquitaine Region (Muneret et al., 2019; Ostandie et al., 2021a). The study design consisted in a selection of sixteen pairs of two adjacent vineyards, one conventionally and one organically managed. All these vineyards differed in the inter-row management practices (herbaceous cover in all inter-rows, all inter-rows tilled, or alternating grassy and tilled inter-rows). Weed management under the rows was carried out mechanically (17/32 vines rows), using herbicides or a combination of herbicides and tillage.

We collected information about the number, type and quantity of pesticides applications in 2020 (the year before the beginning of our soil sampling), through interviews with winegrowers. Most vineyards used no or low herbicides hence we did not include these in our analysis. Most of the phytosanitary treatments in Bordeaux vineyards are fungicides (against downy and powdery mildew) and insecticides (against tortricid larvae and leafhoppers). Fungicides include sulfur-based and copper-based applications and other active synthetic substances (i.e. sulfur, metiram, difenoconazole, tetraconazole). Copper soil content related to its past use in vineyards was also analyzed separately (see below). TFI (Treatment Frequency Index) was calculated for each vineyard (total, and separately for fungicides and insecticides) using the following equation (1):

$$TFI = \frac{\text{total amounts of active ingredients}}{\text{standard doses assigned to each use of the active ingredients}} \quad (1)$$

We also collected the intensity of soil disturbance in vine rows and tilled inter-rows as the number of tillage passes. For the 32 vineyards, we then computed 7 variables (with abbreviations used) in order to characterize the intensity of pesticide use and mechanical disturbance: total TFI ( $TFI_{total}$ ), insecticide TFI ( $TFI_i$ ), fungicide TFI ( $TFI_f$ ), number of pesticide products used (nb.pp), management treatment (row: 3 different modalities with grassy inter-row, tilled inter-row and row), soil disturbance (Dis: 0 for no soil disturbance, 1 in case of mechanical soil disturbance), and intensity of soil disturbance (nb.w: number of tillage in rows and tilled inter-rows). The minimum age under viticulture (MAUV) which provides information about land-use history of each sampled field was calculated through aerial photographs and the maps from the Etat-Major (between 1820 and 1866). By default, we considered 156 years the maximum MAUV value (11/32 vineyards) when vineyards were already present in the maps of the Etat-Major. MAUV range between 18 and 156 years with a mean value of 87 years.

## 2.2. Soil sampling

In spring 2021, different sample locations were determined depending on the modalities of soil tillage management. Two or three samples per vineyard were analyzed based on whether the inter-row management was alternating or not. One soil sample for each management method was composed from 3 subsamples spaced 10 m apart (first subsample is 15 m distant from the row border) and taken on the first ten centimeters of soil. Each sample was then sieved at 5 mm stainless steel mesh and sent to a laboratory (AUREA AgroSciences) to obtain 4 indicator variables: the amount of total copper Cu (NF EN 13346) was extracted with aqua regia and analyzed via Inductively Coupled Plasma (ICP). Organic matter content (OM) and organic carbon content (OC) (NF ISO 14235) was obtained using sulphochromic oxidation of carbon followed by colorimetric dosage and the pH<sub>water</sub> (NF ISO 10390) with glass electrode.

For springtails, three sampling sessions were conducted in 2021. First session “S1” was in early spring before the first mechanical and pesticide treatments (March 31th and April 2nd of 2021). The second “S2” in late spring during the period of pesticide use and soil management and before summer and hydric stress (May 4th and 5th), and the last “S3” was set in fall after harvest (October 26th and 27th). These sampling sessions were conducted in order to sample springtail community all along the seasonal growth of vine, from budburst until harvest. On each session, 3 subsamples, distant of 10 m, were collected on the vine row and adjacent inter-rows of different management (herbaceous cover and/or mechanically tilled). In each sampling point, ca. 300 mL of soil at the 0–10 cm depth was collected (758 samples in total, 260 in S1, 249 in S2 and 249 in S3). The difference in the number of samples is due to the loss of subsamples and variation of soil management in few plots. Then, each soil subsample was extracted by a Berlese-Tullgren system (ISO 23611-2), and the microarthropods collected in jars containing 70 % ethanol.

### 2.3. Springtail community

Springtails were then mounted with a drop of lactic acid under a binocular magnifying glass (Nikon SMZ1270) and determined at the species or genus levels under microscope (Nikon ECLIPSE Ni). In total, 2106 springtails were collected and 1917 identified, representing 68 species among 40 genera (Hopkin, 2007).

The 3 subsamples for each session, each management treatment and each vineyard were summed to create a dataset “Season” with 254 values of abundance for each springtail species. We also summed the abundance of each species observed in S1, S2 and S3 at the plot level (row and inter-row within each

vineyard) and obtained a “Year” dataset with the total abundance of each species, with 87 values.

In these two datasets, species richness, total abundance and Shannon diversity index were calculated. Biological quality index based on collembola (QBSc index) is used to assess functional diversity based on eco-morphological traits (Parisi, 2001; Gruss et al., 2019). It was calculated from the functional criteria of the identified species and EMI-score associated (Supplementary Table S1). When it was impossible to calculate a QBSc (undetermined individuals, highly damaged), the corresponding samples were removed from the statistical analysis (3/254 samples). When the identification at the species level was not possible, only the genus was indicated and the EMI-score of the genus of the most abundant species in our dataset was used.

This score varies in our case between 1 and 33 and is associated with the sum of score of 6 different criteria mentioned in Gruss et al. (2019). Briefly, each criterion has a value from 0 to 6. These criteria are related to pigmentation (0: fully pigmented to 6: no pigmentation), structures on cuticles (0: well-developed chaeta or scales, and presence of trichobotria presence to 6: low number of chaetae, other structures present only in selected parts of the body), the number of ocelli in the eyespot (0: 8+8 ocelli to 6: no ocelli), the size of antennae (0: longer than the head to 6: much shorter than the head), legs (0: well-developed legs to 6: reduced legs or with reduced claw and mucro), and furcular development (0: well-developed furcula or 6: furcula reduced in residual form).

## 2.4. Statistical analyses

### 2.4.1. Preliminary analyses

Firstly, we checked for differences between explanatory variables (organic matter, organic carbon, TFIs,  $\text{pH}_{\text{water}}$ , number of soil disturbances) within treatments (grassy inter-row, tilled inter-row and vine row) through Kruskal-

Wallis tests (R package *rstatix* v0.7.2) (Kassambara, 2023). Copper concentration did not differ between our 3 treatments (vine rows, grassy inter-rows and tilled inter-rows) within the 32 vineyards (KS test:  $H = 1.17$ ;  $df = 2$ ;  $P > 0.05$ ). As well as for copper content, OM and OC showed no significant differences between the three treatments (KS test:  $H = 2.16$ ,  $df = 2$ ; and  $H = 2.17$ ,  $df = 2$ ;  $P > 0.05$  respectively for OM and carbon contents). Concerning pH, no significant differences were observed between our three treatments (KS test:  $H = 0.83$ ,  $df = 2$ ,  $P > 0.05$ ). In total 42 rows were mechanically disturbed (17 vine-rows and 25 tilled inter-rows).

#### 2.4.2. Taxonomic diversity, functional diversity and abundance of springtails

Using GLMM, we explained the QBSc value, the Shannon index, the species richness and the abundance of springtails for each type of row and inter-row. These variables were explained by environmental soil variables (OM, OC, pH, Cu), variables related to the intensity of practices ( $TFI_{total}$ ,  $TFI_i$ ,  $TFI_f$ , nb.pp, row, Dis, nb.w), season (3 periods: S1, S2 and S3) and the minimum age under viticulture (MAUV). For all variables, we checked for outliers and collinearity between variables, (Zuur et al., 2007; Zuur et al., 2009) in order to not compute collinear variables in a same combination model. Thus, we selected only one parameter in each braces “{}” of the formula (see below).

We used multi-model inferential statistics to explore the relative importance of each explanatory variables on the several response variables. The models were constructed *via* the function “*glmmTMB*” (R package *glmmTMB* v1.1.5) (Brooks et al., 2024). Most of the explanatory variables were log-transformed (Cu, OM,  $TFI_i$ , MAUV, and nb.w) and the paired-field was set as a random variable. Then, all models of each combination were compared with “*dredge*” function (R package *MuMIn* v1.47.1) (Bartoń, 2024). The same model structure was used for “season” and “year” datasets with the same explanatory variables, except the

season effect only included in models using the “season” dataset. For each response variable (QBSc, Shannon diversity, species richness and abundance), we obtained 24 configurations of explanatory variables for each response variable in both “Year” and “Season” models. Each *dredge* function compared 128 possible combinations of explanatory variables (from the null model to the model with all variables for each model combination) for “season” dataset, and 64 for the “year” dataset. The following equation (2) depicts the possible combination:

$$Y = \log Cu + \{\log OM \text{ or } \log OC\} + \{\log TFI_{total} \text{ or } \log TFI_i \text{ or } \log TFI_f \text{ or } \log nb.pp\} + \log MAUV + pH_w + \{\text{row or } \log nb.w \text{ or } Dis\} + \text{season (only for Season dataset)} + (1|\text{paired.field}) \quad (2)$$

For the “Season” models, QBSc and species richness followed a Quasi-Poisson family link function (since we observed overdispersion in Poisson models) whereas a Negative-Binomial family link function was applied for abundance (overdispersion observed in model residuals using Poisson and Quasi-Poisson families). For the “Year” models, we also used a Negative-Binomial family link for the abundance due to residual overdispersion but a Gaussian family link for species richness and Shannon index and a Quasi-Poisson family link function for the QBSc (due to residual overdispersion using Poisson family).

For each configuration of each response variable, the best models were selected comparing second-order variant of Akaike Information Criterion (AICc) (Burnham and Anderson, 2002). Results show the best models for each response variable and for both “season” and “year” datasets regarding the AICc, and we provided the results of all models with  $\Delta AICc \leq 2$  compared to the best model as higher  $\Delta AICc$  provided less support (Burnham and Anderson, 2002) and increased drastically the number of candidate models. These models are in a summarized table in the Results section and complete tables of results are available in the Supplementary Material. All final models were checked with

the R package *DHARMA* v0.4.6 (Hartig and Lohse, 2022) through QQ-plot of residuals and a plot of residuals against predicted values, checking for deviations, dispersion and outliers.

### 2.4.3. Community composition

Afterwards, we explored the variation in the springtail community matrix using abundance but also presence/absence of species by correspondence analysis. We then performed a Principal Coordinate Analysis (PCoA) (“pcoa” in R package *ape* v5.6-2) (Paradis and Schliep, 2019) with Bray-Curtis distance (“vegdist” in R package *vegan* v2.6-4) (Oksanen et al., 2024), and a Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) (“adonis2” in R package *vegan* v2.6-4) (Oksanen et al., 2024) using Bray-Curtis distance for abundance data and Jaccard for presence/absence. We projected it on the PCoA to estimate the potential effects of the environmental gradients to our community ordination. Environmental variables were used to assess their potential effects on community composition. For these analyses few individuals were determined only at the genus level due to lack of observed characteristics. We choose to assign these few individuals to the dominant species of the genus (*Entomobrya* sp. to *E. lanuginosa*, *Isotoma* sp. to *I. viridis*, *Isotomodes* sp. to *I. productus*, *Lepidocyrtus* sp. to *L. lanuginosus*, *Proisotoma* sp. to *P. minuta*, *Pseudachorutes* sp. to *P. boernerii*, *Pseudosinella* sp. to *P. alba*, *Sminthurinus* sp. to *S. niger* and *Tomocerus* sp. to *T. minutus*). For 6 genera, the number of individuals determined at the species level was very low and we assigned all individuals at the genus level (*Ceratophysella* sp., *Hypogastrura* sp., *Isotomurus* sp., *Mesaphorura* sp., *Paratullbergia* sp., *Sminthurides* sp.). We then only kept for further analyses, species or genera that were observed on at least 10% of our samples (9 occurrences for 87 values). All statistical analyses were made using R (R version 4.2.2 (2022-10-31 ucrt)) (R Core Team, 2022).

### 3.Results

#### 3.1. Species diversity of springtail community

Among the 1,917 identified springtails (for 2106 individuals collected), we observed a dominance of *Cryptopygus thermophilus* observed in 30 of the 32 vineyards and representing ca. 22% of our identified springtails, followed by *Entomobrya lanuginosa* (29 over 32, ca. 9%) and *Lepidocyrtus lanuginosus* (26 over 32, ca. 8%). Most of the collected species represented less than 1% of the total abundance with 48 species and 12 genera (Supplementary Fig. S1). We identified between 25 and 161 springtails per vineyards (S1, S2 and S3 summed). Mean densities per plot varied between  $310 \pm 382$  individuals.m<sup>-2</sup> (mean  $\pm$  SD) in the end of spring (S2) and  $1\,249 \pm 1\,917$  individuals.m<sup>-2</sup> in Autumn (S3). The mean density was intermediate in the beginning of the spring (S1):  $734 \pm 1\,238$  individuals.m<sup>-2</sup>. Mean densities in the vine rows or the grassy or tilled inter-rows were lower in spring than autumn (respectively,  $663 \pm 730$ ,  $690 \pm 623$  and  $591 \pm 603$  in S1;  $1\,246 \pm 2\,323$ ,  $1\,210 \pm 1\,349$  and  $1\,302 \pm 1\,988$  individuals.m<sup>-2</sup> in S3). The mean density was higher in grassy inter-rows in the end of spring (S2) with  $384 \pm 508$  individuals.m<sup>-2</sup> compared to  $328 \pm 291$  individuals.m<sup>-2</sup> in tilled inter-rows and  $228 \pm 293$  individuals.m<sup>-2</sup> within vine rows. Mean richness ( $\pm$  SD) was  $8.16 \pm 4.18$  per plot with a minimum value of 0 species in a row and a maximum value of 21 species observed in tilled inter-row of an organic vineyard. Shannon index varied from 0 to 2.77 with a mean at  $1.69 \pm 0.55$ . QBSc mean value was  $73.48 \pm 46.39$  with a maximum at 215.

#### 3.2. Descriptive analysis of the environmental variables

The mean TFI<sub>total</sub> ( $\pm$  SD) of our vineyards was  $13.10 \pm 6.13$  (range: 3.47-26.74) with a mean of  $9.18 \pm 4.48$  and  $17.03 \pm 4.97$  for organic and conventional

vineyards, respectively. Most of the treatments were fungicides (about 80 % of  $TFI_{total}$ ) whereas insecticides represent ca. 15% of  $TFI_{total}$ . The number of pesticides used (nb.pp) ranged between five and twenty-one.

Total soil copper content varied between  $24.68 \text{ mg.kg}^{-1}$  and  $340.22 \text{ mg.kg}^{-1}$  with a mean at  $114.25 \pm 68.10 \text{ mg.kg}^{-1}$ . OM content ranged from 1.12 % to 5.43 % with a mean at  $2.32 \pm 0.84 \%$  while OC range from 0.65 % to 3.16 % with a mean at  $1.35 \pm 0.49 \%$ . The pH value ranged from 5.80 to 8.26 with a mean at  $7.09 \pm 0.79$ . About half of samples showed slightly acidic values. Among disturbed rows and inter-rows, the number of soil disturbance varied between 1 and 10 with a mean at  $3.59 \pm 1.61$ .

### 3.3. Effects of season, pesticide use, soil management and characteristics on springtail community

#### 3.3.1. Seasonal dataset

We found a significant effect of season in all models with  $\Delta AICc \leq 2$  for QBSc, Shannon diversity index, richness and abundance (Table 2, Supplementary Table S2). Shannon diversity, species richness, QBSc and abundances of springtail were significantly lower in the end of spring (S2) than in autumn (Fig.18, Fig.19, Supplementary Figs. S2 and S3) notably in vine rows and tilled inter-rows. The mean values of all response variables (Shannon index, richness, QBSc and abundance) were slightly higher in autumn (S3) than in the beginning of spring (S1), even if this increase was only significant for springtail abundance.

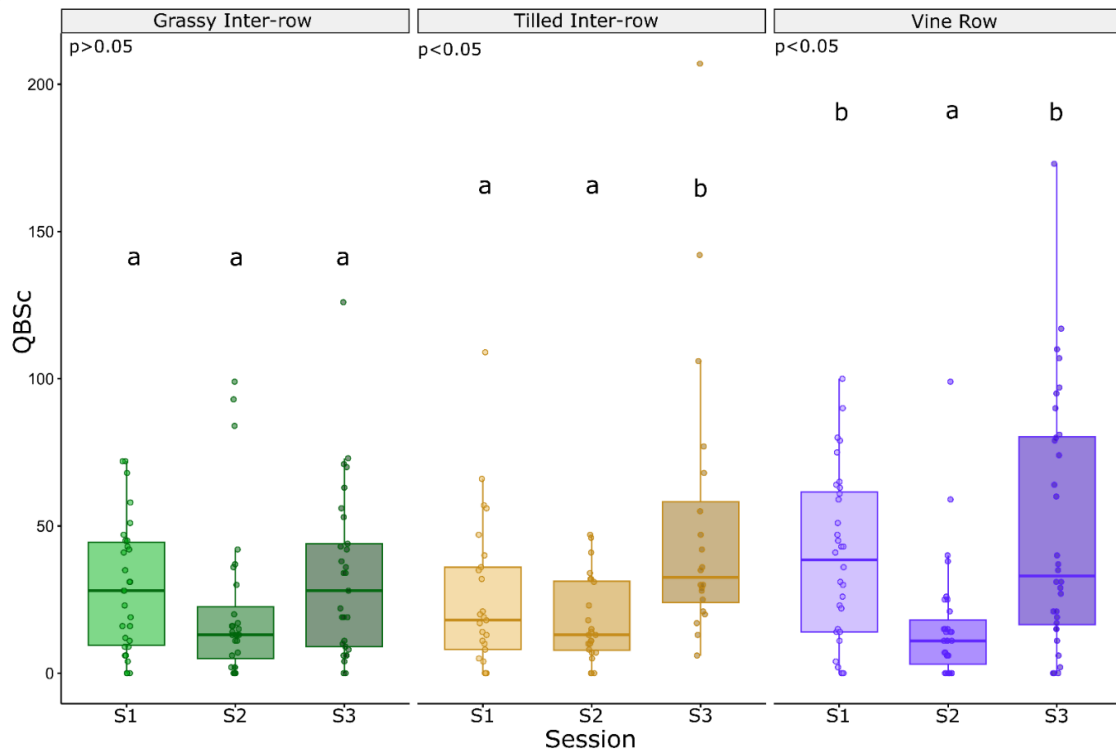


Figure 18 - Effect of the session (sampling sessions S1, S2 and S3) and of soil management within the vineyards (grassy and tilled inter-rows and vine rows) on springtail QBS-c. S1 refers to early spring session, S2 to late spring and S3 to autumn. A facet wrap was applied based on the nature of the management: grassy inter-rows (green boxes), tilled inter-rows (brown boxes) and vine rows (purple boxes). S2 shows a significant decrease of the QBS-c value compared to S1, indicating a negative effect ( $P$ -value  $< 0.01$ ) in late spring (Table 1, Supplementary Table S2).

There was a significant and consistent effect of the content of OM (or organic carbon) on QBS-c, richness and Shannon diversity index but not on abundance (Table 2, Supplementary Fig. S4 and Table S2). The relationships between community variables and OM content were always positive with an increase of springtail diversity and abundance with higher values of organic matter (and carbon) content in soil (Supplementary Fig.S4). The increase of pH value had a significant positive effect only for abundance (Table 2, Supplementary Table S7) and a slight positive effect on species richness (Table 2). We found no significant effect of copper soil concentration on Shannon index, richness, QBS-c and abundance. Soil copper concentration was only selected in very few models with  $\Delta AICc \leq 2$  (Table 2). The MAUV had a consistent and negative effect on QBS-c and species richness (Table 2, Supplementary Tables S2 and

S4). Disturbance, measured as the number of tillage or the presence/absence of mechanical disturbance, and pesticides used had the most important and significant effects on springtail community (Table 2).

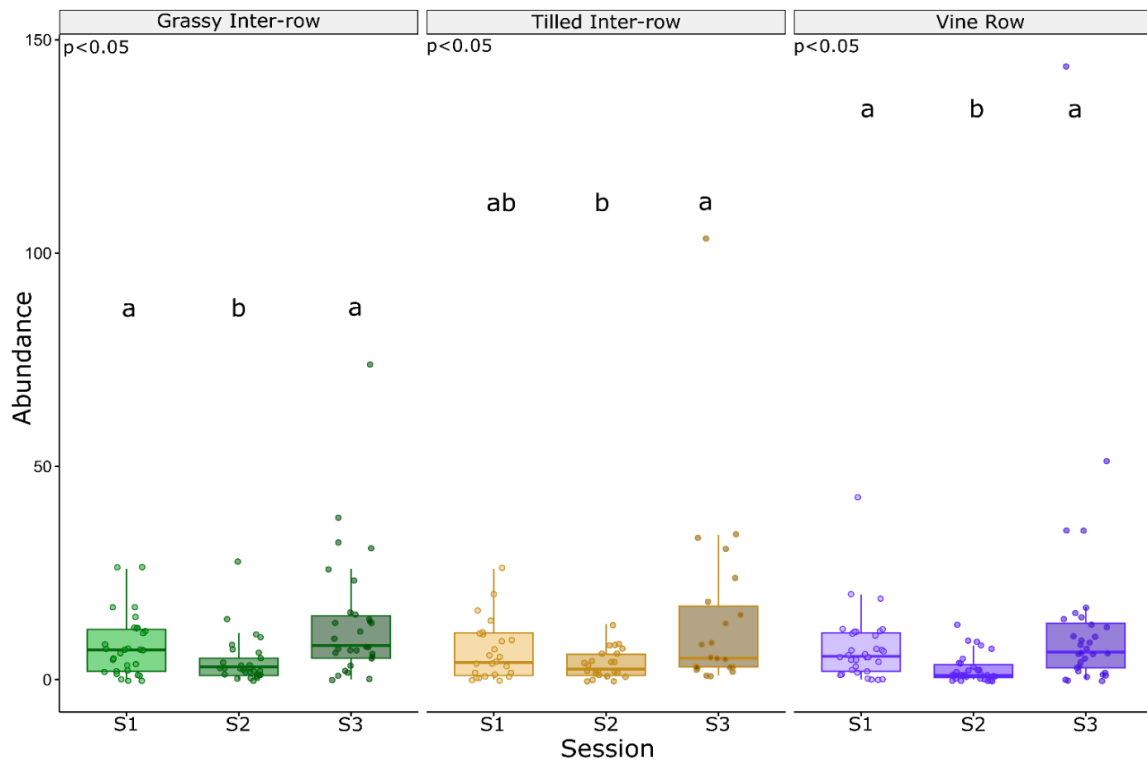


Figure 19 - Effect of the session (sampling sessions S1, S2 and S3) and of soil management within the vineyards (grassy and tilled inter-rows and vine rows) on springtail abundance. S1 refers to early spring session, S2 to late spring and S3 to autumn. A facet wrap was applied based on the nature of the management: grassy inter-rows (green boxes), tilled inter-rows (brown boxes) and vine rows (purple boxes). S2 shows a significant decrease of abundance value compared to S1, indicating a negative effect ( $P$ -value  $< 0.001$ ) in late spring (Table 1, Supplementary Table S2).

We found that the variable related to the disturbance effect (Dis) showed the higher impact on response variables: disturbance increased the QBS<sub>c</sub> values (Fig.20) and had a non-significant but also positive effect on Shannon diversity (Table 2). All our four response variables showed higher values in mechanically disturbed plots compared to non-disturbed plots (rows with herbicides and grassy inter-rows). The plot position itself (row; inter-row) did not show any effect on Shannon index, QBS<sub>c</sub>, richness and abundance. Pesticides-related parameters TFI<sub>total</sub>, TFI<sub>i</sub>, TFI<sub>f</sub> and nb.pp showed consistent, significant and

negative effects on QBS-c, richness and abundance but not on Shannon diversity (Table 2).

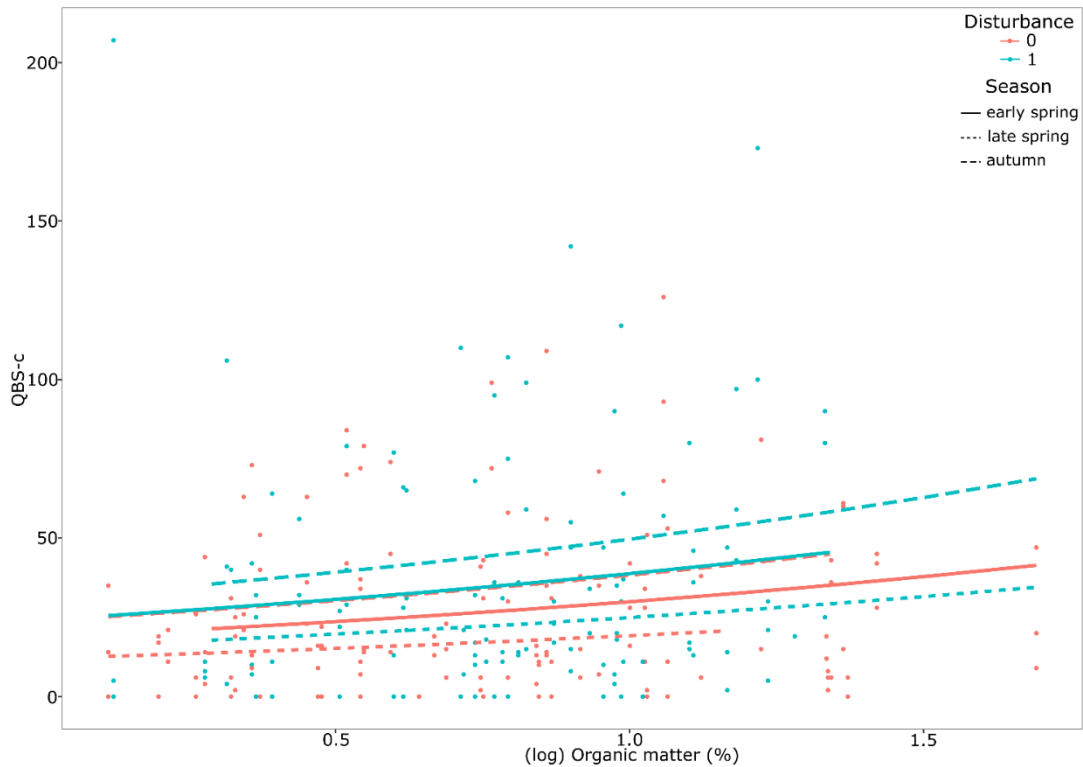


Figure 20 - Relationship between seasonal QBS-c values and organic matter content (log values). No-disturbed (0) rows and inter-rows are represented in red dot and lines, disturbed (1) rows and inter-rows values are represented by blue dots and lines. Three different types of lines representing the 3 seasons (S1: early spring, S2: late spring and S3: autumn with S1 in solid lines, S2 in dotted lines and S3 in large dotted lines). Higher functional diversity was found in disturbed modalities for every season. S2 presented significantly lower functional diversity in both disturbed and undisturbed rows and inter-rows compared to S1 and S3.

Tableau 2 - Main results of the effects of viticultural practices and soil variables on springtail community indexes over the 3 seasons (seasonal models in the upper part) or for the total year dataset (year models in the lower part). Significant relationships are shown in bold : “x<sub>1</sub>\* of x<sub>2</sub>” means x<sub>2</sub> models with this variable or group of variables selected over the total number of best models and x<sub>1</sub>\* models with a significant effect of the explanatory variable. No x<sub>1</sub>\* value means that the variable has been selected in the best models, but its effect was never significant (see Supplementary Tables S4 to S11 for the detailed results of all models). Cells with “+” indicate a positive effect of explanatory variables (columns) on springtail community indexes (lines), and cells with “-” indicate a negative effect. Empty cells indicate that the variable was not selected in the best models and cells with a “X” indicate that the variable was not tested and relevant in the set of models (seasonal effect in the year models).

	Number of best models	Copper	Organic matter	pH	Pesticides	MAUV	Disturbance (tillage)	Season
<b>Seasonal models</b>								
Abundance	14	+	+	+	-	+	+	S2 < S1 < S3 (14* of 14)
		(2)	(3)	(12)	(5* of 13)	(1)	(2)	
QBSc	16		+	-	-	-	+	S2 < S1 < S3 (4* of 16) S2 < (S1 ; S3) (4* of 16)
			(9* of 15)	(1)	(1* of 8)	(11)	(9* of 15)	
Richness	37		+	+	-	-	+	S2 < (S1 ; S3) (4* of 16) (37* of 37)
			(10* of 29)	(6)	(1* of 22)	(8)	(15)	
Shannon index	15	-	+	+/-	-	-	+	S2 < (S1 ; S3) (15* of 15)
		(2)	(10* of 14)	(2)	(2)	(2)	(13)	
<b>Year models</b>								
Abundance	12	+	+	+	-	+	+	X
		(1)	(1)	(6)	(5)	(2)	(1)	
QBSc	13		-	-	-	-	+	X
			(4)	(3)	(13* of 13)	(6)	(10)	
Richness	10				-	-	+	X
					(8)	(1)	(5)	
Shannon index	7		-		-	-	+	X
			(4)		(2* of 7)	(7* of 7)	(4)	

### 3.3.2. Year dataset

OM was selected in the best models for QBSc and Shannon index (Supplementary Tables S8 and S9). It surprisingly showed negative but non-significant effects for these two variables. pH was also selected with a positive

but non-significant effect on springtail abundance (Table 2, Supplementary Tables S3 and S11).

Copper was not selected in the best models for any response variable (only one model for springtail abundance). MAUV was negatively correlated with our variables with a significant effect on Shannon diversity index (Table 2, Supplementary Fig. S5). It was also present in the selected models for QBS<sub>c</sub> but the effect was not significant. Disturbance was more relevant than the total number of tillage in all models for the year dataset. This variable has been selected in a large part of the best models for species richness, QBS<sub>c</sub> and springtail abundance (Table 2).

Regarding pesticide variables, the number of pesticide products (nb.pp) was the best explanatory parameter for all variables, except for abundance, and we found consistent negative effects of TFI variable or nb.pp on all springtail community variables. Nb.pp influenced negatively and significantly QBS<sub>c</sub> (Fig.21). For Shannon diversity and species richness, nb.pp was also selected in models with a non-significant but negative effect. For abundance, TFI<sub>insecticides</sub> was selected as an explanatory variable in the models with a negative but non-significant effect (Supplementary Table S11).

### 3.4. Multivariate analysis

Correspondence analysis (CA) of the species that were present at least in 10% of our plots showed a percentage of explained variance of 21.5% by first and second dimensions (Supplementary Fig. S6). The PERMANOVA results for springtails matrix showed a significant effect of logTFI<sub>total</sub> ( $P=0.022$  and  $0.027$ ), logTFI<sub>fungicides</sub> ( $P = 0.035$  and  $0.022$ ) and pH ( $P = 0.006$  and  $0.019$ ) in both abundance and presence/absence matrices respectively (Supplementary Fig. S7). These results indicated a difference in community composition linked to

these variables or a difference in composition variance. However, its projection on PCoA axis did not show any significant result, that could be attributed to the low eigenvalue of the axes or the high abundance of *Cryptopygus thermophilus* among vineyards because this projection is made on 2 dimensions ordination. The importance of the effect of these 3 variables are low ( $r^2 = 0.034$  for pH, 0.014 for  $\log\text{TFI}_{\text{total}}$  and 0.002 for  $\log\text{TFI}_{\text{fungicides}}$ ) but consistent with other results shown on community variables. Results were similar using presence-absence matrix, where  $\log\text{nb.pp}$  ( $r^2 = 0.021$ ) was also significant ( $P = 0.029$ ).

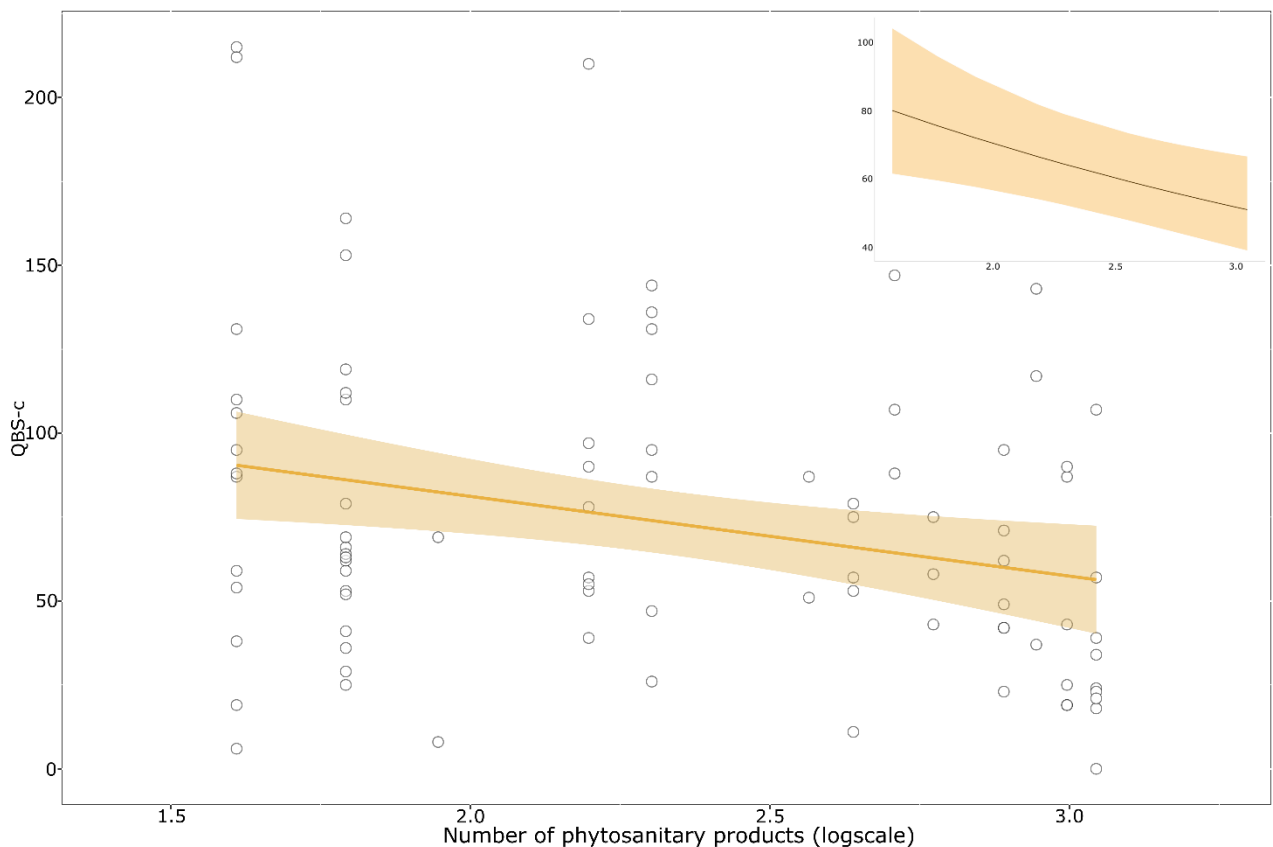


Figure 21 - Relationship between the number of phytosanitary products applied (log values) among vineyards and QBS-c values. The main graphic represents raw data (empty dots) and the top-right insert represents the significant relationship, i.e., the prediction and standard errors from the Year QBS-c Generalized Linear Mixed Model (Supplementary Table S3).

## 4. Discussion

### 4.1. Pesticides and Minimum Age Under Viticulture

We found negative effects of pesticide use on several response variables, independently of the type of variables used to assess pesticide use (either the number of pesticides used or the total TFI). Pesticide use negatively impacts seasonal and year QBS<sub>c</sub> as well as species richness, abundance (seasonal dataset) and Shannon diversity (year dataset) of springtails, confirming partially the first hypothesis concerning negative impact of pesticide use. These results are in accordance with a recent meta-analysis (Beaumelle et al., 2023b) that found a higher effect of pesticide use on both soil richness and diversity than on abundance. The negative effect of the number of products used is an interesting and original result suggesting the importance of potential cocktail effects on springtail communities compared to the existing body of knowledge often focusing on the effect of one particular pesticide. This result is in line with recent studies which also reported detrimental effect of multiple substances on soil fauna with possible synergistic effects (Beaumelle et al., 2023b; Panico et al., 2022). Concerning phytosanitary products, Petersen (2002) reported that some species such as *Lepidocyrtus cyaneus* are able to rapidly recolonize after pesticide use. Wiles and Frampton (1996), also reported intraspecific variation in insecticide toxicity as well as it could also change dominance structure of springtails community (Endlweber et al., 2006). Because we have a large diversity of species, the effects could be dampened by the dynamics and rapid colonization of ruderal species such as *Lepidocyrtus cyaneus*. Further investigations and a more replicated sampling effort are needed to discriminate species that are sensitive to phytosanitary products as it has probably a higher impact on community diversity than in the total abundance dominated by few species. Moreover, our multivariate analyses revealed that pesticide use (TFI total, TFI fungicides and number of phytosanitary products) significantly

influenced the springtail community, even if these effects were weak. It would be helpful to study the effects of particular active substances commonly used in vineyards (i.e. sulphur, metiram, zoxamide, pyrethroids).

There is also a harming effect of pesticide metabolites, which could remain in the field and accumulate with the age of vineyards that should be considered for future studies. We found slight but consistent negative effects of the minimum age, since the field is conducted in vineyards, on diversity. Contamination by pesticides and their metabolites, even those that are today forbidden, could influence and explain the observed current community. Indeed, previous studies, analysing pesticides and their metabolites, revealed that they could be detected decades after their application (Chiaia-Hernandez et al., 2017). We found that the minimum age since the field is conducted in vineyards negatively affected QBSc (seasonal and year models) and Shannon diversity (only in year model). This effect of minimum age under viticulture is in accordance with a previous study by Simoni et al. (2013) on croplands, which observed higher springtail densities in young organic fields compared to old organic and conventional fields contaminated by pesticides or copper accumulation.

#### 4.2. Copper concentration

Contrary to our expectations, we found no effect of total copper content on springtail communities. Our samples comprise a wide range of copper content, reflecting values observed (17 – 491 mg Cu<sub>total</sub>.kg<sup>-1</sup>) by El Hadri et al. (2012). Copper availability for organisms is strongly influenced by the amount of total copper in soil. It could bind to organic ligands and enhance OM by protecting it from degradation (Daoust et al., 2006; Fernández-Calviño et al., 2008; Parat et al., 2002; Sauve et al., 1997). The pH highly influences copper speciation and solubility (Sauve et al., 1997) with an increase in solubility in low pH conditions. Springtails are also known to be tolerant to high copper contamination in soils.

Ardestani and Van Gestel (2013) suggested the presence of a homeostatic regulation of copper with their study on *Folsomia candida*. We then suggest that this absence of copper effect is probably due to its low availability among our samples because of pH and OM content values in our samples. Indeed, previous study on *Eisenia fetida* and *Folsomia fimetaria* showed that old contaminated soil were less toxic than newly spiked soils with copper, attributed to the low availability of ancient copper (Scott-Fordsmand et al., 2000).

### 4.3. Soil Disturbance

We expected a strong effect of soil disturbance with an increase of functional and species diversities as well as their abundance in grassy inter-rows compared to tilled ones. Our analyses revealed that disturbance enhanced both functional and taxonomic diversity of springtails. This result is in line with Buchholz et al. (2017) who also found higher densities under tillage management compared to a permanent green cover, without affecting species diversity.

Tillage is often associated with an increase of water erosion or soil compaction (Costantini et al., 2018), and could also have detrimental effects on soil biodiversity (Giffard et al., 2022). For example, Betancur-Corredor et al. (2022) observed that reduced and no tillage promoted densities of springtails by 35 %. However, we found no relation between mean springtail density and the management of the inter-row. Möth et al. (2023) observed higher mean densities in cover crop inter-rows compared to tilled inter-rows. They also observed lower mean densities in May and June (compared to September). Nevertheless, tillage in inter-rows can enhance soil compaction and reduce pore space, which lead to lower abundance of euedaphics life-form species (Larsen et al., 2004). At the opposite, Dittmer and Schrader (2000), also observed a positive effect of soil compaction on *Sminthurinus aureus* and *Folsomia fimetaria*, respectively

epedaphics and hemiedaphic species. Tillage has different effects on soil compaction and at different depths which could counteract the negative effect of soil compaction associated with machine load. However, in our study we observed positive effect of soil disturbance by a binary parameter while the number of passes was not significant. Several tractor passes during the season could be detrimental as wheel load and passes frequency are the main contributors of soil compaction (Lagacherie et al., 2006; van Dijck and van Asch, 2002). We then found a positive effect of soil tillage in springtail communities in our vineyard system, even if we cannot exclude that it has a long-term negative effect of OM content and then also contributes to the decrease of species diversity and abundance.

Another indirect and positive effect of tillage has been already suggested in vineyard studies; tillage has negative effects on arthropod predators compared to cover inter-rows and the predation of springtails could be then lower (Buchholz et al., 2017). At the opposite, tilled inter-rows may favour the burial of resources deeper in the soil, which can enhance hemi- and euedaphic life forms which are more prone to be parthenogenetic than epedaphics forms (Petersen, 1978). We suggest that the positive effect of disturbance on springtail diversity promotes r-strategist species with parthenogenetic strategy of reproduction (Chernova et al., 2010). These species are relatively small ones, poorly pigmented with few ocelli, which also characterize species with high QBSc values like *Mesaphorura macrochaeta*, *Isotomiella minor* or *Parisotoma notabilis* (Chahartaghi et al., 2006). Further analysis investigating how the distribution of several functional traits (e.g., using community-weighted trait means) respond to farming practices would be interesting to confirm these observations.

#### 4.4. Seasonal Effect

We found low springtails density among the studied vineyards, especially during the season where vineyards are the most managed. This observation contrasts with other studies conducted in vineyards (Buchholz et al. 2017; Möth et al., 2023; Renaud *et al.* 2004). In our study system, the peak of pesticide use and disturbance associated with tillage overlaps with the end of spring and summer periods that show an increase of thermal and hydric stresses for soil communities. This is in accordance with previous results (Hodkinson et al., 1998; Kardol et al., 2011) who reported that summer desiccation is a major threat for springtails. Rusek (1989) also reported that biomass dynamics decrease during dry summer, which corroborates with our results. In our study system, this seasonal effect is related to the period of peak of pesticide use, confirming our second hypothesis. This seasonal aspect could be an important factor as it occurred during the treatment period and warming days, which could be negative and synergistic effects (Sørensen and Holmstrup, 2005).

#### 4.5. Soil parameters: organic matter and pH

As expected in our third hypothesis, we found positive effects of pH and OM content on springtail community indexes. Previous studies showed that pH has direct effect on springtail abundance by its influence on fecundity and longevity (Hutson, 1978; Rusek, 1998). These results are in accordance with our study; but further investigation on Collembola biology are needed, as these effects probably remain species-dependent. The OM content is a food supplier for springtails, which could explain the observed increase of Shannon diversity, species richness and QBS<sub>c</sub> with higher OM content in our samples. OM will favor the growth and diversity of microbial communities: more complex structures and metabolites to degrade will probably favor various species instead of a large abundance of individuals. Moreover, some species are

associated with important quantity of decaying OM such as *Proisotoma minuta* (Hopkin, 2007). Potapov et al. (2016) explored the relationships between trophic niches of collembolans linked to their life-form or groups based on  $\Delta^{13}\text{C}$  and  $\Delta^{15}\text{N}$  values. *Poduromorpha* are mostly euedaphics species and of highest ranking in trophic positions compared to epedaphics species, closer to primary producers feeding on micro-algae and first stages of litter decomposition. Hemiedaphics and euedaphics species are more prone to consume microorganisms associated with higher organic matter contents. We may also hypothesize that pH and OM content increase can dampen negative effects of soil management, compaction, or negative pesticides effects. These soil variables also influence copper bioavailability in soil which could explain the lack of significant effects regarding soil copper contamination.

#### 4.6. Springtail communities

Within our samples, 48 of the 68 species were below the 1% threshold of total abundance. This means that our samples were largely dominated by few species common and abundant in our vineyard soils. This trend was also observed in previous studies. Our samples were largely dominated by *Cryptopygus thermophilus*, then *Entomobrya lanuginosa* and *Lepidocyrtus lanuginosus* which, gathered, accounted for ca. 40 % of identified individuals. Renaud et al. (2004) also observed high abundance of *Entomobrya lanuginosa*, *Cryptopygus thermophilus*, *Sphaeridia pumilis*, *Lepidocyrtus cyaneus* or also *Ceratophysella denticulata*, which were common in our samples. Buchholz et al. (2017) observed a high representation of *Parisotoma notabilis* in their soil core samples, which was highly represented in our vineyard soils (4<sup>th</sup> in abundance).

## **Conclusion**

Our study investigated the effect of soil management and pesticide use on springtail communities in vineyards. Soil organic matter and soil disturbance enhances both functional and taxonomic diversities whereas the intensity of pesticide use had consistent and negative effects. Enhancing soil organic matter appears as a key aspect for promoting springtail communities and more generally soil biodiversity in vineyard systems. This could be properly managed through organic matter inputs and adapted soil tillage practices (e.g., conservation tillage) reducing soil disturbance. Our study also emphasizes the importance of reducing the use of pesticides, both in terms of frequency and applied doses, due to their detrimental effects on the springtail communities. However, further analyses focusing on cocktail effects and specific substances are recommended to design efficient strategies for protecting soil biodiversity in vineyards.

## **Supporting information**

### **CRedit authorship contribution statement**

Pierre Blondel: Methodology, Formal analysis, Data Curation, Writing - Original Draft; Benjamin Joubard: Conceptualization, Methodology, Writing - Review & Editing; Adrien Rusch and Brice Giffard: Conceptualization, Writing - Review & Editing, Project administration, Funding acquisition.

### **Declaration of competing interest**

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

---

## **Acknowledgments**

This research and the PhD grant of PB was funded by the research project ENDLESS, which was funded between 2020 and 2024 by the CIVB Conseil Interprofessionnel des Vins de Bordeaux and by Bordeaux Sciences Agro. Data collection on the vinegrower practices and soil parameters were funded through the support of the ECOPHYTO 2+ Plan under the grant X4IN33VI (OPERA project) as well as the support the French National Research Agency (ANR) under the grant 20-PCPA-0010 (PPR Vitae, Cultivating the grapevine without pesticides: towards agroecological wine-producing socio-ecosystems). We thank Claire Lanet, Sylvie Richart-Cervera, Pauline Tolle and Isabelle Demeaux for their help during field and lab activities, and we are very grateful to the winegrowers of the BACCHUS long-term ecological research platform for allowing us access to their vineyards.



*Tomocerus minutus*

## **IV-II. Chapitre 3. Landscape composition and management influence spatial $\beta$ -diversity of springtail life-forms in vineyards**

### ***Avant-propos***

Ce chapitre reprend les données de communautés de collemboles du chapitre précédent, pour la première session (printemps) qui ont été analysées cette fois-ci à l'échelle du paysage, complétant notre approche intra et inter parcellaire du chapitre 2. Nous avons choisi d'utiliser deux gradients paysagers que sont la surface en agriculture biologique, ainsi que la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage. L'objectif était de savoir quelles communautés étaient avantagées, et dans quelles mesures, par ces deux facteurs. Pour cela j'ai continué d'explorer ces données par une approche comparative, comme il a été fait pour les chapitres 1 et 2 ; pour chaque couple de parcelles. Ce chapitre a également été l'occasion d'explorer la  $\beta$ -diversité en la partitionnant en deux composantes : le remplacement et l'imbrication (turnover and nestedness). Cette étude permet une approche nouvelle, ajoutant une échelle spatiale supplémentaire aux chapitres précédents dans le but de concevoir des paysages et pratiques harmoniées et efficaces dans la conservation de la biodiversité. De nouvelles pistes à explorer seront développées en relation avec la  $\beta$ -diversité en fin d'ouvrage. Ce chapitre fait l'objet d'un article de recherche en cours d'écriture en vue d'une proche soumission.

## Résumé

La simplification des paysages et les pratiques agricoles intensives sont des facteurs majeurs contribuant à la perte de biodiversité dans les paysages agricoles. Toutefois, la composition du paysage, par exemple par l'augmentation de la surface de parcelles en biologique ou des habitats semi-naturels, peut atténuer ces effets négatifs et contribuer à la conservation de la biodiversité. L'effet de la diversité des paysages sur les communautés du sol a donc reçu peu d'attention, car on sait qu'elles sont principalement influencées par les paramètres du sol et les pratiques agricoles locales. Cette étude vise à évaluer les effets des caractéristiques locales du sol, de la gestion des vignobles et de la composition du paysage sur la diversité alpha locale des collemboles épédaphiques, hémidaphiques et euédaphiques, le changement de la composition de la communauté entre les systèmes agricoles ( $\beta$ -diversité) ainsi que leur activité par le biais de bait-lamina. Nous avons échantillonné le sol et les collemboles dans 24 vignobles (12 paires) situés le long de deux gradients de composition du paysage et situés dans le sud-ouest de la France. Nous avons évalué les effets de la composition du paysage par la surface de vignobles en biologique et d'habitats semi-naturels dans le paysage à des rayons de 250, 500 et 1 000 m sur la communauté et l'activité des collemboles. À l'échelle de la parcelle, nous avons évalué les effets de l'utilisation de pesticides et, dans le sol, de la teneur en matière organique, du pH et de la stabilité des agrégats. La richesse en espèces totales et hémiedaphiques a été positivement influencée par la teneur en matière organique du sol, la surface de parcelles en biologique dans le paysage et fortement réduite par l'utilisation de pesticides. La  $\beta$ -diversité entre les paires de vignobles biologiques et conventionnels était principalement composée de la composante de renouvellement (turnover) et était significativement influencée par la surface de vignobles biologiques et d'habitats semi-naturels dans le paysage. En ce qui concerne le sol, la différence

de stabilité des agrégats était le principal facteur influençant la  $\beta$ -diversité. Ces résultats soulignent l'importance de la composition du paysage dans la préservation de la biodiversité, même pour les communautés du sol, afin de créer des systèmes agricoles plus durables.

### **Abstract**

Landscape simplification and intensive farming practices are major factors contributing to biodiversity loss in agricultural landscapes. However, the landscape composition through, for example, an increase of the surface of organic fields or of semi-natural habitats may buffer these negative effects and could contribute to biodiversity conservation. The effect of landscape diversity on soil communities has thus received poor attention as they are known to be mostly influenced by soil parameters and local agricultural practices. This study aims to assess the effects of local soil characteristics, vineyard management and landscape composition on the local alpha diversity of epedaphic, hemiedaphic and euedaphic springtails, the change in community composition between farming systems ( $\beta$ -diversity) as well as their activity through bait-lamina. We sampled soil and springtails in 24 vineyards (12 pairs) located along two gradients of landscape composition and located in the southwest of France. We evaluated the effects of landscape composition through the amount of organic vineyards and of semi-natural habitats in the landscape at 250, 500 and 1,000 m radii on springtail community and activity. At the field scale, we assessed the effects of pesticide use, and in soil, of organic matter content, pH and aggregate stability. Total and hemiedaphic species richness were positively influenced by soil organic matter content, the amount of organic fields in the landscape and greatly reduced by pesticide use.  $\beta$ -diversity between organic and conventional pairs of vineyards was mainly

composed by the turnover component and was significantly influenced by the amount of organic vineyards and of semi-natural habitats in the landscape. Regarding soil, the difference of aggregate stability was the main factor that shaped  $\beta$ -diversity. These results highlight the importance of landscape composition in preserving biodiversity, even for soil communities, in order to create more sustainable agricultural systems.

**Keywords:** Landscape composition, semi-natural habitats, organic, springtail life-forms,  $\beta$ -diversity

### **Highlights**

- Our study aims to assess the effects of both landscape and management on springtail life-forms.
- The amounts of organic vineyards and of semi-natural habitats in the surrounding landscape positively influence springtail richness.
- Landscape composition influences epedaphic species similarity between organic and conventional vineyards, but also hemiedaphic springtail similarity.
- $\beta$ -diversity was best explained by the amounts of organic vineyards and of semi-natural habitats in the surrounding landscape of the pairs of vineyards.
- Local management influences hemiedaphic species community but not epedaphics.

## **Introduction**

Agriculture intensification led to an increase in agrochemical inputs and a simplification of agricultural landscapes with major consequences on biodiversity and the environment ; IPBES, 2019). This is particularly the case for landscapes dominated by perennial crops such as vineyards, which are very-intensive systems representing 20% of the pesticide consumption in France for only 3% of its agricultural surface (Aubertot et al., 2005). Nowadays, the sustainability of such systems is a growing issue and the development of nature-based solutions to address the major socio-ecological challenges that winegrowers are facing, offer promising perspectives (Giffard et al., 2022; Palomo-Campesino et al., 2018; Rusch et al., 2021). Indeed, several agroecological management options, from the field to the landscape, have been shown to enhance vineyard systems sustainability with beneficial impacts on several communities and ecosystem services (Barbaro et al., 2021; Möth et al., 2023b; Rusch et al., 2015a; Tortosa et al., 2023). However, a large majority of the studies focuses on aerial biodiversity while the effects of environmental changes across multiple scales on soil biodiversity and functioning remains less studied (Giffard et al., 2022).

A large body of literature has demonstrated that the local-scale species assemblages (i.e., habitat scale) are determined by the landscape-scale species pool and the multiple biotic (e.g., competition, facilitation, predation) or abiotic filters (e.g., temperature, pH) that operate across scales (Tscharrntke et al., 2012). In agricultural landscapes, semi-natural habitats have been found to act as source habitats in the landscape for several communities that can spillover to adjacent crop fields and affect the local species assemblages (alpha diversity). Increasing landscape-scale heterogeneity have been found to benefit local species richness of a diversity of actively mobile species (e.g. birds, bees,

beetles) in crop fields (Herrando and Brotons, 2002; Purtauf et al., 2005; Steffan-Dewenter et al., 2002). However, little is known about the impact of landscape context and its interactions with local-scale characteristics on soil communities that operate at finer spatial scales and are of restricted mobility (Buchholz et al., 2017; Chust et al., 2003; Dauber et al., 2005; Eggleton et al., 2005; Joschko et al., 2006).

Springtails are one of the dominant soil microarthropod taxa: they are implied in many soil activities and ecosystem services, involved in organic matter cycling and the regulation of plant-pathogen fungi (Sabatini and Innocenti, 2001). The effects of field-scale management on the abundance or diversity of these communities were recently studied in different vineyard regions (Buchholz et al., 2017; Fiera et al., 2020a, 2020b, Blondel et al. 2024). However, few studies jointly considered the effects of the landscape context. While a large body of literature focused on the impact of agricultural intensification on local habitat diversity (Alpha diversity) for a wide range of organisms (Buchholz et al., 2017; Vršič et al., 2021; Zanettin et al., 2021), the most important determinant of species diversity at larger scales is the degree to which sites differ in their species composition (Beta diversity). Investigating how beta diversity responds to environmental changes also provides key information about the ecological processes affecting changes in local diversity (e.g., turnover, nestedness). To our knowledge very few studies have investigated how several components of agricultural intensification across scales affected beta diversity of soil communities.

The present study focused on how local-scale management (organic and conventional vineyards, large range variation of pesticide use) and the surrounding landscape composition (amounts of semi-natural habitats and organic fields) could influence species richness of springtail communities

(alpha diversity), and per springtail life-forms (epedaphics, hemiedaphics and euedaphics). We also tried to assess these effects on local-scale soil activity as well as changes in community composition (beta diversity). We hypothesized that (H1.1) higher amounts of semi-natural habitats and of organically-managed vineyards at the landscape scale will enhance the alpha diversity of surface-dwelling springtails (epedaphics) while (H1.2) soil-dwelling springtail communities (hemiedaphics and euedaphics) will be more influenced by local-scale practices rather than by the landscape composition (Buchholz et al., 2017). (H1.3) We also hypothesized that springtail activity will be more influenced by vineyard practices, associated with an increase of their diversity. Regarding effects on community composition, we hypothesized that (H2) the  $\beta$ -diversity partitioning (Baselga, 2012, 2010) will be represented by a high proportion of nestedness, with conventionally-managed vineyards presenting springtail community which are subsets of organically managed vineyard. This, because of the presence of few more adapted springtails in conventional vineyards which encounter a higher stress, notably in pesticides (Fountain et al., 2007) and the low capacity of colonization especially for soil-dwelling springtails (Fuller et al., 2005) from the landscape.

## **Material and method**

### 2.1. Study site and soils criteria

The study site was in Nouvelle-Aquitaine, in the Bacchus workshop in the southwest of France (Muneret et al., 2019; Ostandie et al., 2021) composed of a network of vineyards in real context of production in a 910 km<sup>2</sup> area dominated by vineyards. We selected 24 vineyards arranged by pairs of one organically and one conventionally managed (12 pairs). The two vineyards within the same pair are adjacent or slightly distant (maximum of 427 meters between the center of

the two vineyards of the same pair). For each vineyard, we sampled soil in the two common modalities or management treatments: the vine row under the vines (mechanically or chemically weeded) and the grassy inter-row (permanent cover throughout the season). For each vineyard and these two modalities, we sampled three soil subsamples, 10 m away each other and distant from the vineyard border by 15 m. These 6 subsamples per vineyard were gathered and sieved at 5 mm stainless steel mesh. Organic matter content (OM) was measured using sulphochromic oxidation of carbon followed by colorimetric dosage (NF ISO 14235) and  $\text{pH}_{\text{water}}$  with glass electrode (NF ISO 10390) by an external laboratory (AUREA AgroSciences). We also measured the stability of aggregates at the soil surface (0-2cm) and of deeper layer (2-10cm) following the Biofunctool methodology based on (Herrick et al., 2001).

## 2.2. Landscape components and management

For each vineyard, we calculated via QGIS the percentage of semi-natural habitats (% SNH) and of percentage of organic vineyards (% ORG) in the landscape at different buffer sizes: 250, 500 and 1,000 m radii from the centroid of the vineyards. Semi-natural habitats were mostly forests, but also grasslands and hedgerows. We did not consider other habitats and elements of our landscapes, such as urban areas or other crop surfaces, as their surface were negligible. For each vineyard, we also collected information about pesticide use by calculating the treatment frequency index (TFI) with the following equation:

$$TFI = \frac{\textit{Total amounts of active ingredients}}{\textit{Standard doses assigned to each use of the active ingredients}}$$

### 2.3. Soil mesofauna and feeding activity

Springtails were sampled in early spring 2021 (March 31<sup>th</sup> and April 2<sup>nd</sup>) in both vine row and grassy inter-row modalities. For each modality (vine row and grassy inter-row), we sampled three top-soil subsamples, distant of 10 m each other and also distant from the vineyard border by 15 m. In each subsampling point, we collected ca. 300 mL of soil at the 0-10cm depth and collected springtails were extracted by a Berlese-Tullgren system (ISO 23611-2). The springtails were conserved in 70% ethanol jars and identified at the species level (Hopkin, 2007). The abundances per species were summed for data analyses (3 replicates x 2 management treatments: 6 subsamples per vineyard). Life-forms were associated to the different species and for each vineyard, we calculated the total species richness and richness per life-forms (i.e. epedaphics, hemiedaphics and euedaphics). Briefly, epedaphic species are aboveground springtails while belowground springtails are represented by hemiedaphics (superficial layers) and euedaphics (deeper layers). We calculated  $\beta$ -diversity using Baselga index, to assess for global  $\beta$ -diversity, turnover and nestedness indexes by comparing total species richness and for each life-form between the organic vineyard and the conventional vineyard within each pair of vineyards.

We also measured soil activity with Bait Lamina sticks (van Gestel et al., 2003; Von Törne, 1990) produced by Terra Protecta (GmbH, Berlin, Germany). We placed 8 sticks in each modality for 15 days, between the 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> of March (all vineyards were not managed the same day) and estimated the state of degradation by three possible scores (0: no degradation; 0,5: partial degradation; 1: full degradation). The score for each vineyard was calculated as follow and averaged at the vineyard level:

$$\%deg.d^{-1} = \frac{\text{Average (16 holes of each stick)}}{\text{Number of days of burrial}}$$

## 2.4. Statistical analyses

We constructed two sets of data, the first one corresponded to the 24 vineyards for the analyses of species richness indexes and feeding activity. The second one is composed of the values obtained within the 12 pairs (pairs of one organic and one conventional vineyards) for the exploration of  $\beta$ -diversity components.

### 2.4.1. Richness indexes and soil feeding activity

In the first dataset, we analyzed the effects of landscape, soil characteristics and farming practices on the total springtail species richness, the richness of three functional groups: epedaphic, hemiedaphic and euedaphic life-forms, and on the feeding activity resulting from soil communities. As landscape explanatory variables, we considered the amount of organic vineyards (%ORG) and of semi-natural habitats (%SNH) at 250, 500 and 1,000 m radii surrounding the 24 sampled vineyards. Concerning soil properties and management, we considered surface (0-2 cm) and soil (2-10 cm) aggregate stability, TFI, OM and pH.

These analyses were conducted through GLMMs with vineyard pair as a random factor. The amount of organic vineyards at 250, 500 and 1,000 m radii were correlated (all  $r > 0.75$ ). The amount of semi-natural habitats at the different buffer sizes (all  $r > 0.62$ ) were also correlated, but these two variables %ORG and % SNH were uncorrelated at each buffer size, respectively. Surface and soil aggregate stabilities were also correlated ( $r = 0.74$ ), as well as slightly for OM and pH values ( $r = 0.25$ ). We built 12 ( $n = 3 \times 2 \times 2$ ) multiple sets of models, including different sets of uncorrelated explanatory variables: two landscapes variables (%ORG and %SNH at a common spatial scale, i.e. 3 buffer sizes), one of the variables regarding aggregate stability (soil or surface), pesticide use (TFI), and one soil variable (OM or pH). We checked for

multicollinearity between all these sets of variables by the variance influence factor value (all  $VIF \leq 2$  as recommended by Zuur et al., 2009, 2007). GLMMs were made using *glmmTMB* function (R package “glmmTMB” v1.1.5) with a Gaussian link function. We selected the best models by comparing second-order variant of Akaike Information Criterion (AICc) and retained all models when the delta AICc with the best model was inferior or equal to 2 (Burnham and Anderson, 2002) via *dredge* function (R package “MuMIn” v1.47.1). Afterwards, models were checked (R package “DHARMA” v0.4.6) through QQ-plot of residuals and a plot of residuals against predicted values, checking for deviations, dispersion and outliers. We excluded from the results the models that did not satisfy these assumptions (Supplementary material – Table S1, S2 and S3).

#### 2.4.2. Response of $\beta$ -diversity

In a second dataset, we calculated the total, turnover and nestedness  $\beta$ -diversity (described in Baselga, 2010) for epedaphic and hemiedaphic springtail life-forms within a pair of vineyards, i.e. the dissimilarity between the community composition of the organic vineyard and of the conventional vineyard within the same landscape. The scarcity of euedaphic species in our dataset did not allow the calculation for this life-form. A high value of total  $\beta$ -diversity (close to 1) indicated that the species community is highly different between the two vineyards of the same pair. This total  $\beta$ -diversity is composed of turnover and nestedness components. If turnover is the higher part, it is indicating that the two vineyards shelter two different species community with different species. When nestedness value increases, it is indicating that the community in the conventional vineyard is a subset of the community observed in the organic one within the same landscape. The different components of  $\beta$ -diversity were

calculated using the function *beta.pair* (R package “betapart” v1.5.6) (Baselga, 2012, 2010).

We then aimed to evaluate the effect of landscape variables and practices on these indexes: total, turnover and nestedness  $\beta$ -diversities. To do that, we calculated the difference in the amount of organic vineyards surrounding each field within the same pair of two vineyards (dORG), and the difference in semi-natural habitats surrounding each field between the organic and the conventional vineyards (dSNH), and at the 3 buffer sizes: 250, 500 and 1,000 m radii. When dORG or dSNH > 0 within a same pair of vineyards, it indicates that, respectively, the amount of organic vineyards or semi-natural habitats surrounding the organic vineyard is higher than the amount of organic vineyards or SNH surrounding the conventional one. We also considered the difference in treatment frequency index (dTFI), surface and soil aggregates (dSURF\_AGG and dSOIL\_AGG). We did not add supplementary variables in order to avoid overparameterization of our models (n = 12 values ; see Supplementary material Table S4).

We then conducted the analyses through GLM using the function *glm* (R package “stats” v3.6.2) with a Gaussian link function. Like the previous GLMMs, some of the landscape or soil variables were correlated (dORG: all  $r > 0.6$  and dSNH; all  $r > 0.45$ ;  $r = 0.79$  between dSURF\_AGG and dSOIL\_AGG;  $r = -0.4$  between dORG and dSNH at 500m). We then constructed a set of models with a maximum of 4 uncorrelated variables: 2 landscape metrics at the same landscape buffer (250, 500 or 1,000 m), dTFI and a variable related to soil aggregate stability (dSURF\_AGG or dSOIL\_AGG). We selected the best models by comparing second-order variant of Akaike Information Criterion and selected models with a delta of AICc equal or inferior to 2 compared to the best model (Burnham and Anderson, 2002) via *dredge* function (R package “MuMIn”

v1.47.1). Afterwards, models were checked (R package “DHARMA” v0.4.6) through QQ-plot of residuals and a plot of residuals against predicted values, checking for deviations, dispersion and outliers. We excluded from the results the models that did not satisfy these assumptions.

## Results

### 3.1. Species richness

Five models have been selected to explain the variation of total species richness between our sampled vineyards (Supplementary material Table S1). Organic matter, TFI and %ORG at 250 and 500 m radii were the explanatory variables selected in these different models. We found a positive effect of OM content of species richness: species richness increased with soil OM (observed in the best model or in combination with other variables in the 2<sup>nd</sup> and the 5<sup>th</sup> models). The following models highlighted the negative effect of pesticide use, separately or in combination with a positive effect of %ORG at 250m. Species richness decreased with the increase of pesticide use and increased when the amount of organic vineyards surrounding the sampled vineyard increased.

Regarding the species richness per life-forms (epedaphic, hemiedaphic et eudaphic species separately), we only observed valid models and significant effects for the hemiedaphic species richness with 2 selected models including % ORG at 250 m radius, TFI and the stability of surface aggregates. The best model (by AICc ranking) included a positive effect of the surface of organically managed vineyards at 250 m radius in the landscape ( $z = 2.67$ ,  $P = 0.008$ ) and a negative effect of TFI ( $z = -5.14$ ,  $P = 2.73 \cdot 10^{-7}$ ,  $R^2c = 0.67$ ,  $R^2m = 0.68$ ; see Figure 22). These significant effects were consistent with those observed for the total species richness: a decrease of the hemiedaphic species richness associated with the intensity of pesticide use, at local (increasing TFI) or at the landscape

level (decreasing %ORG). The increase of the stability of surface aggregates appeared also a minor explanatory variable and was associated with an increase of hemiedaphic species richness, albeit not significantly.

The soil feeding activity was not significantly influenced by the tested soil or landscape parameters (the best model was the null model and the following ones, with  $\Delta AICc < 2$ , included %ORG at 250 and 500 m radii, without any significant effects).

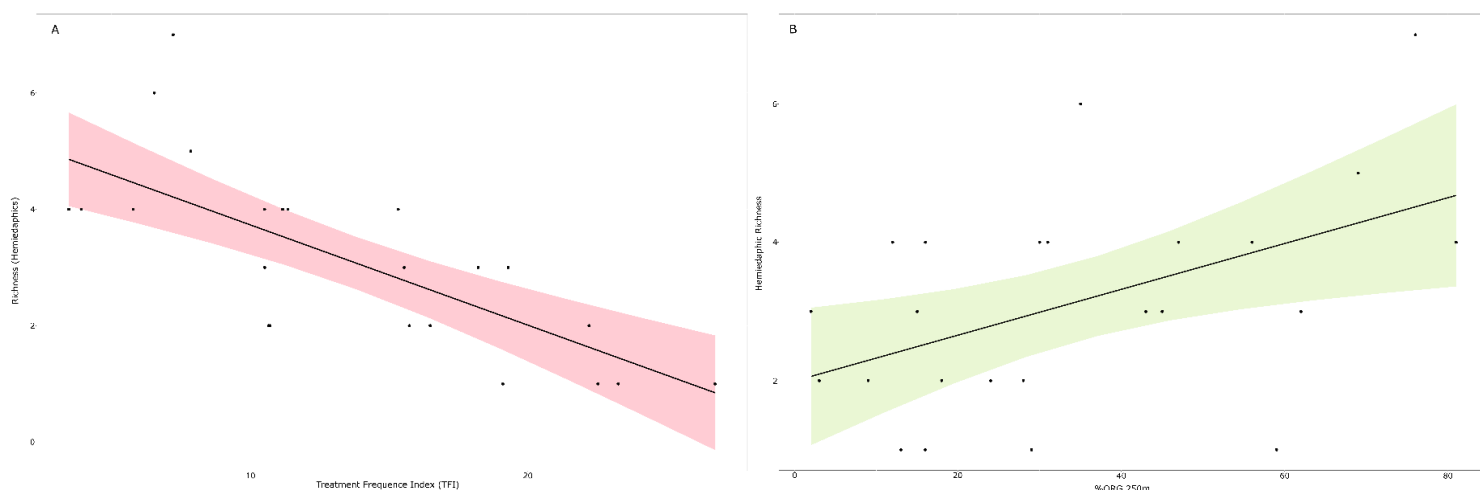


Figure 22 - Hemiedaphic richness response to the Treatment Frequency Index (TFI) increases (A) and the surface in organic management in the landscape at 250 m radius (%ORG250) (B). The TFI highly negatively impact hemiedaphic life-form richness (z-value : -5.141, p-value < 0.001), while the %ORG250 increases benefits to the richness of hemiedaphic springtails (z-value : 2.674, p-value < 0.01).

## 3.2. $\beta$ -diversity

### 3.2.1. Global $\beta$ -diversity

The total  $\beta$ -diversity was  $0.65 \pm 0.19$  (mean  $\pm$  SD), indicating that the species composition is quite different and highly variable within each pair of conventional and organic vineyards. It is composed of a value of  $0.56 \pm 0.23$  for the species turnover and of a value of  $0.09 \pm 0.09$  for the species nestedness

(similar communities without some species only observed in organic vineyards). These results indicate that the difference of community composition within a pair of vineyards was mostly associated with species turnover, rather than a subset of species of the organic vineyards observed in the conventional vineyards.

The variation of total  $\beta$ -diversity was best explained by a model with 3 explanatory variables ( $R^2 = 0.86$ ): a positive effect of dORG at 500m radius ( $t = 3.52$ ,  $P = 8.10^{-3}$ ), a negative effect of dSNH at 500 m radius ( $t = -4.38$ ,  $P = 2.10^{-3}$ ) and a positive effect of soil aggregate stability ( $t = 2.74$ ,  $P = 0.025$ ). The difference of species composition between organic and conventional fields of the same pair increased when the organic vineyard was surrounded by a higher amount of organic vineyards at 500 m radius than the conventional vineyard; and when the amount of semi-natural habitats was higher around the conventional vineyard (negative values of dSNH) and when the soil aggregate stability was higher in the organic vineyard than in the conventional one (Figure 23).

The partitioning of the  $\beta$ -diversity revealed no significant effects of our explanatory variables on species turnover (no valid models). Even if the values were lower, the species nestedness was best explained by the difference of surface aggregate stability, with a significant effect in the two best models ( $t = 2.29$ ,  $P = 0.045$ ,  $R^2 = 0.34$  in the best model). We also observed a slight negative and marginally significant effect of dTFI ( $t = -1.96$ ,  $P = 0.05$ ): when the difference of pesticide use increased (increase of the difference of TFI in the conventional vineyard compared to the organic vineyard) between the two adjacent vineyards, the species nestedness decreased (less species in common not observed in the conventional vineyards).

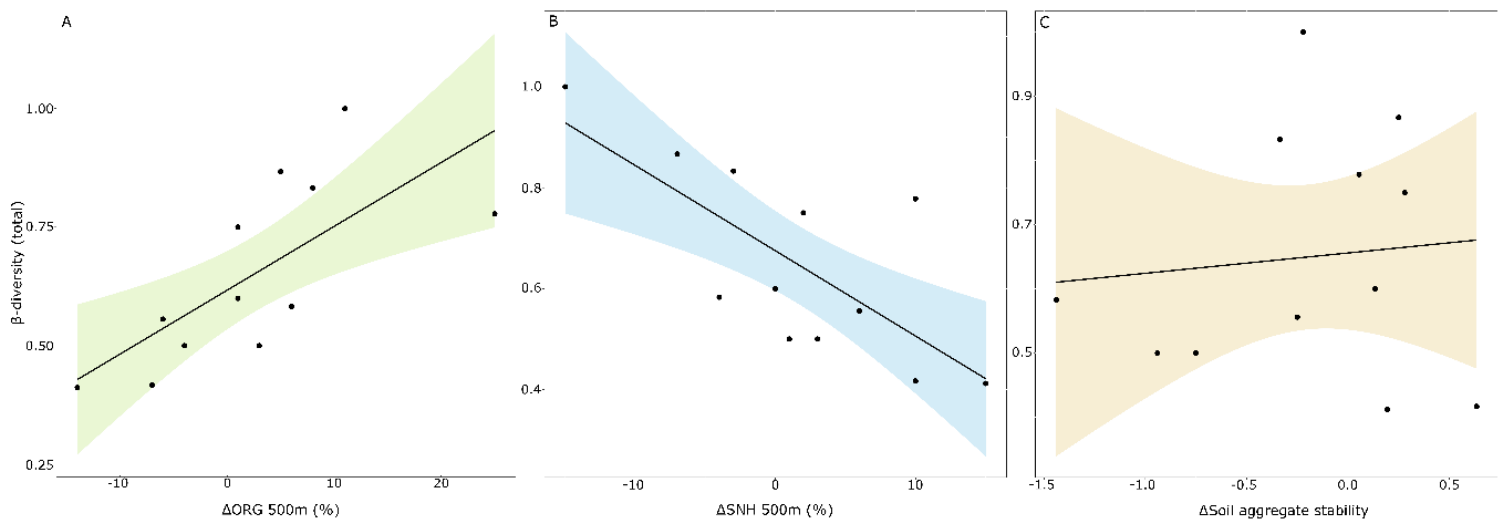


Figure 23 - Total  $\beta$ -diversity response to the difference (between organic and conventional vineyards) in surface of organic management in the landscape at 500 m radius (t-value : 3.522, p-value < 0.01) (A), the difference (between organic and conventional vineyards) in semi natural habitats in the landscape at 500 m radius (t-value : -4.375, p-value < 0.01) (B) and the difference in soil aggregate stability (t-value : 2.735, p-value < 0.05) (C).

### 3.2.2. Epedaphic $\beta$ -diversity

The epedaphic  $\beta$ -diversity was  $0.71 \pm 0.24$  (mean  $\pm$  SD), indicating that the species composition in the soil surface was quite different within each pair of conventional and organic vineyards. It was again mostly related to species turnover:  $0.56 \pm 0.36$ , i.e. different species composition between organic and conventional vineyards within the same pair, and a lower value of nestedness:  $0.12 \pm 0.19$ .

Whatever the total  $\beta$ -diversity, or its components, species turnover and nestedness, for the epedaphic community, the differences of amounts of semi-natural habitats between the organic and the conventional paired vineyards at 250 or 500 m radii were the only selected variables in the best models. dSNH at 500m radius has a negative and significant effect on epedaphic  $\beta$ -diversity (t = -2.91,  $P = 0.017$ ,  $R^2 = 0.48$  – see Figure 24), and a marginally significant but still negative effect on species turnover (t = -2.24,  $P = 0.052$ ,  $R^2 = 0.36$ ). Contrary to

the turnover, the best model on nestedness community composition included a slight positive but non-significant effect of dSNH at 250 m radius ( $t = 1.46$ ,  $P > 0.10$ ). These results showed that the community composition of epedaphic springtails within a pair of vineyards was more different when the amount of SNH around the conventional vineyard was higher than around the organic vineyard and that it was mostly associated with species turnover.

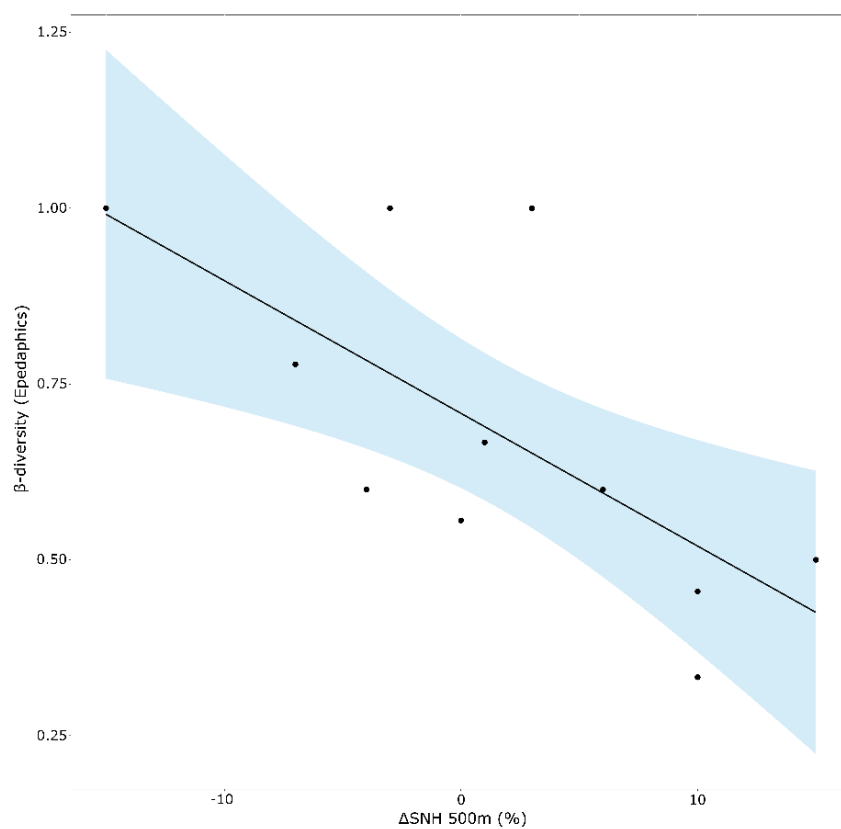


Figure 24 - Epedaphic  $\beta$ -diversity response to the difference (between organic and conventional vineyards) in semi natural habitats in the landscape at 500 m radius ( $t$ -value : -2.910,  $p$ -value < 0.05).  $\beta$ -diversity is enhanced when surrounding semi natural habitats are near the conventionally managed vineyard while organic vineyards seems to be less affected.

### 3.2.3. Hemiedaphic $\beta$ -diversity

The hemiedaphic  $\beta$ -diversity was  $0.58 \pm 0.33$  (mean  $\pm$  SD), indicating that the species composition in the first top-soil layers varied to a lesser extent than the

epedaphic communities. It was also mostly related to species turnover:  $0.46 \pm 0.40$ , i.e. different species composition between organic and conventional vineyards within the same spatial pair, and a lower value of nestedness:  $0.11 \pm 0.21$ .

The hemiedaphic  $\beta$ -diversity was best explained by a single model ( $R^2 = 0.88$  – Figure 25) with positive effects of dORG at 500m radius ( $t = 4.81$ ,  $P = 1.10^{-3}$ ), and dSOILAGG ( $t = 4.45$ ,  $P = 2.10^{-3}$ ), and negative effect of dSNH at 500m radius ( $t = -2.97$ ,  $P = 0.018$ ). Species turnover was also positively explained by dORG at 500m radius ( $t = 2.67$ ,  $P = 0.023$ ). No significant effects and valid models were observed for hemiedaphic community nestedness.

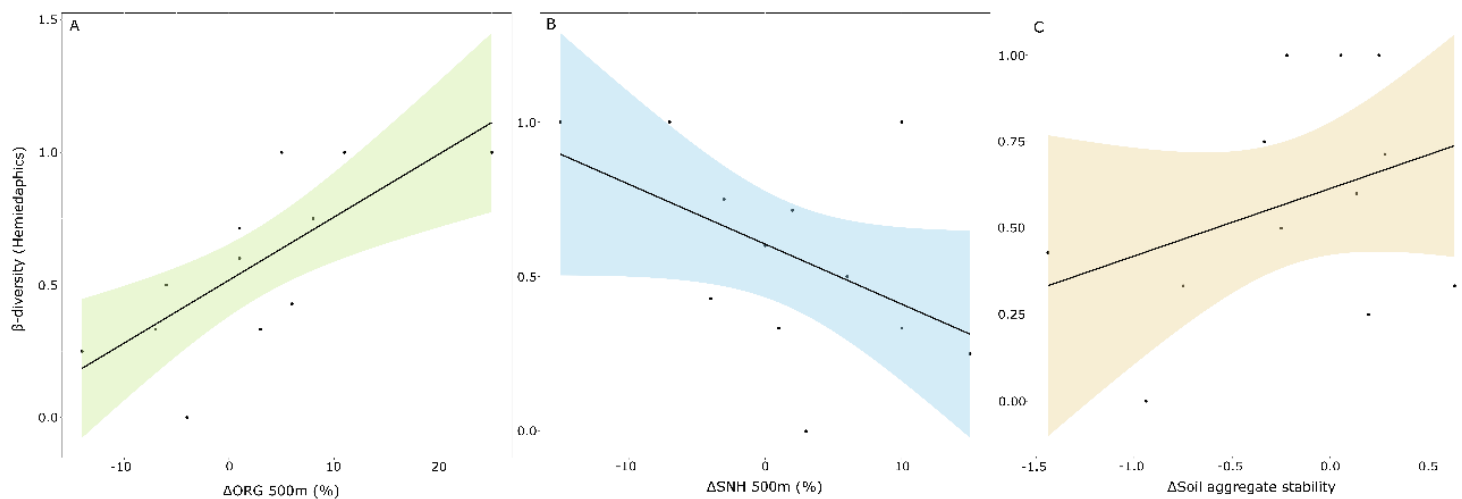


Figure 25 - Hemiedaphic  $\beta$ -diversity response to the difference (between organic and conventional vineyards) in surface of organic management in the landscape at 500 m radius (t-value : 4.809, p-value < 0.01) (A), the difference (between organic and conventional vineyards) in semi natural habitats in the landscape at 500 m radius (t-value : -2.970, p-value < 0.05) (B) and the difference in soil aggregate stability (t-value : 4.453, p-value < 0.01) (C).

## Discussion

### 4.1. Richness

Total species richness was best explained by the content of soil organic matter and the intensity of pesticide use measured here through the TFI (Treatment Frequency Index). Indeed, total species richness was found to decrease with the TFI while it was enhanced by soil organic matter confirming the major threat that pesticide is exerting on soil biota and the importance of soil organic matter management for soil biodiversity conservation (Bart et al., 2017; Blondel et al., 2024; Maderthaner et al., 2020). Nonetheless, the amount of organic farming in the landscape (at 250 or 500 m radii) was also a relevant parameter favoring species richness. Surprisingly, we did not observe any effect of the landscape parameters on epedaphics, which reject our first hypothesis (H1.1). However, this has to be confirmed on larger dataset as our samples were largely dominated by hemiedaphic life form, and epedaphics were relatively low in abundance and species richness. In that sense, the hemiedaphic species richness was best explained by the intensity of pesticide use (TFI treatment frequency index) and the surface in organic in the landscape at 250 m radius. The difference of TFI values was the main factor explaining species richness, whereas the effect of the amount of organic vineyards in the landscape was positive but lower, confirming the second part of the first hypothesis (H1.2). We explained the treatment frequency index that highly lessened the hemiedaphic species richness by the high amounts of pesticides used in conventional vineyards, but also possible run-off from intensive fields to organically managed vineyards (Queyrel, 2014). Indeed, herbicide run-off could represent until 10% of herbicide in soil in the first soil centimeters (Leonard, 1990). On the contrary, the amount of organic farming in the landscape enhanced the local springtail richness, observed in organic fields, confirming the potential role of

biodiversity refuge. This result is consistent with a previous study showing a positive effect of semi-natural habitats at more than 500 m radius on grassy strip near agroecosystems and the hosted faunal communities (Ernault et al., 2013). The positive effect of the surface of organic farming in the landscape could therefore be explained by two mechanisms. Firstly, it could be favored by the extended surface of organic, without synthetic pesticides, which are detrimental for springtails (Blondel et al. 2024). Secondly, it could also be promoted by a lower amount of predators, as it was previously mentioned on the same study site that the proportion of semi-natural habitats and organic farming lowered their abundance and taxonomic richness (Ostandie et al., 2021a).

We did not find any effect of management or landscape variables on springtail activity measured through the consumption in bait-lamina devices which reject our third hypothesis. Further measures have to be completed on other taxa, which may be responsible of this activity (earthworms, oribatid mites or enchytreids) and are not influenced in the same way by our environmental factors.

#### 4.2. Global $\beta$ -diversity

The  $\beta$ -diversity was mainly attributed to the process of species turnover rather than nestedness, indicating different species assemblages between the organic and conventional paired vineyards. This result allows us to partially reject our second hypothesis: management highly influenced species richness but not well explained  $\beta$ -diversity. Surprisingly, the main parameters explaining the variation of  $\beta$ -diversity were the difference in surface in organic in the landscape at 500 m radius as well as the difference in semi-natural habitats at 500 m radius and the difference in soil aggregate stability within each pair of vineyards in the same landscape. When the surface in organic at 500 m radius

in the landscape is higher around the organic than this surface around the conventional vineyard, a higher value of  $\beta$ -diversity was observed, implying the supposition of new species (different from conventional vineyard) arriving in the organic vineyard. This was also related by (Rundlöf et al., 2008), observing a positive effect of organically managed landscapes on  $\beta$ -diversity. On the contrary, a higher surface of organic around the conventional vineyard showed a lower  $\beta$ -diversity. Noticing that turnover is mainly responsible of the  $\beta$ -diversity, we deduced that organic vineyards in the landscape shared species that could not persist in conventional vineyards. We can hypothesize that the intensive management and pesticide use in these vineyards negatively influence sensitive species, which were previously observed as a significant hinder to the species richness (Blondel et al., 2024).

We observed the opposite relationship concerning the difference in semi-natural habitats at 500 m radius with a higher  $\beta$ -diversity when semi-natural habitats are more represented around the conventional vineyard of a pair than around the organic vineyard. We suggested that organic vineyards might shelter well-established communities and abundant populations, which had a competitive advantage towards these new colonizing species from semi-natural habitats. These colonizing species can be different to species shared by the organic vineyards and organic fields in the landscape due to the preponderance of the turnover process over the nestedness in the  $\beta$ -diversity values. Another hypothesis could be attributed to a transitory presence of new species, especially in spring when we sampled our communities and when the pesticide use is low since the end of the previous growing season. These species can colonize vineyards in autumn, winter and in the beginning of spring but are maybe not able to maintain in vineyards with high management pressure such as pesticide use: this should be confirmed by exploring temporal  $\beta$ -diversity (Legendre, 2019; Magurran et al., 2019) as well as the ways of dispersal of the

dominant and rare species observed in our samples (for example wind dispersal mentioned by (Querner et al., 2018)) as well as expected differences between epedaphic and hemiedaphic life-forms. Epedaphic species are also often sampled using pitfall traps rather than through soil extraction and we may have a subsample of this community in our samples, which can dampen our conclusions in this ecological group.

#### 4.3. Epedaphics and hemiedaphics $\beta$ -diversity

The aggregate stability was also a relevant parameter in both global  $\beta$ -diversity and hemiedaphic  $\beta$ -diversity but not for epedaphic species. This result is not surprising: epedaphic species are aboveground species and less prone to be influenced by soil parameters. Otherwise, practices as pesticide use or grass cover, are more prone to affect this life-form group of species. On the contrary, hemiedaphic species are highly represented in our samples and more prone to be influenced by soil stability and aggregates. When the aggregate stability is higher in organic vineyards, the  $\beta$ -diversity is enhanced, pointing out the importance of aggregates as they could represent hotspots for springtail activity, with high resources associated with organic matter and microorganism activity. On the contrary, a greater aggregate stability in conventional vineyards did not seem to benefit as much as in organic vineyards to springtail diversity. The importance of aggregates was previously reported to promote springtail abundance and these aggregate stability has being also shown to be enhanced by plant roots (Ortiz et al., 2019). Conventionally managed vineyards may present higher soil perturbation through vegetation mowing that can disturb soil aggregation and pore size change (Horn et al., 2003), but also the adjacent use of herbicide underneath the vine rows as well as a dominant use of synthetic fertilizers which are known to influence microorganism communities and soil

aggregates (Cycoń et al., 2013; Y. Liu et al., 2021). It was also mentioned that aggregate stability, in no-till systems can vary up to 10%, whether there is traffic wheel or not (Hill and Meza-Montalvo, 1990).

The above-mentioned effects of semi-natural habitats were observed on both epe- and hemi-edaphic life-forms while the amount of organic vineyards was not a selected variable to explain epedaphic  $\beta$ -diversity. This latter result could be explained by the relatively well adaptation of epedaphic species in both conventional and organic vineyards, with consistent low abundances and diversity, whatever, the amount of organic surface in the landscape.

### **Conclusion**

We tried to disentangle and highlight the respective effects of landscape parameters and local management on springtail communities and their different life-forms. The exploration of spatial  $\beta$ -diversity of springtails highlighted not only a positive effect of landscape composition on epedaphic species, but also on hemiedaphics. However, some questions appeared, hence the suggestion of further investigations on temporal  $\beta$ -diversity: do these springtail species have a transitory or perennial presence in vineyards? And dispersed from adjacent semi-natural habitats? In that sense, semi-natural habitats is a major biodiversity shelter in agricultural and particularly in perennial crop landscape such as vineyards (Paiola et al., 2020), and that they could help to restore species communities, notably for conventional vineyards. The hereby study pointed out the importance of extensive local management, avoiding high pesticide use as well as operations detrimental to aggregate stability.

## **Supporting information**

### **CRedit authorship contribution statement**

Pierre Blondel: Methodology, Investigation, Formal analysis, Data Curation, Writing - Original Draft; Louis Gross: Formal analysis, Writing – Review & Editing; Benjamin Joubard: Methodology, Investigation, Writing - Review & Editing; Adrien Rusch and Brice Giffard: Conceptualization, Writing - Review & Editing, Project administration, Funding acquisition.

### **Declaration of competing interest**

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

### **Acknowledgments**

This research and the PhD grant of PB was funded by the research project ENDLESS, which was funded between 2020 and 2024 by the CIVB Conseil Interprofessionnel des Vins de Bordeaux and by Bordeaux Sciences Agro. Data collection on the vinegrower practices and soil parameters were funded through the support of the ECOPHYTO 2+ Plan under the grant X4IN33VI (OPERA project) as well as the support the French National Research Agency (ANR) under the grant 20-PCPA-0010 (PPR Vitae, Cultivating the grapevine without pesticides: towards agroecological wine-producing socio-ecosystems). We thank the winegrowers of the BACCHUS long-term ecological research platform for allowing us access to their vineyards.

---

## DISCUSSION

A ce jour, 10% des espèces d'insectes sont menacées (IPBES). La biodiversité, menacée par les activités anthropiques depuis l'intensification des pratiques des suites de la « Révolution verte », et les changements globaux conséquents, s'amenuise année après année tant sur la diversité que l'abondance. Le constat est uniforme (Beaumelle et al., 2023a; Benton et al., 2003; Matson et al., 1997; Potts et al., 2010; Tilman et al., 2001). Concept central pour souligner l'importance de la biodiversité dans les services qu'elle rend, les services écosystémiques aujourd'hui, sont de plus en plus considérés dans les études, par les apports qu'ils rendent dans la gestion des cultures (Beaumelle et al., 2023a, Bommarco et al., 2013; Díaz et al., 2006; Foley et al., 2005; Hooper et al., 2005). L'évaluation de cette biodiversité permet de promouvoir une gestion plus raisonnée, moins intensive, où ce qui a été ignoré pendant des années de développement agricole, effectuait déjà les processus essentiels qui aujourd'hui encore sont grandement délaissés, au profit de produits de synthèse.

En ce sens, les pratiques moins intensives de gestion comme l'agriculture biologique, des pratiques agroécologiques, la biodynamie etc. ont ainsi pour objectifs favoriser les services de support et régulation comme celle de la prédation des vers de grappe (Ostandie et al., 2022; Rusch et al., 2017, 2015b), ou encore, comme nous avons pu l'observer, de maintenir voire d'augmenter les teneurs en matière organique dans le sol qui favorisent à leur tour microorganismes et mésofaune. Ces pratiques s'articulant autour de la conservation de la biodiversité peuvent se faire à plusieurs échelles, allant de pratiques intraparcellaires d'utilisation de pesticides ou d'enherbement à des changements de pratiques à l'échelle du paysage.

---

Ces pratiques sont notamment promues par des aides comme celle à la conversion en biologique (CAB) (PAC: campagne 2024, 2024). Les interdictions d'utilisation de certains produits, des suites de problèmes qu'ils engendrent pour les écosystèmes mais aussi pour la santé humaine, ou encore les politiques qui tendent à des abaissement des taux applicables comme c'est le cas du cuivre qui est maintenant limité à 4kg/ha/an contre 50kg/ha au début du 20<sup>e</sup> siècle (Macary, 2023) engagent les viticulteurs vers ces pratiques plus extensives. La présence de labels ou de certifications plus ou moins engageants (HVE, agriculture biologique etc.), à destination des consommateurs soucieux, tendent également à favoriser l'expansion de ces pratiques. Mais ce changement des pratiques doit être éclairé, optimisé. Les conceptions d'agroécosystèmes doivent permettre une agriculture plus respectueuse avec d'autres bénéfiques, d'où des approches multicritères (Borsato et al., 2020; Ostandie et al., 2022), pour compenser de possibles baisses de productivité du biologique (Katayama et al., 2019; Seufert et al., 2012).

Bien que ces études soient opérées depuis de nombreuses années, il persiste des points de contradictions entre publications, des points d'ombre voire non explorés. A ce titre, la littérature rapporte par exemple des effets différents de la gestion des enherbements et des sols sur la mésofaune avec des effets bénéfiques du labour sur la densité comparé à l'utilisation d'inter-rangs enherbés (Buchholz et al., 2017), ou négatifs (Möth et al., 2023a) comparé à la présence d'un enherbement du sol. Face à cela, il est important de rappeler la nécessité de répéter des mesures sur des designs expérimentaux différents et des périodes différentes. Il faut aussi mesurer à la fois la fonctionnalité et la taxonomie, puisque certaines espèces peuvent être favorisées par des inter-rangs enherbés, d'autres par un sol travaillé avec une humidité moindre et température plus élevée (i.e. *Entomobrya multifasciata*) (Alvarez et al., 2001). Certaines espèces sont aussi favorisées par l'intensité du labour (Dittmer and

---

Schrader, 2000) amenant à des changements de compositions de communautés suivant les pratiques et conditions abiotiques (Hågvar, 1994). A cela s'ajoute également des effets différents observés vis-à-vis des produits phytosanitaires comme des réponses neutres (Santos et al., 2012) voire positives aux herbicides (Betancur-Corredor et al., 2022; Fiera et al., 2020a) ou insecticides (ici cyperméthrine) (Frampton, 1999) contrastant avec d'autres études observant des effets délétères significatifs de pesticides sur la survie (également cyperméthrine) (Sørensen and Holmstrup, 2005). Les spécificités des agrosystèmes viticoles nécessitent un approfondissement de ces questions et suivis, bon nombre de ces résultats ayant été observés dans des systèmes agricoles très différents.

Ainsi, nous avons établi un plan expérimental relativement peu employé. L'étude de parcelles géographiquement proches, associées par paires. L'intérêt premier est la relative similarité du type de sol par chaque paire. Ensuite, ces parcelles se situent le long d'un gradient de diversité paysagère et sont en contexte réel de production (pratiques de travail du sol plus ou moins profonds, pressions phytosanitaires différentes). Nos travaux se sont concentrés sur la mésofaune mais également l'activité des microorganismes du sol; avec une approche taxonomique et fonctionnelle. Les collemboles ont été échantillonnées en plusieurs sessions, représentant les différentes étapes de perturbation liées aux activités viticoles alors que la plupart des études utilisent un échantillonnage ponctuel (Querner et al., 2018, 2013; Simoni et al., 2013), parfois entre différentes années (Gonçalves et al., 2020), rarement tout au long d'une saison de production agricole (Ostandie et al., 2021b). De plus, la plupart des études s'arrête à des analyses taxonomiques ou fonctionnelles (CWM, forme de vie), mais peu les combinent.

Or, les résultats que nous avons pu observer, pointent la pertinence de telles considérations. Ces travaux ont également considéré plusieurs échelles et

---

gamme de variations des pratiques : intraparcellaires, interparcellaires, et structure du paysage qui ont toutes apporté des éléments de compréhension des variations de diversité, d'abondance et d'activité de la pédofaune. Cependant, les différentes études constituant les chapitres, considéraient plusieurs échelles pour étudier un niveau taxonomique : les microorganismes, aux niveaux intra et interparcellaires (chapitre 1) ; la mésofaune à ces mêmes niveaux (chapitre 2) ; puis en intégrant la dimension paysagère (chapitre 3). Ainsi, afin d'apporter un regard différent des chapitres, la discussion suivante, a été construite à l'opposé ; en considérant les niveaux de diversité autour des différentes échelles de pratiques.

### **i) L'importance primordiale du sol**

La gestion des sols est un aspect primordial pour son bon fonctionnement. La matière organique présente la ressource basale pour de nombreux organismes endogés en contenant les nutriments, ressource de base pour les activités microbiennes (Gregorich et al., 1994; Reeves, 1997) et liée à pléthores paramètres (formation et stabilité des agrégats, CEC, infiltration etc.) (Reeves, 1997). Au cours des différentes études menées, nous avons pu confirmer l'importance première de la matière organique. Ce paramètre essentiel est corrélé positivement avec les différents niveaux trophiques analysés, à savoir la mésofaune via les collemboles, et les communautés microbiennes via l'analyse des activités enzymatiques. Ces résultats confirment la littérature qui avait notamment révélé ce lien entre matière organique, diversité et densité (Battigelli et al., 2004; Bending et al., 2002; Eaton et al., 2004; Kouakou et al., 2022). L'apport de nos travaux ajoute une dimension à ces liens entre matière organique et biodiversité en montrant notamment à la fois une approche taxonomique mais également fonctionnelle concernant les collemboles et les communautés microbiennes du sol. Historiquement si les études se

concentraient essentiellement sur des approches taxonomiques, elles ont peu à peu évoluées pour aujourd'hui se concentrer sur la diversité fonctionnelle (Bonfanti, 2021; Chassain et al., 2023; Joimel et al., 2021). Néanmoins, nous rappelons que ces deux composantes gagnent à être explorées conjointement, ce qui est rarement réalisée (Martins da Silva et al., 2016).

Ces travaux ont aussi rappelé le rôle du pH dans la qualité des sols et son effet sur la diversité et l'abondance de ces taxons. Moins exploré, et parfois corrélé, que la matière organique dans les études; le pH est néanmoins un paramètre corrélé positivement avec l'abondance des collemboles (chapitre 2), avec certaines activités enzymatiques liées à l'azote et au phosphore (Sinsabaugh et al., 2008) et à la biomasse microbienne (Aciego Pietri and Brookes, 2009; Dequiedt et al., 2011). A l'inverse nous avons également observé une baisse significative de l'activité liée à la N-acétyl-glucosaminidase, confirmant de précédentes observations (Creamer et al., 2016) (chapitre 1). L'importance de ce paramètre dans les activités biologiques est également retrouvé dans la composition des communautés aussi bien pour les collemboles (Hågvar, 1994; Vilkamaa, 1986) que pour les microorganismes (D. Fernández-Calviño et al., 2010; Rousk et al., 2010b, 2010a). Certaines espèces retrouvées sont plus adaptées à des pH acides comme *Mesaphorura spp.* et d'autres à des pH plus élevés, notamment *Ceratophysella spp.* Ces observations sont liées aux propriétés des éléments en regard de l'acidité du milieu. A faible pH certains processus sont affaiblis comme la disponibilité du phosphore alors que d'autres comme la solubilité et la toxicité de métaux (fer, aluminium) sont augmentés. De plus, à faible pH, le cycle de l'azote, et sa fixation sont altérées, favorisant une forme  $\text{NH}_4^+$  et non  $\text{NO}_3^-$ , disponible (Hutchinson and Havas, 1980).

Les agrégats jouent un rôle favorable pour la diversité en collemboles. Nous avons trouvé une relation positive entre leur stabilité et la diversité en collemboles (chapitre 3). Cette stabilité permet une protection de la matière

organique, essentielle pour les organismes, et de ce fait au contrôle de la minéralisation dans les sols. Ils sont grandement associés aux activités enzymatiques par la présence de microorganismes (Lagomarsino et al., 2012), permettant par conséquent de fournir des ressources pour les collemboles, d'où la relation positive observée avec la diversité. Cette stabilité des agrégats est notamment favorisée par l'activité des bactéries et champignons (Lehmann et al., 2020, 2017). La stabilité des agrégats constitue donc un élément essentiel de la qualité des sols, son fonctionnement. Les activités telles que le labour dans les inter-rangs peuvent engendrer une menace pour leur stabilité (Belmonte et al., 2018; López-Piñeiro et al., 2013). Ces agrégats de surface, hébergeant une grande partie de la diversité des sols, sont également fortement exposés aux pesticides qui y pénètrent par lixiviation, pouvant exposer directement microorganismes et mésofaune du sol.

## **ii) Pratiques inter-parcellaires**

L'agriculture biologique et conventionnelle, en contexte viticole, se démarquent essentiellement sur l'utilisation des pesticides. Les pesticides de synthèse sont autorisés et largement utilisés dans les vignobles conduits de manière conventionnelle en combinaison avec des produits cupriques (Simonovici, 2016). En conduite biologique, le principal pesticide utilisé est le cuivre, en tant que substance active, qui peut être utilisé sous plusieurs formes : sulfate de cuivre et oxyde de calcium (bouillie bordelaise)  $[\text{Ca}(\text{OH})_2 + \text{CuSO}_4]$ , oxyde  $[\text{Cu}_2\text{O}]$  et hydroxyde de cuivre  $[\text{Cu}(\text{OH})_2]$  ou encore oxychlorure de cuivre  $[\text{Cu}_2\text{Cl}(\text{OH})_3]$  (Anatole-Monnier, 2015; Macary, 2023). Nous avons cherché à observer quels étaient les avantages et inconvénients des deux modes au regard de la biodiversité et du fonctionnement des sols avec de fortes hypothèses initiales sur les contaminations en cuivre des sols de notre région d'étude, en particulier pour les vignobles en agriculture biologique. Au-delà de son

utilisation dans les calendriers de traitement des années de mesure, nous avons également évalué l'effet de son accumulation et donc de la contamination des sols jusqu'à plus de  $250\text{mg.kg}^{-1}$  de sol dans certaines des parcelles échantillonnées. Dans le premier chapitre, nous avons observé ces effets de gestion sur l'activité du compartiment microbien, mais aussi sur la qualité de leur fonctionnement. Plus particulièrement, dans le deuxième chapitre, nous avons étudié les effets de la pression en produits phytosanitaires par l'indice de fréquence de traitement (IFT) totale et en la déclinant en IFT fongicide et IFT insecticide, par le nombre de produits différents appliqués à la parcelle, ainsi que par les quantités de cuivre contenues dans les sols, sur les communautés de collemboles. Enfin dans le troisième chapitre, nous avons exploré l'impact de ces modes de gestion à l'échelle du paysage en regardant si l'expansion du biologique à l'échelle du paysage apportait des bénéfices à l'échelle locale, que ce soit sur les parcelles biologiques ou conventionnelles.

- La réponse des communautés microbiennes

Les parcelles gérées biologiquement, se sont notamment exprimées par des sols présentant des taux plus élevés en matières organiques comme il a été communément rapporté (Ferreira et al., 2020; Okur et al., 2009). Elles ne différaient pas des parcelles appariées conventionnelles en termes de pH et présentaient en moyenne des taux plus élevés de cuivre accumulés.

Ces sols des parcelles conduites en agriculture biologique ne montraient cependant pas d'activité enzymatiques liées au carbone, à l'azote et au phosphore ou d'activités cataboliques plus élevées que les sols des parcelles conventionnelles, ne vérifiant pas de précédentes observations d'effet positif de la gestion biologique sur les activités enzymatiques (Lagomarsino et al., 2009; Lori et al., 2017). Concernant les pesticides, dont la pression est plus importante

dans la gestion conventionnelle, les effets restent encore incertains, la littérature mentionnant des effets contraires, parfois stimulant ou délétères sur la croissance des microorganismes (Lo, 2010; Nguyen et al., 2016). Toutefois, l'analyse de la qualité des substrats respirés montre une différence entre les deux modes de gestions lorsque l'on observe les activités enzymatiques des inter-rangs enherbés. En effet, lorsque l'on compare les activités des inter-rangs enherbés des parcelles biologiques aux conventionnelles, on observe une différence dans la complexité des substrats respirés, avec des parcelles biologiques respirant plus fortement des substrats complexes. Ceci peut conduire à des changements de communautés microbiennes et peut affecter d'autres processus comme la décomposition et la croissance des plantes (Orwin et al., 2006). Nous avons aussi observé que les ratios C:N étaient plus élevés dans ce mode de conduite, facilitant les processus de minéralisation. De même, l'azote disponible,  $\text{NO}_3^-$ , était favorisé par une gestion biologique des parcelles, signe d'une meilleure disponibilité pour la vigne ; ce qui peut être compensé par des apports d'engrais minéraux dans les parcelles en conventionnel qui pourtant montraient des sols plus pauvres en azote disponible.

- Collemboles

Bien que présentant des taux de matière organique plus élevés, la gestion en biologique n'a pas été bénéfique aux communautés de collemboles, tant sur la diversité que l'abondance. La richesse taxonomique et fonctionnelle étaient similaires. Nos résultats vont à l'encontre de ceux publiés par Ostandie et al. (2022) qui avaient observé une augmentation de leur abondance et de leur diversité en parcelles biologiques dans le même réseau (certaines paires et parcelles ont changé depuis) mais avec une pression d'échantillonnage beaucoup plus faible. En incluant certaines parcelles notamment conduites en agriculture biologique avec des forts taux de matière organique ces premiers

résultats publiés en 2022 sont un peu remis en cause et affinés par les résultats obtenus dans cette thèse. Cependant nos résultats vont plus loin dans l'explication de ces variations et ont confirmé un impact négatif des doses en pesticides appliquées tant sur la diversité que l'abondance des collemboles ; nous avons aussi observé que le nombre de produits différents appliqués avaient également un impact sur ces communautés, soulevant la possibilité d'effet cocktail (Beaumelle et al., 2023b) alors que les études sont généralement sur des produits seuls (Frampton et al., 2006; Santos et al., 2012). Ces impacts peuvent également engendrer d'autres effets tels que des changements de dominance sans altérer la composition des communautés (Endlweber et al., 2006) à l'image de *Ceratophysella denticulata* qui semble être résistante (Fountain et al., 2007). Ainsi la dose mais également la diversité des produits appliqués jouent un rôle crucial pour les activités biologiques des sols, pointant l'impact négatif des gestions intensives qui affecteront négativement les processus biologiques essentiels au fonctionnement du sol. A l'inverse, peu d'effet du cuivre ont été observés sur la mésofaune dans notre étude ou la littérature (Ardestani and Van Gestel, 2013). De même bien que non présenté dans le chapitre 1, les variations de contamination en cuivre n'ont pas semblé impacté significativement les activités microbiennes (résultats non présentés du fait de sur-paramétrage de certains modèles et analyses). Résultat non surprenant, le cuivre libre n'étant pas simplement corrélé avec le cuivre total (Lejon et al., 2008; Sauvé et al., 1997, 1995) mais également avec le pH, qui est responsable en grande partie de son passage dans la solution de sol et en sa forme libre  $\text{Cu}^{2+}$ , ainsi que la matière organique via la formation de complexes Cu-MO (Lenoir, 2011). Pourtant, ces dernières années, la littérature a fortement étudié le sujet de son écotoxicité dans les sols (David Fernández-Calviño et al., 2010; Karimi et al., 2021; Viti et al., 2008; Wang et al., 2009). Nos travaux se concentrant sur le cuivre total contenu dans nos parcelles, reflétant à la fois les

---

doses appliquées mais également son accumulation dans les sols dénotent avec ces résultats. La disponibilité du cuivre est soumise à différents facteurs (Criel et al., 2008) qui, dans le cas de nos parcelles, ne faciliteraient pas ce passage sous forme biodisponible ( $\text{Cu}^{2+}$ ) dû à des pH relativement élevés notamment, et, dans le cas des parcelles en biologiques, fortement dépendantes du cuivre ; de taux de matières organiques relativement élevés favorisant la complexation avec le cuivre (Fernández-Calviño et al., 2008). Néanmoins sa disponibilité peut également engendrer des changements de compositions de communautés, à l'instar des champignons qui semblent y être plus sensibles (Ge and Zhang, 2011). Toutefois, le cuivre s'accumulant dans les sols, notamment dans les premiers horizons (bien que le labour peut décaler cette accumulation dans les profondeurs) (Anatole-Monnier, 2015), peut constituer un problème au long terme, si des pratiques changeantes pourraient mener à une facilitation du passage dans la solution et, *in fine*, à sa disponibilité. C'est donc un élément important à contrôler et à étudier, notamment sur les changements de spéciation au long terme, sujet encore trop peu exploré.

Si le mode de gestion n'a que très peu d'influence sur les collemboles, l'expansion des exploitations viticoles sous certification en agriculture biologique a quant à elle un impact. Nous avons pu observer que le pourcentage de parcelles biologiques dans le paysage augmentait la richesse spécifique des collemboles et notamment des espèces hémiedaphiques. Ceci est renforcé par la forte influence négative des niveaux d'IFT élevés dans ces mêmes modèles. Ces résultats mettent en avant l'impact positif de multiples parcelles adjacentes et donc de « paysages » adoptants des pratiques plus raisonnées et, dans notre cas, certifiées en agriculture biologique. D'autres études confirment ces observations sur d'autres taxons comme les oiseaux et les végétaux (Bengtsson et al., 2005; Fuller et al., 2005).

---

L'ensemble de ces travaux a soulevé l'importance de la gestion biologique. D'une part par des pratiques conventionnelles ayant des effets délétères comme la quantité et la diversité des pesticides, d'autre part par des avantages liés au biologique comme la promotion de la matière organique. Cependant, ces pratiques n'ont en elles seules que très peu d'impact à l'image de l'absence d'effet du mode de gestion au niveau de la parcelle : c'est bien l'intensité d'utilisation de produits phytosanitaires qui est un des premiers leviers pour impacter plus faiblement ces organismes du sol. En revanche, l'expansion du biologique, comme a pu le montrer l'étude de la structure paysagère (chapitre 3), démontre l'impact positif du biologique lorsque ce dernier est appliqué sur de plus grandes surfaces (Rundlöf et al., 2010, 2008). Toutefois, nous avons constaté que les communautés de collemboles, leur richesse taxonomique et fonctionnelle étaient influencées par la saisonnalité avec une saison estivale favorisant des conditions de stress (température plus élevée, humidité moindre) et présentant des opérations plus fréquentes dans les parcelles (travail du sol, passage de traitements et probables tassements des sols); menant à des abondances et diversités plus faibles de communautés de collemboles. En ce sens, de futurs travaux doivent être conduits afin d'explorer si la structure paysagère peut avoir des impacts variés suivant la saison. Les échantillonnages d'été ont montré des communautés appauvries, et l'expansion du biologique au détriment d'autres habitats peut desservir la biodiversité lors de ces périodes de fortes pressions (*figure 26*).

- Réflexion et ouverture

Si le contrôle des ravageurs est essentiel, il faut néanmoins mentionner des alternatives. La baisse d'utilisation de pesticides est possible peu importe la conduite biologique ou conventionnelle de la parcelle. En effet, ces dernières années la recherche agronomique a développé des cépages résistants aux maladies de la vigne. Ainsi, un autre moyen de limitation de leur utilisation, en dehors d'un passage en biologique, serait de démocratiser l'utilisation de cépages résistants. Cependant, cette possibilité est freinée par la vision actuelle de la viticulture et de la tradition, portant une attache forte à la notion de terroir et des cépages propres aux régions viticoles. Il n'est cependant pas à exclure leur utilisation future puisque les changements globaux altèrent déjà le cycle de vie et la gravité des maladies associées aux vignes ainsi que les conditions climatiques qui participent au terroir (Fraga et al., 2012). Ces questions sont actuellement soulevées et font l'objets de nombreux débats quant au futur du vin, à l'image la conférence « Green Wine Future », 2022 et du symposium « Act for Change » tenu en juin 2022 à la Cité du Vin à Bordeaux (Lepeltier, 2022).

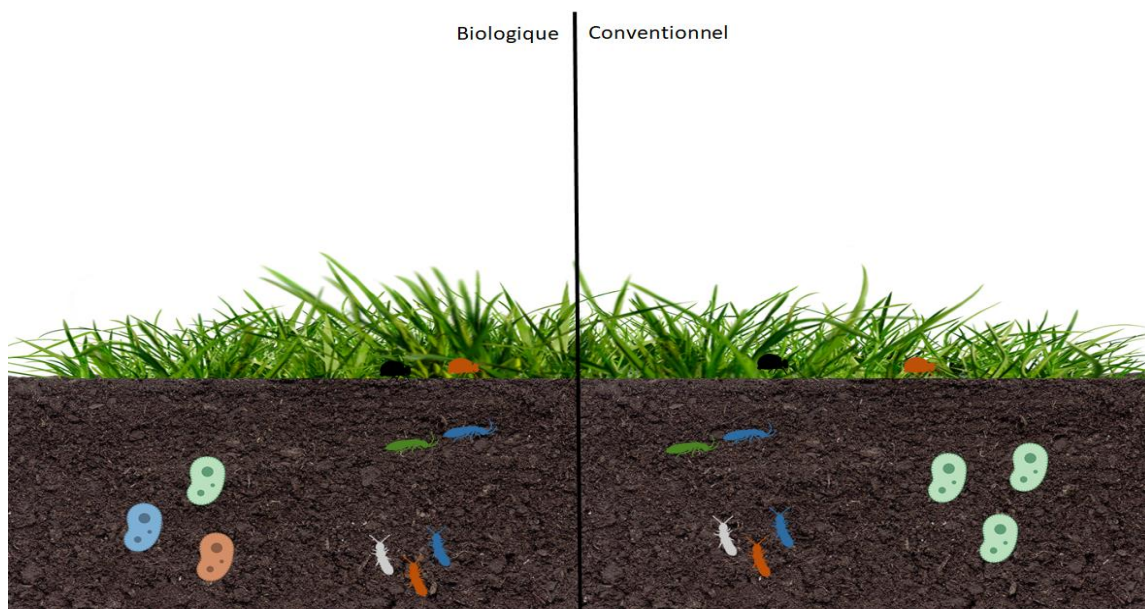


Figure 26 - Schéma bilan de deux inter-rangs enherbés montrant les différences entre gestion biologique et conventionnelle. La diversité fonctionnelle et taxonomique en collemboles est identique. Les activités enzymatiques ne montrent pas de différences significatives, mais les communautés microbiennes respirent des substrats carbonés plus complexes en biologique.

### iii) Pratiques intra-parcellaires

Si les gestions conventionnelles et biologiques diffèrent sur les plusieurs points précédemment mentionnés, certaines pratiques peuvent être communes. C'est notamment le cas de la gestion des adventices sous le rang et dans les inter-rangs. Des vignobles opèrent des activités de labour sur l'intégralité de leur parcelle, toutefois, une approche extensive de gestion s'est développée, consistant en la préservation d'inter-rangs enherbés. Ainsi, de nombreuses parcelles ont adopté une gestion alternée de l'inter-rang entre enherbé et travaillé. D'autres ont opté pour une gestion intégralement enherbée des inter-rangs. Bien que notre plan expérimental comporte ces trois types de gestion de l'inter-rang, elle possède majoritairement des parcelles à gestion alternée, avec un enherbement spontané, alors que des pratiques incluent des inter-rangs enherbés semés avec des mélanges variétaux. D'où la nécessité de continuer d'explorer ces relations.

- Fonctionnalité des communautés microbiennes

Ainsi, nous avons pu observer que la présence d'inter-rangs enherbés n'impactaient pas les activités enzymatiques potentielles du sol sous-jacent ; de même que les activités cataboliques. Ce point dénote de nos hypothèses mais également de ce qui avait pu être observé dans la littérature (De Santiago et al., 2008), où l'absence de labour favorisait l'activité  $\beta$ -glucosidase. Cependant les inter-rangs enherbés de cette étude (De Santiago et al., 2008) présentaient des taux de matières organiques significativement plus élevés que dans nos échantillons ce qui peut expliquer cette différence de résultats. La littérature reporte aussi une baisse de la biomasse microbienne carbonée suite aux labours, de près de 50% par rapport un système sans labour (Cotton and Acosta-Martínez, 2018). Nonobstant des activités de même grandeur, nous avons

remarqué que la gestion de l'inter-rang différait par la qualité des substrats carbonés respirés. Si la quantité globale des activités cataboliques sont similaires, les inter-rangs enherbés se démarquaient des inter-rangs travaillés par des activités plus soutenues concernant l'acide vanillique, l'acide syringique et l'acide gamma-aminobutyrique (GABA) ; complexes à dégrader. Toutefois, ces observations ont été vérifiées lorsque la parcelle était en biologique, tandis que les parcelles à gestion conventionnelle, ne présentaient pas de différences dans la complexité des activités des inter-rangs enherbés et travaillés. Cette absence d'effet est à approfondir puisque le labour est globalement superficiel dans nos parcelles échantillonnées, mais nous n'avons pas tenu compte du type d'outil utilisé (griffes, dents, disques..); alors que la littérature rapporte des différences notables selon l'intensité de labour et le type d'outillage (Celik et al., 2011; Melero et al., 2011). Un travail profond du sol montre en effet une augmentation de la respiration du sol, des activités déshydrogénases et taux d'azotes dans les sols plus faibles, comparé à un travail plus superficiel (Celik et al., 2011) et des différences moins prononcées suivant l'utilisation de disques tandem lourds ou de motoculteur (Celik et al., 2011). Des taux de biomasse microbienne (carbone et azote) ainsi que des activités déshydrogénases et  $\beta$ -glucosidase sont également défavorisées par une autre technique conventionnelle de travail du sol comme la charrue à versoir ; alors qu'une technique dite de travail du sol réduit comme le ciselage ne montre pas de réduction de ces taux par rapport à une absence de travail du sol (Melero et al., 2011). A l'inverse, les inter-rangs des parcelles conventionnelles que nous avons étudiées, différaient par une diversité des activités cataboliques plus élevée dans les inter-rangs travaillés. Toutefois, bien que la composition des communautés puisse être affectée par les pratiques (Burns et al., 2016), leur plasticité permet une bonne fonctionnalité des sols (Bowles et al., 2014).

- Effets sur la mésofaune

Le travail du sol a favorisé les communautés de collemboles, favorisant significativement la diversité fonctionnelle mais pas la diversité taxonomique, confirmant certains travaux ne montrant pas d'effet de la perturbation du sol sur la diversité ou l'activité (Brennan et al., 2006; Rebek et al., 2002) voire des effets positifs (Buchholz et al., 2017; Pfingstmann et al., 2019). Ce résultat appuie l'intérêt d'étudier ces deux composantes, puisque n'étudier que la diversité taxonomique ne permet pas de discerner les conséquences fonctionnelles, et la diversité fonctionnelle ne permet pas d'observer si des fonctions sont réalisées par plusieurs espèces, ce qui, en cas de perturbation d'un écosystème peut être dommageable si certaines fonctions ne sont remplies que par une seule espèce sensible. Toutefois, l'indicateur par QBS-c porte plusieurs limites, nécessitant une approche plus précise. Le QBS-c ne rend pas suffisamment compte de la variabilité intraspécifique et repose essentiellement sur des caractéristiques taxonomiques, chaque espèce comportant un score global dont plusieurs critères sont imputables à l'espèce à l'image du nombre d'ocelles (Gruss et al., 2019; Parisi et al., 2005, 2003). De plus, cet indicateur s'est révélé fortement influencé par des différences de scores importantes entre espèces euédaphiques et épédaphiques, qui pourtant ont des fonctions différentes ce qui créé un biais en faveur de ces premières. A l'inverse, des mesures calculées telles que le Community Weighted Mean (CWM) permettent d'aller plus loin dans l'analyse fonctionnelle, permettant de comparer les différents individus d'une communautés en se basant sur les valeurs d'un trait pour chaque espèce de la communauté, pondéré par son abondance relative (Bonfanti, 2021) évitant les désavantages liés au QBS-c qui repose sur l'unique présence et non l'abondance d'une espèce dans l'échantillon. Pour préciser, l'approche QBS-c passe par une notation en score et non en valeur de trait, masquant une partie de l'information. Ensuite, ces scores sont agrégés en un score global, attribuant

---

donc la même importance pour chaque trait dans le score final. En ce sens, nous préconisons plutôt d'utiliser le CWM à l'exception de vouloir mesurer plusieurs taxons via le QBS-ar (Aspetti et al., 2010; Madej et al., 2011), auquel cas l'utilisation du QBS-c serait plus pertinente car facile à intégrer et déjà au format de score, plus logique pour comparer des taxons divers, très différents dans les valeurs de leurs traits ; où une agrégation de mesures de CWM (taille du corps par exemple) entre acariens et collemboles, pour une valeur globale, n'a pas de sens. Les données récoltées dans le cadre de ce travail de thèse et déjà analysées dans les chapitres 2 et 3 pourraient être de nouveau analysées sous l'angle des effets des pratiques sur certaines valeurs de traits moyens comme la taille des individus ou des valeurs, si suffisamment renseignées, de tolérance/résistance à certains pesticides ou au cuivre. Bien que le travail du sol semble avoir favorisé cette diversité fonctionnelle, la fréquence de labour n'a quant à elle pas engendré d'effet à l'année sur la diversité ou l'abondance (*figure 27*).

- Réflexion et ouverture

Par ailleurs, si le labour n'a pas montré d'impact positif significatif sur la diversité taxonomique, il est important de signaler qu'il s'est avéré être un paramètre pertinent dans la majorité des modèles saisonniers. A l'inverse, sur les modèles annuels, l'effet du labour n'a pas été conservé dans les modèles. Ceci soulève l'importance d'étudier à long terme ces communautés, en prenant en compte le contexte d'autant plus que le labour peut avoir des effets positifs (Buchholz et al., 2017) comme négatifs sur les communautés de collemboles (Miyazawa et al., 2002). Ici, nous avons choisi des périodes précédant (début de printemps), pendant (fin de printemps) et suivant (fin de saison de végétation) les travaux à la parcelle au cours d'une saison viticole. Or, la saisonnalité avait une importance majeure dans les résultats obtenus et de nombreux paramètres

n'avaient pas autant d'importance à l'année. En ce sens, l'exploration de l'interaction entre le travail du sol et la saison devrait montrer des effets marqués sur les communautés : soit via le paramètre de présence/absence de travail du sol en interaction avec la saison, soit en recueillant le nombre d'opérations réalisées pour chaque saison. Il est donc nécessaire d'étudier plus en détails ces variations de composition tout au long de la saison et dans la mesure du possible plusieurs années afin d'observer la stabilité et la résilience des communautés car cet aspect n'est encore que trop peu pris en compte. De plus, une précédente étude a montré l'importance d'étudier les aspects de travail du sol sur plusieurs années (Celik et al., 2011), impactant les activités des communautés microbiennes du sol parfois qu'après quelques années. Parfaire ces mesures sur plusieurs années, pour chaque saison permettrait d'accéder à des informations beaucoup plus précises pour prédire des pratiques plus respectueuses de la biodiversité et de ses fonctions.

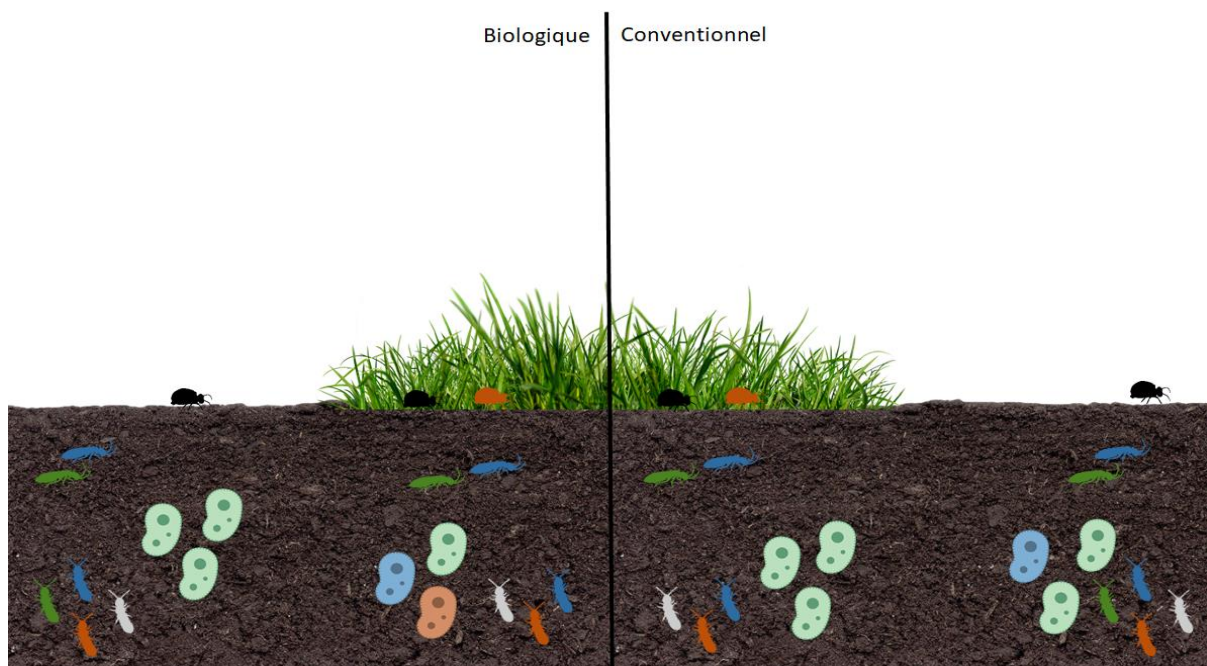


Figure 27 – Schéma bilan avec des inter-rangs enherbés et travaillés de parcelles biologiques et conventionnelles. Au sein de chaque mode de gestion les inter-rangs travaillés et enherbés ne montrent pas de différence taxonomique (même nombre d'espèces) mais une différence fonctionnelle (QBS<sub>c</sub>) avec un score plus élevé dans les inter-rangs travaillés (espèces euédaphiques ont un EMI-score plus élevé). L'inter-rangs travaillé de la parcelle en conventionnel présente une respiration de substrats carbonés plus complexes ; mais les activités enzymatiques ne diffèrent pas significativement.

---

#### **iv) Intégration dans le paysage**

Ainsi nous avons soulevé les atouts et défauts des différentes gestions intra et interparcellaires. Cependant, une des caractéristiques principales des régions viticoles est l'homogénéité paysagère, les surfaces viticoles ayant pris le pas sur d'autres activités agricoles et réduits massivement la présence et le recouvrement par des habitats semi-naturels. Considérant que la gestion des parcelles a un impact sur la diversité qu'elle héberge, il est nécessaire de prendre en compte la structure du paysage puisqu'il interagit avec les cultures. Le paysage apporte une hétérogénéité d'habitats, des espèces différentes, qui interagissent avec les espèces locales. Les pratiques locales peuvent avoir un effet masqué à l'échelle du paysage si isolées, voire renforcé si diffuses dans ce paysage. Pour cela, nous avons décidé d'étudier le paysage sous différents aspects (chapitre 3). En étudiant l'influence de la proportion de parcelles en agriculture biologique dans le paysage (dont on part du postulat qu'une diffusion du biologique dans le paysage renforce la biodiversité) mais aussi celle des habitats semi-naturels autour de nos différentes parcelles (hébergeant d'autres habitats et d'autres espèces). Nous avons également opté pour un angle nouveau en étudiant cela sur les différentes formes de vie de collemboles et en étudiant la partition de la  $\beta$ -diversité, proposée par Baselga (Baselga, 2012, 2010), des paires de parcelles, composées d'une en biologique et une en conventionnelle. Ceci constitue une approche nouvelle dont la littérature, sauf erreur de notre part, n'existe pas.

Le développement de l'agriculture biologique à grande échelle a montré une réponse favorable en termes de richesse spécifique dans les parcelles, notamment au niveau des espèces hémiédaphiques. Néanmoins, il n'est pas à exclure une influence sur les autres formes de vies, mais notre étude a manqué d'effort d'échantillonnage concernant les épédaphiques. Toutefois, les bonnes

---

capacités de colonisation des hémiedaphiques ont déjà été observées par le passé (Chauvat et al., 2007), appuyant la pertinence de ce résultat.

L'étude de la composition du paysage a également révélé des résultats encourageants concernant l'étude de la  $\beta$ -diversité. Sa partition a révélé la part majeure du turnover (souvent majoritaire, voir Soininen et al., 2018) face à la nestedness au sein des couples de parcelles indiquant des communautés différentes entre les parcelles d'une même paire. Un turnover plus élevé a par ailleurs été observé lorsque le paysage augmentait en hétérogénéité, présentant une mosaïque d'habitats (Vanbergen et al., 2007). De plus, les résultats des analyses ont mis en avant l'importance de la part d'agriculture biologique au sein du paysage ainsi que celle des habitats semi-naturels. Un paysage avec une proportion élevée de parcelles en biologique autour de notre parcelle biologique aura un effet bénéfique sur la  $\beta$ -diversité, alors qu'elle s'en retrouvera négativement impactée lorsque la proportion de parcelles en agriculture biologique plus élevée avoisine la parcelle conventionnelle. Cela peut donc signifier que les parcelles biologiques du paysage, amènent de nouvelles espèces qui peuvent s'établir dans les autres parcelles biologiques, mais que ces espèces nouvelles, ne peuvent subsister dans les parcelles ayant une conduite conventionnelle. Ce résultat peut être partiellement expliqué par l'intensité trop élevée d'utilisation de pesticides, qui affectaient négativement la biodiversité dans ces mêmes modèles.

A l'opposé, les habitats semi-naturels ont montré une relation positive en faveur des parcelles conventionnelles ; indiquant à la fois des espèces nouvelles capables de se maintenir, transitoirement *a minima*, dans ces parcelles. Par contre nous n'avons pas observé cette tendance pour les parcelles conduites en AB : la présence d'habitats semi-naturels dans le paysage ne bénéficie pas autant aux parcelles biologiques. Nous supposons que les parcelles biologiques se distinguent par la présence de communautés plus établies, avec un avantage

---

compétitif sur d'éventuelles espèces provenant du paysage et des habitats semi-naturels environnants. A l'inverse, les parcelles conventionnelles, associées à une utilisation de pesticides en moyenne plus intense et donc à des probabilités d'extinction plus fortes pour bon nombre d'espèces, permet à des espèces potentiellement plus tolérantes, d'occuper une place dans une communauté moins stable, moins établie. Les habitats semi-naturels comportent des structures plus ou moins différentes, pouvant abriter un nombre important d'espèces capables de coloniser ces milieux. Cette complexité du paysage environnant des parcelles biologiques et conventionnelles a déjà été précédemment explorée (Roschewitz et al., 2005; Tschardt et al., 2005). Il a notamment été observé que le paysage permettait à des parcelles conventionnelles, d'atteindre un niveau de diversité végétale similaire à des parcelles biologiques, grâce à la complexité paysagère qui permet d'héberger cette diversité pouvant arriver sur les parcelles (Roschewitz et al., 2005).

Le paysage est d'une importance essentielle dans sa configuration. Si le manichéisme du *land-sparing* vs *land-sharing* fait débat, et les résultats présentés tendraient à favoriser le *land-sparing* dans un paysage majoritairement d'agriculture biologique, et le *land-sharing* pour des parcelles conventionnelles ; sa composition, la dominance de certaines pratiques ou structures de ce paysage ont un impact direct sur les parcelles cultivées, sur leur diversité. L'hétérogénéité du paysage via différents écosystèmes, différents types d'habitats semi-naturels, permettent de conserver cette biodiversité (Yekwayo et al., 2017). De plus, nous avons regardé l'apport du paysage sur l'aspect de la diversité de la communauté de collemboles uniquement. Mais la littérature des dernières années a notamment étudié le paysage sur des services écosystémiques autres comme la régulation naturelle (Barbaro et al., 2017; Muneret et al., 2019; Rusch et al., 2017, 2015b; Vaidya et al.,

2017), ou encore la pollinisation (Holland et al., 2017) avec des résultats univoques, d'où l'enjeu majeur de repenser nos paysages (*figure 28*).

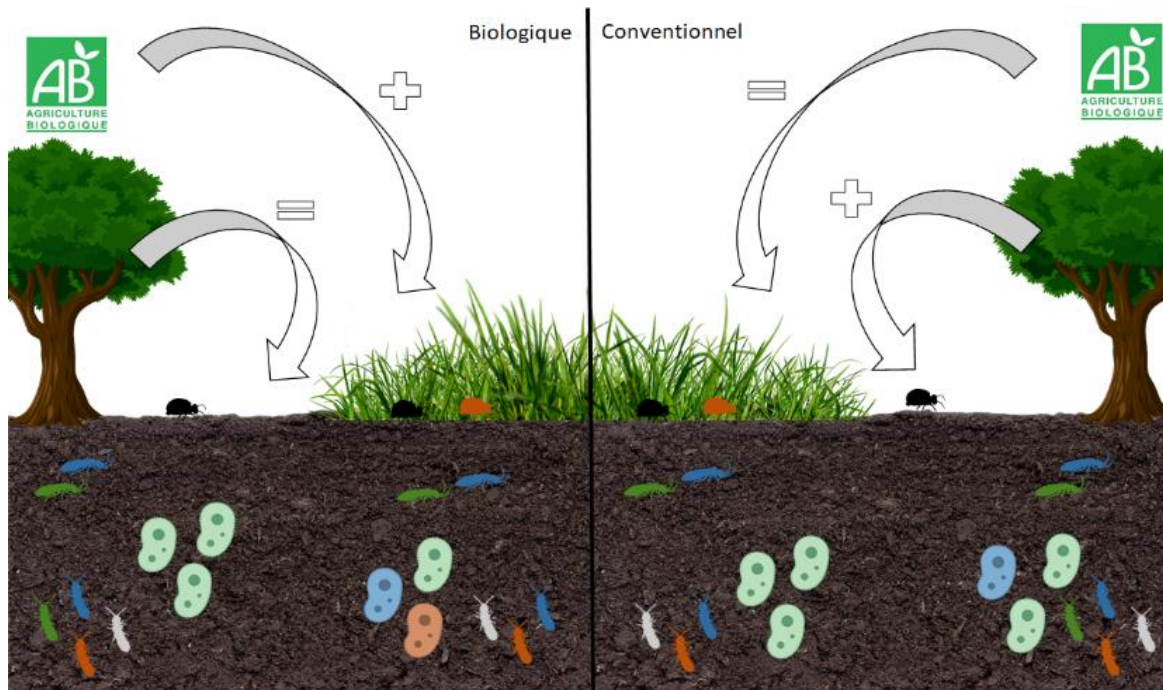


Figure 28 – Schéma bilan avec ajout des effets du paysage. La proportion d'habitats semi-naturels bénéficie plus aux parcelles en conventionnel (+) amenant de nouvelles espèces (turnover > nestedness) mais n'est pas néfaste aux parcelles biologiques (=). L'effet inverse est observé pour la surface en biologique dans le paysage, profitant plus aux parcelles en biologique (+).

## Limites & Perspectives

Une première limite à ces travaux est intrinsèque au réseau de parcelles en lui-même et au dispositif semi-expérimental utilisé. Les parcelles sont en contexte réel de production et gérées par des viticulteurs différents : cela induit inéluctablement une variabilité dans les pratiques au sein des parcelles en biologique et en conventionnelle, pouvant limiter le contraste entre les deux types de gestion. Toutefois, cela reflète plus la réalité du terrain, où dans chaque mode de gestion, il existe une myriade de pratiques, d'intensité de passages et d'utilisation de produits phytosanitaires ; mais où des pratiques plus efficaces d'une parcelle d'un mode de gestion, risque de se retrouver masquées par les

---

autres parcelles de ce même mode de gestion. Les pratiques effectuées sont aussi le reflet des exploitations auxquelles elles appartiennent et des choix, notamment de traitements phytosanitaires ou de gestion des enherbements, sont aussi effectués selon les conditions climatiques mais aussi les facteurs socio-économiques des exploitations (objectifs de rendement, structure des exploitations). En outre, il faudrait catégoriser à une échelle plus fine de pratiques. Ce travail a été partiellement réalisé, en prenant en compte la gestion à l'inter-rang et en différenciant désherbage chimique et/ou mécanique notamment au niveau des rangs de vigne. Toutefois, la profondeur de labour ou de travail sol de chaque parcelle et l'outillage utilisé (labour par charrue à versoirs, déchaumeur à disques, charrue vigneronne ou désherbage mécanique plus superficiel par herbanet, broyeur à marteau, herse rotative inter ceps) auraient pu apporter des informations supplémentaires intéressantes à analyser. Certains de nos résultats ou absences de résultats peuvent en partie être liés à l'intensité et la fréquence d'utilisation du travail mécanique. Prendre en compte plus finement ces données pourrait permettre d'affiner l'impact positif ou négatif de certaines de ces pratiques sur nos communautés microbiennes et de mésofaune. Ces outils impactent également différemment l'activité de la pédofaune et le cycle de décomposition de la matière organique : par exemple, les labours, notamment profonds, réduisent le taux de carbone organique et de matière organique particulaire des couches superficielles du sol (Etana et al., 1999; Kay and VandenBygaart, 2002; Wander et al., 1998) et sûrement impacter fortement la faune des premiers centimètres du sol (Peigné et al., 2009).

Une autre limite, concernant le chapitre 1, est le manque d'information quant à la composition des communautés microbiennes, qui aurait permis une discussion plus précise. Un séquençage d'ADN du sol a été réalisé par le prélèvement de sol via des KitQIAGEN, séquencés, mais les données arrivées

---

tardivement après les phases d'amplification puis de séquençage n'ont pas encore été traitées et nécessitaient des compétences préalables d'exploration de ce type de données. Ces données permettront d'avoir un aperçu de la composition des communautés, avec une approche de ratio bactérie:champignons, et de diversité d'OTU dans ces communautés, permettant d'analyser si certaines pratiques comme le travail du sol, peuvent affecter ce ratio dans nos parcelles, par destruction des hyphes par exemple. De même il peut être supposé des impacts du mode de gestion (biologique et conventionnel voire des intensités de traitements phytosanitaires comme exploré en 2017 par Likar et al.). Cette analyse compléterait les analyses réalisées sur la mésofaune. Il serait également possible de relier ces résultats avec les activités mesurées, pour comprendre si nos inter-rangs enherbés respiraient préférentiellement des substrats carbonés plus complexes car ce ratio dans les communautés était plus équilibré (notre hypothèse) ou non.

Néanmoins ces travaux ont permis de mettre en lumière des éléments importants quant à la gestion des parcelles viticoles. D'une part la pression exercée par la quantité d'utilisation de pesticides, mais d'avantage encore par la pluralité des produits utilisés. Les études se concentrent essentiellement sur des produits seuls, ne permettant pas d'accéder à une information sur des effets combinés de plusieurs pesticides. Pourtant un paramètre assez accessible, comme le nombre de produits utilisés, permet déjà de pointer des effets néfastes sur la biodiversité, amenant à une réflexion autre que la limitation des doses (comme c'est le cas de l'évolution des doses de cuivre appliqués), plutôt orientée vers le nombre de produits autorisés. En ce sens, il est important de poursuivre des études, notamment écotoxicologiques, sur les effets combinés de produits. Sur cette thématique, il pourrait être intéressant de regarder d'autres indicateurs. Nos études se sont concentrées sur les valeurs d'IFT et de nombre de produits différents utilisés dans les parcelles, assez facilement calculables et

tirés des entretiens avec les viticulteurs. Il serait judicieux, d'un point de vue écotoxicité de regarder les effets combinés de la pluralité des produits utilisés ainsi que de leur quantité par une approche comme le TU (Toxic Units) (von der Ohe and de Zwart, 2013). Ce paramètre prend en compte la concentration utilisée du produit ainsi qu'un paramètre écotoxique (EC50, LC50, NOEC). Exemple avec la EC50 :

$$TU = \sum_{i=1}^n \frac{c(i)}{EC50_i}$$

Où  $c(i)$  est la concentration d'exposition du produit et  $EC50_i$  la concentration du pesticide à laquelle 50% de la population présente un effet (valeur issue des tests écotoxicologiques). Cet indicateur est particulièrement approprié pour des mélanges de substances et rend mieux compte des concentrations des différents produits. Sur la base de nos résultats où le nombre de produits appliqués semblait plus important que l'IFT; on suppose que plus le nombre de produits dans un mélange augmente, plus la valeur de TU sera faible. Ceci traduirait d'effets synergiques et non simplement additifs. Par ailleurs, cette information permettra également d'observer d'éventuels effets antagonistes si la valeur s'avère être supérieure à 1, ce qui n'est pas faisable par l'IFT et le nombre de produits.

Un autre point important de nos travaux a été l'importance de la saisonnalité sur les communautés (chapitre 2). Une des perspectives de ces travaux, pourrait être de repenser les calendriers de traitements, de travail du sol, si cela est possible. L'été, les paramètres abiotiques comme la température et l'humidité du sol exercent déjà une pression sur ces communautés (Daghighi et al., 2017; Kardol et al., 2011; Petersen, 2002), accentuée par l'intensité de gestion du sol

---

(Brennan et al., 2006; Chang et al., 2013; Coulibaly et al., 2017). Repenser les pratiques, pour limiter de trop fortes pressions sur une même période pourrait permettre une meilleure conservation de la biodiversité et des processus qu'elle accomplit dans les sols. Toutefois, il faut aussi prendre en compte la vigne, sa période de croissance, sa compétition pour l'eau avec les autres végétaux, et la nécessité de lutte contre les bioagresseurs. Ainsi, il faut en amont analyser ces effets sur d'autres taxons, qui ne sont pas forcément affectés de la même façon par les traitements et la saisonnalité, à l'instar de la relation toxicité-MO dans les sols qui est dépendant des produits mais également espèce-spécifique (Criel et al., 2008; Van Hall et al., 2023).

Par ailleurs, l'utilisation d'inter-rangs enherbés, apporte un intérêt majeur au sol. La composition en végétaux est liée à la faune sous-jacente (Wardle et al., 2004), mais permet également d'augmenter la fonctionnalité des sols, en témoigne les activités microbiennes (chapitre 1). De futures études sur d'autres taxons, d'autres niveaux trophiques sont nécessaires en ce sens. Nous avons pu observer un effet bénéfique sur les communautés microbiennes, mais légèrement négatif sur les collemboles ; toutefois d'autres taxons avec des fonctions similaires ou complémentaires ; comme les enchytrées (sensibilités différentes aux traitements (De Barros Amorim et al., 2005; Van Hall et al., 2023) et très peu étudiés) ou encore les acariens (plus grande diversité de fonctions, fonctions similaires pour les *Oribatida*, mais complémentaires pour les *Prostigmata* et *Mesostigmata*) (Behan-Pelletier, 2003) restent à étudier en ce sens, pour avoir une information plus complète, via une approche multi trophique plus large. On peut supposer, sans avoir pu l'évaluer pendant nos mesures sur le terrain, un tassement du sol dans les inter-rangs enherbés lors des passages d'engins agricoles au pic d'intensité de traitement (printemps et début d'été) qui seraient défavorables aux collemboles. Un moyen de vérifier

---

cela, avec éventuellement les autres taxons proposés, serait d'étudier des inter-rangs enherbés avec et sans passage pour vérifier le tassement du sol et les communautés qui y résident. Un autre aspect intéressant à regarder serait la comparaison de plusieurs types d'enherbements (spontanés, semés avec des mélanges différents) pour vérifier l'effet de la flore sus-jacente sur ces communautés. Une étude traitant des couverts végétaux sur les invertébrés et parasites épigés a notamment montré une efficacité dépendante des espèces semées (Danne et al., 2010) mais les études sur la faune endogée manquent.

Enfin, la structure du paysage (chapitre 3) est également un point essentiel pour le fonctionnement des sols à l'échelle locale. La diversité dans les parcelles biologiques et conventionnelles dépendait d'éléments différents du paysage (surface en agriculture biologique, proportion d'habitat semi-naturels), d'où l'importance d'étudier ce niveau d'échelle. Toutefois, des travaux restent à faire quant à l'interaction entre le paysage et la saison. A cette suggestion, des approches comme il a été opéré avec l'indice de Baselga (spatial), est aussi et surtout possible pour une approche temporelle (comparaison de communautés au cours du temps). Ce type d'analyse permettra de comprendre le cycle de la communauté sur une saison complète par la partition de cet indice. Cela permettra de voir si les communautés sont durablement ancrées ou non dans les parcelles biologiques et conventionnelles au fil de la saison viticole. Des travaux que nous avons menés sur la  $\beta$ -diversité d'un point de vue spatial, nous avons émis la supposition de communautés plus stables dans les parcelles biologiques (renforcées par la surface de parcelles en biologique dans le paysage), et pour les conventionnelles d'effet des habitats semi-naturels apportant d'autres espèces *a minima* de manière transitoire. Une étude de la variation temporelle avec ce type d'indices permettrait de confirmer cela. On suppose ici que les communautés des parcelles biologiques, plus stables, présenteront des communautés homogènes sur l'année, donc avec une part non

---

négligeable de « nestedness » lors de la saison estivale où nous avons observé une forte baisse d'abondance et diversité (chapitre 2). A l'inverse, nous supposons dans les parcelles conventionnelles que la part de « turnover » sera plus importante ; par l'apport de nouvelles espèces pionnières du fait des nombreux stress et perturbations dans ces parcelles, notamment en saison estivale, et que cette nouvelle composition de communautés reste jusqu'à la fin de la période estivale, jugée défavorable ; avant de revenir à une composition proche de celle initiale. Cela nécessite une collecte d'échantillons tout au long de l'année et surtout encore de manière encore plus répliquée que ce qui a été fait dans nos relevés, compliquant ensuite le temps nécessaire au laboratoire à la détermination de ces quantités très importantes d'échantillons (50 journées pour le montage et l'identification dans notre cas).

### **Conclusion générale**

Nos travaux confirment l'importance des pratiques sur les communautés de collemboles. D'une part, la conduite de parcelles en conventionnel mène à une utilisation accrue de pesticides, dont la quantité et la diversité des substances, impactent négativement les communautés sous-jacentes tant d'un point de vue taxonomique que fonctionnel, résultat qui n'a pas été observé en conduite biologique, malgré des taux élevés de contamination en cuivre observés. D'autre part, la conduite en biologique permet, lorsqu'elle est déployée à l'échelle du paysage, de favoriser la biodiversité des sols, mais également, à l'échelle locale, de favoriser des paramètres essentiels à son fonctionnement comme la matière organique, qui est bénéfique à la mésofaune et au compartiment microbien des sols ; ou encore la disponibilité en azote, alors que la conduite conventionnelle s'astreint à une fertilisation minérale pour compenser un sol moins fonctionnel.

---

Au-delà du mode de conduite de la parcelle, la gestion intra-parcellaire adoptant l'intégration d'inter-rangs enherbés est une composante essentielle pour optimiser la fonctionnalité des sols. Leur utilisation permet de diversifier les communautés sous-jacentes, notamment microbiennes, améliorant leur fonctionnalité en fournissant au sol des composés divers, plus ou moins complexes à dégrader. Ainsi, ces communautés sont plus diverses et capables de dégrader des composés plus complexes de manière plus efficiente.

La saisonnalité influe grandement sur la composition des communautés, la période estivale se traduisant par des températures plus élevées et une humidité du sol amoindrie, qui sont des facteurs reconnus comme néfastes pour les populations de collemboles. Mais c'est aussi une période de forte activité dans les opérations menées sur les vignobles. En ce sens, nos travaux nous ont permis de pointer la fragilité des communautés lors de cette période, et la nécessité de continuer à explorer ce facteur. En ce sens, amoindrir les pratiques pourraient améliorer la conservation des communautés et donc de leur fonctionnalité au sein des sols.

## REFERENCES

- Abad, F.J., Marín, D., Imbert, B., Virto, I., Garbisu, C., Santesteban, L.G., 2023. Under-vine cover crops: Impact on physical and biological soil proprieties in an irrigated Mediterranean vineyard. *Sci. Hortic.* 311, 111797. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111797>
- Abad, J., Hermoso De Mendoza, I., Marín, D., Orcaray, L., Santesteban, L.G., 2021. Cover crops in viticulture. A systematic review (1): Implications on soil characteristics and biodiversity in vineyard. *OENO One* 55, 295–312. <https://doi.org/10.20870/oeno-one.2021.55.1.3599>
- Aciego Pietri, J.C., Brookes, P.C., 2009. Substrate inputs and pH as factors controlling microbial biomass, activity and community structure in an arable soil. *Soil Biol. Biochem.* 41, 1396–1405. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.03.017>
- Acosta-Martínez, V., Dowd, S., Sun, Y., Allen, V., 2008. Tag-encoded pyrosequencing analysis of bacterial diversity in a single soil type as affected by management and land use. *Soil Biol. Biochem.* 40, 2762–2770. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.07.022>
- agriculture.gouv.fr, décembre 2022 [WWW Document], 2022. . Ministère Agric. Souveraineté Aliment. URL <https://agriculture.gouv.fr/infographie-le-secteur-agricole-et-forestier-la-fois-emetteur-et-capteur-de-gaz-effet-de-serre> (accessed 9.9.24).
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I., 2002. The simplification of traditional vineyard based agroforests in northwestern Portugal: some ecological implications. *Agrofor. Syst.* 56, 185–191. <https://doi.org/10.1023/A:1021366910336>
- Alvarez, T., Frampton, G.K., Goulson, D., 2001. Epigeic Collembola in winter wheat under organic, integrated and conventional farm management regimes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 83, 95–110. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00195-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00195-X)
- Anatole-Monnier, L., 2015. Effets de la contamination cuprique des sols viticoles sur la sensibilité de la vigne à un cortège de bio-agresseurs.
- Andow, D., 1983. The extent of monoculture and its effects on insect pest populations with particular reference to wheat and cotton. *Agric. Ecosyst. Environ.* 9, 25–35. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(83\)90003-8](https://doi.org/10.1016/0167-8809(83)90003-8)
- Anses, 2022. Phytopharmacovigilance - Synthèse des données de surveillance - Zoxamide.
- Ardestani, M.M., Van Gestel, C.A.M., 2013. Dynamic bioavailability of copper in soil estimated by uptake and elimination kinetics in the springtail *Folsomia candida*. *Ecotoxicology* 22, 308–318. <https://doi.org/10.1007/s10646-012-1027-8>
- Arias, M., Paradelo, M., López, E., Simal-Gándara, J., 2006. Influence of pH and soil copper on adsorption of metalaxyl and penconazole by the surface layer of vineyard soils. *J. Agric. Food Chem.* 54, 8155–8162. <https://doi.org/10.1021/jf061526r>
- Arias-Estévez, M., López-Periago, E., Martínez-Carballo, E., Simal-Gándara, J., Mejuto, J.-C., García-Río, L., 2008. The mobility and degradation of pesticides in soils and the pollution of groundwater resources. *Agric. Ecosyst. Environ.* 123, 247–260. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.07.011>
- Asmah, S., Ghazali, A., Syafiq, M., Yahya, M.S., Peng, T.L., Norhisham, A.R., Puan, C.L., Azhar, B., Lindenmayer, D.B., 2017. Effects of polyculture and monoculture farming in oil palm smallholdings on tropical fruit-feeding butterfly diversity. *Agric. For. Entomol.* 19, 70–80. <https://doi.org/10.1111/afe.12182>
- Aspetti, G.P., Boccelli, R., Ampollini, D., Del Re, A.A.M., Capri, E., 2010. Assessment of soil-quality index based on microarthropods in corn cultivation in Northern Italy. *Ecol. Indic.* 10, 129–135. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.03.012>
- Aubertot, J.N., Barbier J.M., Carpentier A., Gril J.J., Guichard L., Lucas P., Savary S., Savini I., Voltz M. (éditeurs), 2005. Pesticides, agriculture et environnement: Réduire l'utilisation des pesticides et en limiter les impacts environnementaux. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA et Cemagref (France).

- Bååth, E., 1998. Growth Rates of Bacterial Communities in Soils at Varying pH: A Comparison of the Thymidine and Leucine Incorporation Techniques. *Microb. Ecol.* 36, 316–327. <https://doi.org/10.1007/s002489900118>
- Bååth, E., Anderson, T.-H., 2003. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. *Soil Biol. Biochem.* 35, 955–963. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00154-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00154-8)
- Balesdent, J., Chenu, C., Balabane, M., 2000. Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil Tillage Res.* 53, 215–230. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(99\)00107-5](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(99)00107-5)
- Ballabio, C., Panagos, P., Lugato, E., Huang, J.-H., Orgiazzi, A., Jones, A., Fernández-Ugalde, O., Borrelli, P., Montanarella, L., 2018. Copper distribution in European topsoils: An assessment based on LUCAS soil survey. *Sci. Total Environ.* 636, 282–298. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.268>
- Banerjee, S., Walder, F., Büchi, L., Meyer, M., Held, A.Y., Gattinger, A., Keller, T., Charles, R., van der Heijden, M.G.A., 2019. Agricultural intensification reduces microbial network complexity and the abundance of keystone taxa in roots. *ISME J.* 13, 1722–1736. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0383-2>
- Barbaro, L., Assandri, G., Brambilla, M., Castagnyrol, B., Froidevaux, J., Giffard, B., Pithon, J., Puig-Montserrat, X., Torre, I., Calatayud, F., Gaüzère, P., Guenser, J., Macià-Valverde, F.-X., Mary, S., Raison, L., Sirami, C., Rusch, A., 2021. Organic management and landscape heterogeneity combine to sustain multifunctional bird communities in European vineyards. *J. Appl. Ecol.* 58, 1261–1271. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13885>
- Barbaro, L., Rusch, A., Muiruri, E.W., Gravellier, B., Thiery, D., Castagnyrol, B., 2017. Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity. *J. Appl. Ecol.* 54, 500–508. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12740>
- Bardgett, R.D., van der Putten, W.H., 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 515, 505–511. <https://doi.org/10.1038/nature13855>
- Barrios, E., 2007. Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecol. Econ.* 64, 269–285. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.03.004>
- Bart, S., Laurent, C., Péry, A.R.R., Mougín, C., Pelosi, C., 2017. Differences in sensitivity between earthworms and enchytraeids exposed to two commercial fungicides. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 140, 177–184. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.02.052>
- Bartoń, K., 2024. MuMIn: Multi-Model Inference.
- Baselga, A., 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x>
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Battigelli, J.P., Spence, J.R., Langor, D.W., Berch, S.M., 2004. Short-term impact of forest soil compaction and organic matter removal on soil mesofauna density and oribatid mite diversity. *Can. J. For. Res.* 34, 1136–1149. <https://doi.org/10.1139/x03-267>
- Beaumelle, L., Auriol, A., Grasset, M., Pavy, A., Thiéry, D., Rusch, A., 2021. Benefits of increased cover crop diversity for predators and biological pest control depend on the landscape context. *Ecol. Solut. Evid.* 2. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12086>
- Beaumelle, L., Giffard, B., Tolle, P., Winter, S., Entling, M.H., Benítez, E., Zaller, J.G., Auriol, A., Bonnard, O., Charbonnier, Y., Fabreguettes, O., Joubard, B., Kolb, S., Ostandie, N., Reiff, J.M., Richart-Cervera, S., Rusch, A., 2023a. Biodiversity conservation, ecosystem services and organic viticulture: A glass half-full. *Agric. Ecosyst. Environ.* 351, 108474. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108474>
- Beaumelle, L., Tison, L., Eisenhauer, N., Hines, J., Malladi, S., Pelosi, C., Thouvenot, L., Phillips, H.R.P., 2023b. Pesticide effects on soil fauna communities—A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 1365-2664.14437. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14437>

- Behan-Pelletier, V.M., 2003. Acari and Collembola biodiversity in Canadian agricultural soils. *Can. J. Soil Sci.* 83, 279–288. <https://doi.org/10.4141/S01-063>
- Bell, C.W., Fricks, B.E., Rocca, J.D., Steinweg, J.M., McMahon, S.K., Wallenstein, M.D., 2013. High-throughput Fluorometric Measurement of Potential Soil Extracellular Enzyme Activities. *J. Vis. Exp.* 50961. <https://doi.org/10.3791/50961>
- Belmonte, S.A., Celi, L., Stahel, R.J., Bonifacio, E., Novello, V., Zanini, E., Steenwerth, K.L., 2018. Effect of Long-Term Soil Management on the Mutual Interaction Among Soil Organic Matter, Microbial Activity and Aggregate Stability in a Vineyard. *Pedosphere* 28, 288–298. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(18\)60015-3](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(18)60015-3)
- Bending, G.D., Turner, M.K., Jones, J.E., 2002. Interactions between crop residue and soil organic matter quality and the functional diversity of soil microbial communities. *Soil Biol. Biochem.* 34, 1073–1082. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00040-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00040-8)
- Bengtsson, J., Ahnström, J., Weibull, A., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 42, 261–269. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01005.x>
- Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L., Crick, H.Q.P., 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *J. Appl. Ecol.* 39, 673–687. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00745.x>
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18, 182–188. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9)
- Bernaschina, Y., Fresia, P., Garaycochea, S., Leoni, C., 2023. Permanent cover crop as a strategy to promote soil health and vineyard performance. *Environ. Sustain.* 6, 243–258. <https://doi.org/10.1007/s42398-023-00271-y>
- Betancur-Corredor, B., Lang, B., Russell, D.J., 2022. Reducing tillage intensity benefits the soil micro- and mesofauna in a global meta-analysis. *Eur. J. Soil Sci.* 73. <https://doi.org/10.1111/ejss.13321>
- Bigot, G., Mosetti, D., Cargnus, E., Freccero, A., Kiaeian Moosavi, F., Lujan, C., Stecchina, M., Tacoli, F., Zandigiacomo, P., Sivilotti, P., Pavan, F., 2022. Influence of vineyard inter-row management on vegetative and bunch sanitary status, and grape yield and quality of two Sauvignon Blanc clones in Friuli Venezia Giulia (north-eastern Italy). *VITIS - J. Grapevine Res.* 53-62 Pages. <https://doi.org/10.5073/VITIS.2022.61.53-62>
- Bispo, A., Cluzeau, D., Creamer, R., Dombos, M., Graefe, U., Krogh, P., Sousa, J., Peres, G., Rutgers, M., Winding, A., Römbke, J., 2009. Indicators for monitoring soil biodiversity. *Integr. Environ. Assess. Manag.* 5, 717–719. [https://doi.org/10.1897/IEAM\\_2009-064.1](https://doi.org/10.1897/IEAM_2009-064.1)
- Blaise, C., Mazzia, C., Bischoff, A., Millon, A., Ponel, P., Blight, O., 2021. The key role of inter-row vegetation and ants on predation in Mediterranean organic vineyards. *Agric. Ecosyst. Environ.* 311, 107327. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107327>
- Blondel, P., Joubard, B., Rusch, A., Giffard, B., 2024. Pesticide Use and Soil Disturbance Shape Springtail Communities in Vineyards. <https://doi.org/10.2139/ssrn.4777355>
- Blouin, M., Hodson, M.E., Delgado, E.A., Baker, G., Brussaard, L., Butt, K.R., Dai, J., Dendooven, L., Peres, G., Tondoh, J.E., Cluzeau, D., Brun, J.-J., 2013. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services: Earthworm impact on ecosystem services. *Eur. J. Soil Sci.* 64, 161–182. <https://doi.org/10.1111/ejss.12025>
- Bockemühl, J., 1956. Die Apterygoten des Spitzbergs bei Tübingen, eine Faunistisch-ökologische Untersuchung. *Zool Jahrb AbtSyst* 84, 113–194.
- Bokova, A.I., Panina, K.S., Dridiger, V.K., Gadzhumarov, R.G., Kuznetsova, N.A., Potapov, M.B., 2023. Soil-dwelling springtails as indicators of the efficiency of No-till technologies with different amounts of mineral fertilizers in the crop rotation on chernozem soils. *Soil Tillage Res.* 232, 105760. <https://doi.org/10.1016/j.still.2023.105760>
- Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G., 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends Ecol. Evol.* 28, 230–238. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.012>

- Bonfanti, J., 2021. Réponses fonctionnelles des communautés de collemboles aux gradients climatiques. Thèse Univ. Paul-Valéry Montp. 3.
- Borsato, E., Zucchini, M., D'Amico, D., Giubilato, E., Zabeo, A., Criscione, P., Pizzol, L., Cohen, Y., Tarolli, P., Lamastra, L., Marinello, F., 2020. Use of multiple indicators to compare sustainability performance of organic vs conventional vineyard management. *Sci. Total Environ.* 711, 135081. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135081>
- Bouché, M.B., 1977. Strategies lombriciennes. *Ecol. Bull.* 122–132.
- Bourget, M.Y., Fanin, N., Fromin, N., Hättenschwiler, S., Roumet, C., Shihan, A., Huys, R., Sauvadet, M., Freschet, G.T., 2023. Plant litter chemistry drives long-lasting changes in the catabolic capacities of soil microbial communities. *Funct. Ecol.* 37, 2014–2028. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14379>
- Bowles, T.M., Acosta-Martínez, V., Calderón, F., Jackson, L.E., 2014. Soil enzyme activities, microbial communities, and carbon and nitrogen availability in organic agroecosystems across an intensively-managed agricultural landscape. *Soil Biol. Biochem.* 68, 252–262. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.10.004>
- Branas, J., 1984. Histoire et fonction du cuivre dans la viticulture de qualité, in: *Le Progrès Agricole et Viticole*. pp. 521–523.
- Bravin, M.N., Tentscher, P., Rose, J., Hinsinger, P., 2009. Rhizosphere pH Gradient Controls Copper Availability in a Strongly Acidic Soil. *Environ. Sci. Technol.* 43, 5686–5691. <https://doi.org/10.1021/es900055k>
- Brennan, A., Fortune, T., Bolger, T., 2006. Collembola abundances and assemblage structures in conventionally tilled and conservation tillage arable systems. *Pedobiologia* 50, 135–145. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.09.004>
- Brooks, M., Bolker, B., Kristensen, K., Maechler, M., Magnusson, A., McGillicuddy, M., Skaug, H., Nielsen, A., Berg, C., Benthani, K. van, Sadat, N., Lüdtke, D., Lenth, R., O'Brien, J., Geyer, C.J., Jagan, M., Wiernik, B., Stouffer, D.B., Agronah, M., 2024. glmmTMB: Generalized Linear Mixed Models using Template Model Builder.
- Brun, L.A., Mailliet, J., Richarte, J., Herrmann, P., Remy, J.C., 1998. Relationships between extractable copper, soil properties and copper uptake by wild plants in vineyard soils. *Environ. Pollut.* 102, 151–161. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(98\)00120-1](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(98)00120-1)
- Brussaard, L., de Ruiter, P.C., Brown, G.G., 2007. Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agric. Ecosyst. Environ.* 121, 233–244. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.013>
- Buchholz, J., Querner, P., Paredes, D., Bauer, T., Strauss, P., Guernion, M., Scimia, J., Cluzeau, D., Burel, F., Kratschmer, S., Winter, S., Potthoff, M., Zaller, J.G., 2017. Soil biota in vineyards are more influenced by plants and soil quality than by tillage intensity or the surrounding landscape. *Sci. Rep.* 7, 17445. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17601-w>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference, 2nd ed. ed. Springer, New York.
- Burns, K.N., Bokulich, N.A., Cantu, D., Greenhut, R.F., Kluepfel, D.A., O'Geen, A.T., Strauss, S.L., Steenwerth, K.L., 2016. Vineyard soil bacterial diversity and composition revealed by 16S rRNA genes: Differentiation by vineyard management. *Soil Biol. Biochem.* 103, 337–348. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.09.007>
- Burns, R.G., DeForest, J.L., Marxsen, J., Sinsabaugh, R.L., Stromberger, M.E., Wallenstein, M.D., Weintraub, M.N., Zoppini, A., 2013. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. *Soil Biol. Biochem.* 58, 216–234. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.009>
- Campbell, C.D., Chapman, S.J., Cameron, C.M., Davidson, M.S., Potts, J.M., 2003. A Rapid Microtiter Plate Method To Measure Carbon Dioxide Evolved from Carbon Substrate Amendments so as To Determine the Physiological Profiles of Soil Microbial Communities by Using Whole Soil. *Appl. Environ. Microbiol.* 69, 3593–3599. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.6.3593-3599.2003>

- Capowiez, Y., Cadoux, S., Bouchant, P., Ruy, S., Roger-Estrade, J., Richard, G., Boizard, H., 2009. The effect of tillage type and cropping system on earthworm communities, macroporosity and water infiltration. *Soil Tillage Res.* 105, 209–216. <https://doi.org/10.1016/j.still.2009.09.002>
- Caprio, E., Nervo, B., Isaia, M., Allegro, G., Rolando, A., 2015. Organic versus conventional systems in viticulture: Comparative effects on spiders and carabids in vineyards and adjacent forests. *Agric. Syst.* 136, 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2015.02.009>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- CE 889/2008, 2008. RÈGLEMENT (CE) No 889/2008 DE LA COMMISSION du 5 septembre 2008 portant modalités d'application du règlement (CE) no 834/2007 du Conseil relatif à la production biologique et à l'étiquetage des produits biologiques en ce qui concerne la production biologique, l'étiquetage et les contrôles.
- CE2018/1981, n.d. Règlement d'exécution (UE) 2018/1981 de la Commission du 13 décembre 2018 renouvelant l'approbation des substances actives «composés de cuivre» comme substances dont on envisage la substitution, conformément au règlement (CE) n° 1107/2009 du Parlement européen et du Conseil concernant la mise sur le marché des produits phytopharmaceutiques, et modifiant l'annexe du règlement d'exécution (UE) n° 540/2011 de la Commission (Texte présentant de l'intérêt pour l'EEE.), OJ L.
- Celik, I., Barut, Z.B., Ortas, I., Gok, M., Demirbas, A., Tulun, Y., Akpınar, C., 2011. Impacts of different tillage practices on some soil microbiological properties and crop yield under semi-arid Mediterranean conditions. *Int. J. Plant Prod.* <https://doi.org/10.22069/IJPP.2012.736>
- Chang, L., Wu, H., Wu, D., Sun, X., 2013. Effect of tillage and farming management on Collembola in marsh soils. *Appl. Soil Ecol.* 64, 112–117. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.11.007>
- Chassain, J., Joimel, S., Vieublé Gonod, L., 2023. Collembola taxonomic and functional diversity in conventional, organic and conservation cropping systems. *Eur. J. Soil Biol.* 118, 103530. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2023.103530>
- Chauvat, M., Wolters, V., Dauber, J., 2007. Response of collembolan communities to land-use change and grassland succession. *Ecography* 30, 183–192. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04888.x>
- Chauvat, M., Zaitsev, A.S., Wolters, V., 2003. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation. *Oecologia* 137, 269–276. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1310-8>
- Christiansen, K., 1964. Bionomics of Collembola. *Annu. Rev. Entomol.* 9, 147–178. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.09.010164.001051>
- Chust, G., Pretus, J.L., Ducrot, D., Bedòs, A., Deharveng, L., 2003. Response of Soil Fauna to Landscape Heterogeneity: Determining Optimal Scales for Biodiversity Modeling. *Conserv. Biol.* 17, 1712–1723. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2003.00564.x>
- Coll, P., Le Cadre, E., Blanchart, E., Hinsinger, P., Villenave, C., 2011. Organic viticulture and soil quality: A long-term study in Southern France. *Appl. Soil Ecol.* S0929139311001570. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.07.013>
- Conrad, K.F., Warren, M.S., Fox, R., Parsons, M.S., Woiwod, I.P., 2006. Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. *Biol. Conserv.* 132, 279–291. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.020>
- Conway, G., 1998. *The Doubly Green Revolution: Food for All in the Twenty-first Century*. Comstock Pub. Associates.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., van den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260.
- Cotton, J., Acosta-Martínez, V., 2018. Intensive Tillage Converting Grassland to Cropland Immediately Reduces Soil Microbial Community Size and Organic Carbon. *Agric. Environ. Lett.* 3, 180047. <https://doi.org/10.2134/ael2018.09.0047>

- 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. *Appl. Soil Ecol.* 119, 354–366. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.06.013>
- Creamer, R.E., Stone, D., Berry, P., Kuiper, I., 2016. Measuring respiration profiles of soil microbial communities across Europe using MicroResp™ method. *Appl. Soil Ecol.* 97, 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.08.004>
- Criel, P., Lock, K., Van Eeckhout, H., Oorts, K., Smolders, E., Janssen, C.R., 2008. Influence of soil properties on copper toxicity for two soil invertebrates. *Environ. Toxicol. Chem.* 27, 1748–1755. <https://doi.org/10.1897/07-545.1>
- Crowther, T.W., Bradford, M.A., 2013. Thermal acclimation in widespread heterotrophic soil microbes. *Ecol. Lett.* 16, 469–477. <https://doi.org/10.1111/ele.12069>
- Cycoń, M., Wójcik, M., Borymski, S., Piotrowska-Seget, Z., 2013. Short-term effects of the herbicide napropamide on the activity and structure of the soil microbial community assessed by the multi-approach analysis. *Appl. Soil Ecol.* 66, 8–18. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.01.014>
- Daghighi, E., Koehler, H., Kesel, R., Filser, J., 2017. Long-term succession of Collembola communities in relation to climate change and vegetation. *Pedobiologia* 64, 25–38. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2017.06.001>
- Danne, A., Thomson, L.J., Sharley, D.J., Penfold, C.M., Hoffmann, A.A., 2010. Effects of Native Grass Cover Crops on Beneficial and Pest Invertebrates in Australian Vineyards. *Environ. Entomol.* 39, 970–978. <https://doi.org/10.1603/EN09144>
- Dauber, J., Purtauf, T., Allspach, A., Frisch, J., Voigtländer, K., Wolters, V., 2005. Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macroinvertebrates of differing mobility. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 14, 213–221. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00150.x>
- De Barros Amorim, M.J., Römbke, J., Schallnaß, H., Soares, A.M.V.M., 2005. Effect of soil properties and aging on the toxicity of copper for *enchytraeus albidus*, *enchytraeus luxuriosus*, and *folosomia candida*. *Environ. Toxicol. Chem.* 24, 1875–1885. <https://doi.org/10.1897/04-505R.1>
- De Santiago, A., Quintero, J.M., Delgado, A., 2008. Long-term effects of tillage on the availability of iron, copper, manganese, and zinc in a Spanish Vertisol. *Soil Tillage Res.* 98, 200–207. <https://doi.org/10.1016/j.still.2008.01.002>
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F.T., Reich, P.B., Jeffries, T.C., Gaitan, J.J., Encinar, D., Berdugo, M., Campbell, C.D., Singh, B.K., 2016. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nat. Commun.* 7, 10541. <https://doi.org/10.1038/ncomms10541>
- Dequiedt, S., Saby, N.P.A., Lelievre, M., Jolivet, C., Thioulouse, J., Toutain, B., Arrouays, D., Bispo, A., Lemanceau, P., Ranjard, L., 2011. Biogeographical patterns of soil molecular microbial biomass as influenced by soil characteristics and management: Biogeography of soil microbial biomass. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 641–652. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00628.x>
- Di Giacinto, S., Friedel, M., Poll, C., Döring, J., Kunz, R., Kauer, R., 2020. Vineyard management system affects soil microbiological properties. *OENO One* 54. <https://doi.org/10.20870/oeno-one.2020.54.1.2578>
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S., Tilman, D., 2006. Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLoS Biol.* 4, e277. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040277>
- Dick, R.P., Breakwell, D.P., Turco, R.F., 1996. Soil Enzyme Activities and Biodiversity Measurements as Integrative Microbiological Indicators, in: Doran, J.W., Jones, A.J. (Eds.), *SSSA Special Publications*. Soil Science Society of America, Madison, WI, USA, pp. 247–271. <https://doi.org/10.2136/sssaspecpub49.c15>
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B., Collen, B., 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345, 401–406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>

- Dittmer, S., Schrader, S., 2000. Longterm effects of soil compaction and tillage on Collembola and straw decomposition in arable soil. *Pedobiologia* 44, 527–538. [https://doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70069-4](https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70069-4)
- Döring, J., Collins, C., Frisch, M., Kauer, R., 2019. Organic and Biodynamic Viticulture Affect Biodiversity and Properties of Vine and Wine: A Systematic Quantitative Review. *Am. J. Enol. Vitic.* 70, 221–242. <https://doi.org/10.5344/ajev.2019.18047>
- Eaton, R.J., Barbercheck, M., Buford, M., Smith, W., 2004. Effects of organic matter removal, soil compaction, and vegetation control on Collembolan populations. *Pedobiologia* 48, 121–128. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2003.10.001>
- Ecosystems and human well-being: synthesis; a report of the Millennium Ecosystem Assessment, 2005. , The Millennium Ecosystem Assessment series. Island Press, Washington, DC.
- Eggleton, P., Vanbergen, A.J., Jones, D.T., Lambert, M.C., Rockett, C., Hammond, P.M., Beccaloni, J., Marriott, D., Ross, E., Giusti, A., 2005. Assemblages of soil macrofauna across a Scottish land-use intensification gradient: influences of habitat quality, heterogeneity and area. *J. Appl. Ecol.* 42, 1153–1164. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01090.x>
- Eisenhauer, N., Bonn, A., A. Guerra, C., 2019. Recognizing the quiet extinction of invertebrates. *Nat. Commun.* 10, 50. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07916-1>
- Endlweber, K., Schädler, M., Scheu, S., 2006. Effects of foliar and soil insecticide applications on the collembolan community of an early set-aside arable field. *Appl. Soil Ecol.* 31, 136–146. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.03.004>
- Engell, I., Linsler, D., Sandor, M., Joergensen, R.G., Meinen, C., Potthoff, M., 2022. The Effects of Conservation Tillage on Chemical and Microbial Soil Parameters at Four Sites across Europe. *Plants* 11, 1747. <https://doi.org/10.3390/plants11131747>
- English-Loeb, G., Rhainds, M., Martinson, T., Ugine, T., 2003. Influence of flowering cover crops on *Anagrus* parasitoids (Hymenoptera: Mymaridae) and *Erythroneura* leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae) in New York vineyards. *Agric. For. Entomol.* 5, 173–181. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2003.00179.x>
- Ernault, A., Vialatte, A., Butet, A., Michel, N., Rantier, Y., Jambon, O., Burel, F., 2013. Grassy strips in their landscape context, their role as new habitat for biodiversity. *Agric. Ecosyst. Environ., Landscape ecology and biodiversity in agricultural landscapes* 166, 15–27. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.07.004>
- Etana, A., Håkansson, I., Zagal, E., Bučas, S., 1999. Effects of tillage depth on organic carbon content and physical properties in five Swedish soils. *Soil Tillage Res.* 52, 129–139. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(99\)00062-8](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(99)00062-8)
- Fahrig, L., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J. Biogeogr.* 40, 1649–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.12130>
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- FAO, 2022a. Pesticides use, pesticides trade and pesticides indicators. Global, regional and country trends, 1990-2020. FAOSTAT Anal. Brief 46 6.
- FAO (Ed.), 2022b. Repurposing food and agricultural policies to make healthy diets more affordable, The state of food security and nutrition in the world. FAO, Rome. <https://doi.org/10.4060/cc0639en>
- Fernandes, S., Buskermolen, K., Ilyaskina, D., Bakker, R., Van Gestel, C.A.M., 2023. Effects of Life Stage on the Sensitivity of *Folsomia candida* to Four Pesticides. *Environ. Toxicol. Chem.* 42, 1782–1790. <https://doi.org/10.1002/etc.5682>
- Fernández-Calviño, D., Martín, A., Arias-Estévez, M., Bååth, E., Díaz-Raviña, M., 2010. Microbial community structure of vineyard soils with different pH and copper content. *Appl. Soil Ecol.* 46, 276–282. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.08.001>

- Fernández-Calviño, D., Nóvoa-Muñoz, J.C., López-Periago, E., Arias-Estévez, M., 2008. Changes in copper content and distribution in young, old and abandoned vineyard acid soils due to land use changes. *Land Degrad. Dev.* 19, 165–177. <https://doi.org/10.1002/ldr.831>
- Fernández-Calviño, David, Soler-Rovira, P., Polo, A., Díaz-Raviña, M., Arias-Estévez, M., Plaza, C., 2010. Enzyme activities in vineyard soils long-term treated with copper-based fungicides. *Soil Biol. Biochem.* 42, 2119–2127. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.08.007>
- Ferreira, C.S., Veiga, A., Caetano, A., Gonzalez-Pelayo, O., Karine-Boulet, A., Abrantes, N., Keizer, J., Ferreira, A.J., 2020. Assessment of the Impact of Distinct Vineyard Management Practices on Soil Physico-Chemical Properties. *Air Soil Water Res.* 13, 117862212094484. <https://doi.org/10.1177/1178622120944847>
- Fiera, C., Ulrich, W., Popescu, D., Buchholz, J., Querner, P., Bunea, C.-I., Strauss, P., Bauer, T., Kratschmer, S., Winter, S., Zaller, J.G., 2020a. Tillage intensity and herbicide application influence surface-active springtail (Collembola) communities in Romanian vineyards. *Agric. Ecosyst. Environ.* 300, 107006. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107006>
- Fiera, C., Ulrich, W., Popescu, D., Bunea, C.-I., Manu, M., Nae, I., Stan, M., Markó, B., Urák, I., Giurginca, A., Penke, N., Winter, S., Kratschmer, S., Buchholz, J., Querner, P., Zaller, J.G., 2020b. Effects of vineyard inter-row management on the diversity and abundance of plants and surface-dwelling invertebrates in Central Romania. *J. Insect Conserv.* 24, 175–185. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00215-0>
- Fierer, N., Bradford, M.A., Jackson, R.B., 2007. Toward an Ecological Classification of Soil Bacteria. *Ecology* 88, 1354–1364. <https://doi.org/10.1890/05-1839>
- Fierer, N., Lennon, J.T., 2011. The generation and maintenance of diversity in microbial communities. *Am. J. Bot.* 98, 439–448. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000498>
- Filser, J., 2002. The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. *Pedobiologia* 46, 234–245. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00130>
- Fincher, G.T., 1981. The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. *J. Ga. Entomol. Soc.* 16, 316–333.
- Fischer, J., Abson, D.J., Butsic, V., Chappell, M.J., Ekroos, J., Hanspach, J., Kuemmerle, T., Smith, H.G., von Wehrden, H., 2014. Land Sparing Versus Land Sharing: Moving Forward. *Conserv. Lett.* 7, 149–157. <https://doi.org/10.1111/conl.12084>
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Fountain, M.T., Brown, V.K., Gange, A.C., Symondson, W.O.C., Murray, P.J., 2007. The effects of the insecticide chlorpyrifos on spider and Collembola communities. *Pedobiologia* 51, 147–158. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2007.03.001>
- Fraga, H., Malheiro, A.C., Moutinho-Pereira, J., Santos, J.A., 2012. An overview of climate change impacts on European viticulture. *Food Energy Secur.* 1, 94–110. <https://doi.org/10.1002/fes3.14>
- Frampton, G.K., 1999. Spatial variation in non-target effects of the insecticides chlorpyrifos, cypermethrin and pirimicarb on Collembola in winter wheat. *Pestic Sci.*
- Frampton, G.K., Jänsch, S., Scott-Fordsmand, J.J., Römbke, J., Van Den Brink, P.J., 2006. Effects of pesticides on soil invertebrates in laboratory studies: A review and analysis using species sensitivity distributions. *Environ. Toxicol. Chem.* 25, 2480–2489. <https://doi.org/10.1897/05-438R.1>
- Freckman, D.W., 1988. Bacterivorous nematodes and organic-matter decomposition. *Agric. Ecosyst. Environ.* 24, 195–217. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(88\)90066-7](https://doi.org/10.1016/0167-8809(88)90066-7)
- Fromin, N., Shihan, A., Santonja, M., Baldy, V., Hättenschwiler, S., 2020. Soil microbial activity in a Mediterranean garrigue responds more to changing shrub community than to reduced rainfall. *Plant Soil* 449, 405–421. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04501-8>

- Fuller, R.J., Norton, L.R., Feber, R.E., Johnson, P.J., Chamberlain, D.E., Joys, A.C., Mathews, F., Stuart, R.C., Townsend, M.C., Manley, W.J., Wolfe, M.S., Macdonald, D.W., Firbank, L.G., 2005. Benefits of organic farming to biodiversity vary among taxa. *Biol. Lett.* 1, 431–434. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0357>
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., Vaissière, B.E., 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.* 68, 810–821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Garcia, L., Celette, F., Gary, C., Ripoche, A., Valdés-Gómez, H., Metay, A., 2018. Management of service crops for the provision of ecosystem services in vineyards: A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 251, 158–170. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.030>
- Garland, J.L., 1997. Analysis and interpretation of community-level physiological profiles in microbial ecology. *FEMS Microbiol. Ecol.* 24, 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1997.tb00446.x>
- Gattullo, C.E., Mezzapesa, G.N., Stellacci, A.M., Ferrara, G., Occhiogrosso, G., Petrelli, G., Castellini, M., Spagnuolo, M., 2020. Cover Crop for a Sustainable Viticulture: Effects on Soil Properties and Table Grape Production. *Agronomy* 10, 1334. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091334>
- Gaüzère, P., Doucier, G., Devictor, V., Kéfi, S., 2019. A framework for estimating species-specific contributions to community indicators. *Ecol. Indic.* 99, 74–82. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.11.069>
- Ge, C.-R., Zhang, Q.-C., 2011. Microbial Community Structure and Enzyme Activities in a Sequence of Copper-Polluted Soils. *Pedosphere* 21, 164–169. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(11\)60114-8](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(11)60114-8)
- Giffard, B., Winter, S., Guidoni, S., Nicolai, A., Castaldini, M., Cluzeau, D., Coll, P., Cortet, J., Le Cadre, E., d’Errico, G., Forneck, A., Gagnarli, E., Griesser, M., Guernion, M., Lagomarsino, A., Landi, S., Bissonais, Y.L., Mania, E., Mocali, S., Preda, C., Priori, S., Reineke, A., Rusch, A., Schroers, H.-J., Simoni, S., Steiner, M., Temneanu, E., Bacher, S., Costantini, E.A.C., Zaller, J., Leyer, I., 2022. Vineyard Management and Its Impacts on Soil Biodiversity, Functions, and Ecosystem Services. *Front. Ecol. Evol.* 10, 850272. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.850272>
- Gisin, H., 1943. Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collemolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Rev. Suisse Zool.* 50, 131–224.
- Gonçalves, F., Nunes, C., Carlos, C., López, Á., Oliveira, I., Crespí, A., Teixeira, B., Pinto, R., Costa, C.A., Torres, L., 2020. Do soil management practices affect the activity density, diversity, and stability of soil arthropods in vineyards? *Agric. Ecosyst. Environ.* 294, 106863. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106863>
- Goulson, D., Lye, G.C., Darvill, B., 2008. Decline and Conservation of Bumble Bees. *Annu. Rev. Entomol.* 53, 191–208. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093454>
- Gregorich, E.G., Carter, M.R., Angers, D.A., Monreal, C.M., Ellert, B.H., 1994. Towards a minimum data set to assess soil organic matter quality in agricultural soils. *Can. J. Soil Sci.* 74, 367–385. <https://doi.org/10.4141/cjss94-051>
- Gruss, I., Twardowski, J.P., Latawiec, A., Królczyk, J., Medyńska-Juraszek, A., 2019. The Effect of Biochar Used as Soil Amendment on Morphological Diversity of Collembola. *Sustainability* 11, 5126. <https://doi.org/10.3390/su11185126>
- Gunstone, T., Cornelisse, T., Klein, K., Dubey, A., Donley, N., 2021. Pesticides and Soil Invertebrates: A Hazard Assessment. *Front. Environ. Sci.* 9, 643847. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.643847>
- Hågvar, S., 1994. Log-normal distribution of dominance as an indicator of stressed soil microarthropod communities? *Acta Zool. Fenn.* 195.
- Haines-Young, R., Potschin, M., 2017. Common International Classification of Ecosystem Services (CICES) V5.1 Guidance on the Application of the Revised Structure.
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., De Kroon, H., 2017. More than 75 percent decline over

- 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* 12, e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Haque, A., Winfried, E., 1983. Toxicity determination of pesticides to earthworms in the soil substrate. *J. Plant Dis. Prot.* 90, 395–408.
- Harris, K.K., Boerner, R.E.J., 1990. Effects of belowground grazing by collembola on growth, mycorrhizal infection, and P uptake of *Geranium robertianum*. *Plant Soil* 129, 203–210. <https://doi.org/10.1007/BF00032414>
- Hartig, F., Lohse, L., 2022. DHARMa: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models.
- Hasegawa, M., 2002. The response of collembolan community to the amount and composition of organic matter of a forest floor. *Pedobiologia* 46, 353–364. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00143>
- Herrando, S., Brotons, L., 2002. Forest bird diversity in Mediterranean areas affected by wildfires: a multi-scale approach. *Ecography* 25, 161–172. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250204.x>
- Herrick, J.E., Whitford, W.G., de Soyza, A.G., Van Zee, J.W., Havstad, K.M., Seybold, C.A., Walton, M., 2001. Field soil aggregate stability kit for soil quality and rangeland health evaluations. *CATENA* 44, 27–35. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(00\)00173-9](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(00)00173-9)
- Hildebrandt, A., Guillaumon, M., Lacorte, S., Tauler, R., Barceló, D., 2008. Impact of pesticides used in agriculture and vineyards to surface and groundwater quality (North Spain). *Water Res.* 42, 3315–3326. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2008.04.009>
- Hill, R.L., Meza-Montalvo, M., 1990. Long-Term Wheel Traffic Effects on Soil Physical Properties under Different Tillage Systems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 54, 865–870. <https://doi.org/10.2136/sssaj1990.03615995005400030042x>
- Holland, J.M., Douma, J.C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D.R.W., Smith, B.M., 2017. Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37, 31. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0434-x>
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. EFFECTS OF BIODIVERSITY ON ECOSYSTEM FUNCTIONING: A CONSENSUS OF CURRENT KNOWLEDGE. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hooper, D.U., Solan, M., Symstad, A., áz, S.D., Gessner, M.O., Buchmann, N., Degrange, V., Grime, P., Hulot, F., Mermillod-Blondin, F., Roy, J., Spehn, E., Peer, L. van, 2002. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning, in: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, p. 0. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198515708.003.0017>
- Hopkin, S.P., 2007. A Key to the Collembola (Springtails) of Britain and Ireland. FSC.
- Horn, R., Way, T., Rostek, J., 2003. Effect of repeated tractor wheeling on stress/strain properties and consequences on physical properties in structured arable soils. *Soil Tillage Res., Experiences with the Impact and Prevention of Subsoil Compaction in the European Union* 73, 101–106. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(03\)00103-X](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(03)00103-X)
- Hutchinson, T.C., Havas, M., 1980. Effect of acid precipitation on terrestrial ecosystems.
- Infographie - La viticulture française [WWW Document], 2024. . Ministère Agric. Souveraineté Aliment. For. URL <https://agriculture.gouv.fr/infographie-la-viticulture-francaise> (accessed 9.25.24).
- Ingels, C.A., Scow, K.M., Whisson, D.A., Drenovsky, R.E., 2005. Effects of Cover Crops on Grapevines, Yield, Juice Composition, Soil Microbial Ecology, and Gopher Activity. *Am. J. Enol. Vitic.* 56, 19–29. <https://doi.org/10.5344/ajev.2005.56.1.19>
- IPBES, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn, Germany.

- IPBES, 2017. biodiversity loss | IPBES secretariat [WWW Document]. URL <https://www.ipbes.net/glossary/biodiversity-loss> (accessed 10.28.24).
- Isabwe, Alain, Yao Haifeng, Zhang Shixiu, Jiang Yuji, Breed Martin F., and Sun Xin. 2022. "Spatial Assortment of Soil Organisms Supports the Size-Plasticity Hypothesis." *ISME Communications* 2: 102. 10.1038/s43705-022-00185-6
- Joimel, S., Chassain, J., Artru, M., Faburé, J., 2022. Collembola are Among the Most Pesticide-Sensitive Soil Fauna Groups: A Meta-Analysis. *Environ. Toxicol. Chem.* 41, 2333–2341. <https://doi.org/10.1002/etc.5428>
- Joimel, S., Schwartz, C., Bonfanti, J., Hedde, M., Krogh, P.H., Pérès, G., Pernin, C., Rakoto, A., Salmon, S., Santorufo, L., Cortet, J., 2021. Functional and Taxonomic Diversity of Collembola as Complementary Tools to Assess Land Use Effects on Soils Biodiversity. *Front. Ecol. Evol.* 9, 630919. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.630919>
- Joschko, M., Fox, C.A., Lentzsch, P., Kiesel, J., Hierold, W., Krück, S., Timmer, J., 2006. Spatial analysis of earthworm biodiversity at the regional scale. *Agric. Ecosyst. Environ.* 112, 367–380. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.08.026>
- Kardol, P., Reynolds, W.N., Norby, R.J., Classen, A.T., 2011. Climate change effects on soil microarthropod abundance and community structure. *Appl. Soil Ecol.* 47, 37–44. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.11.001>
- Karimi, B., Masson, V., Guillaud, C., Leroy, E., Pellegrinelli, S., Giboulot, E., Maron, P.-A., Ranjard, L., 2021. Ecotoxicity of copper input and accumulation for soil biodiversity in vineyards. *Environ. Chem. Lett.* 19, 2013–2030. <https://doi.org/10.1007/s10311-020-01155-x>
- Kassambara, A., 2023. rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests.
- Katayama, N., Bouam, I., Koshida, C., Baba, Y.G., 2019. Biodiversity and yield under different land-use types in orchard/vineyard landscapes: A meta-analysis. *Biol. Conserv.* 229, 125–133. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.11.020>
- Kay, B.D., VandenBygaart, A.J., 2002. Conservation tillage and depth stratification of porosity and soil organic matter. *Soil Tillage Res., Conservation Tillage and Stratification of Soil Properties* 66, 107–118. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(02\)00019-3](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(02)00019-3)
- Kazakou, E., Fried, G., Richarte, J., Gimenez, O., Violle, C., Metay, A., 2016. A plant trait-based response-and-effect framework to assess vineyard inter-row soil management. *Bot. Lett.* 163, 373–388. <https://doi.org/10.1080/23818107.2016.1232205>
- Komárek, M., Čadková, E., Chrastný, V., Bordas, F., Bollinger, J.-C., 2010. Contamination of vineyard soils with fungicides: A review of environmental and toxicological aspects. *Environ. Int.* 36, 138–151. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2009.10.005>
- Kouakou, A.K., Cortet, J., Kolo, Y., Brauman, A., 2022. Using Trait-Based Approaches to Assess the Response of Epedaphic Collembola to Organic Matter Management Practices: A Case Study in a Rubber Plantation in South-Eastern Côte d'Ivoire. *Insects* 13, 892. <https://doi.org/10.3390/insects13100892>
- Kuznetsova, N.A., 2003. New Approaches to the Assessment of Structural Organization of Communities in Springtails (Hexapoda: Collembola). *Russ. J. Ecol.* 34. <https://doi.org/10.1023/A:1024593731186>
- Kuzyakov, Y., Friedel, J.K., Stahr, K., 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biol.*
- Lagomarsino, A., Benedetti, A., Marinari, S., Pompili, L., Moscatelli, M.C., Roggero, P.P., Lai, R., Ledda, L., Grego, S., 2011. Soil organic C variability and microbial functions in a Mediterranean agro-forest ecosystem. *Biol. Fertil. Soils* 47, 283–291. <https://doi.org/10.1007/s00374-010-0530-4>
- Lagomarsino, A., Grego, S., Kandeler, E., 2012. Soil organic carbon distribution drives microbial activity and functional diversity in particle and aggregate-size fractions. *Pedobiologia* 55, 101–110. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2011.12.002>
- Lagomarsino, A., Moscatelli, M.C., Di Tizio, A., Mancinelli, R., Grego, S., Marinari, S., 2009. Soil biochemical indicators as a tool to assess the short-term impact of agricultural management

- on changes in organic C in a Mediterranean environment. *Ecol. Indic.* 9, 518–527. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.07.003>
- Lancaster, S.H., Haney, R.L., Senseman, S.A., Hons, F.M., Chandler, J.M., 2006. Soil Microbial Activity Is Affected by Roundup WeatherMax and Pesticides Applied to Cotton (*Gossypium hirsutum*). *J. Agric. Food Chem.* 54, 7221–7226. <https://doi.org/10.1021/jf061673p>
- Larsen, A.E., Gaines, S.D., Deschênes, O., 2015. Spatiotemporal variation in the relationship between landscape simplification and insecticide use. *Ecol. Appl.* 25, 1976–1983. <https://doi.org/10.1890/14-1283.1>
- Lauber, C.L., Hamady, M., Knight, R., Fierer, N., 2009. Pyrosequencing-Based Assessment of Soil pH as a Predictor of Soil Bacterial Community Structure at the Continental Scale. *Appl. Environ. Microbiol.* 75, 5111–5120. <https://doi.org/10.1128/AEM.00335-09>
- Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P., Rossi, J.-P., 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *Eur. J. Soil Biol.* 42, S3–S15. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002>
- Le living lab, 2024. . Site Atelier BACCHUS. URL <https://www.siteatelier-bacchus.com/living-lab/> (accessed 10.3.24).
- Legendre, P., 2019. A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space–time surveys. *Ecol. Evol.* 9, 3500–3514. <https://doi.org/DOI:10.1002/ece3.4984>
- Lehman, R.M., Colwell, F.S., Ringelberg, D.B., White, D.C., 1995. Combined microbial community-level analyses for quality assurance of terrestrial subsurface cores. *J. Microbiol. Methods* 22, 263–281. [https://doi.org/10.1016/0167-7012\(95\)00012-A](https://doi.org/10.1016/0167-7012(95)00012-A)
- Lehmann, A., Zheng, W., Rillig, M.C., 2017. Soil biota contributions to soil aggregation. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1828–1835. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0344-y>
- Lehmann, A., Zheng, W., Ryo, M., Soutschek, K., Roy, J., Rongstock, R., Maaß, S., Rillig, M.C., 2020. Fungal Traits Important for Soil Aggregation. *Front. Microbiol.* 10, 2904. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02904>
- Lejon, D.P.H., Martins, J.M.F., Lévêque, J., Spadini, L., Pascault, N., Landry, D., Milloux, M.-J., Nowak, V., Chaussod, R., Ranjard, L., 2008. Copper Dynamics and Impact on Microbial Communities in Soils of Variable Organic Status. *Environ. Sci. Technol.* 42, 2819–2825. <https://doi.org/10.1021/es071652r>
- Lenoir, T., 2011. Mécanismes de rétention du cuivre dans les sols : évaluation statistique des approches macroscopiques et spectroscopiques (phdthesis). Université de Grenoble.
- Leonard, R.A., 1990. Movement of Pesticides into Surface Waters, in: *Pesticides in the Soil Environment: Processes, Impacts and Modeling*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 303–349. <https://doi.org/10.2136/sssabookser2.c9>
- Lepeltier, P., 2022. Mille vignes: Penser le vin de demain, Illustrated édition. ed. Hachette Pratique, Vanves.
- Likar, M., Stres, B., Rusjan, D., Potisek, M., Regvar, M., 2017. Ecological and conventional viticulture gives rise to distinct fungal and bacterial microbial communities in vineyard soils. *Appl. Soil Ecol.* 113, 86–95. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.02.007>
- Lindahl, B.D., Ihrmark, K., Boberg, J., Trumbore, S.E., Högberg, P., Stenlid, J., Finlay, R.D., 2007. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytol.* 173, 611–620. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01936.x>
- Liu, Q., Wang, S., Li, K., Qiao, J., Guo, Y., Liu, Z., Guo, X., 2021. Responses of soil bacterial and fungal communities to the long-term monoculture of grapevine. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 105, 7035–7050. <https://doi.org/10.1007/s00253-021-11542-1>
- Liu, Y., Fan, X., Zhang, T., Sui, X., Song, F., 2021. Effects of atrazine application on soil aggregates, soil organic carbon and glomalin-related soil protein. *Plant Soil Environ.* 67, 173–181. <https://doi.org/10.17221/594/2020-PSE>
- Lo, C.-C., 2010. Effect of pesticides on soil microbial community. *J. Environ. Sci. Health Part B* 45, 348–359. <https://doi.org/10.1080/03601231003799804>

- López-Piñeiro, A., Muñoz, A., Zamora, E., Ramírez, M., 2013. Influence of the management regime and phenological state of the vines on the physicochemical properties and the seasonal fluctuations of the microorganisms in a vineyard soil under semi-arid conditions. *Soil Tillage Res.* 126, 119–126. <https://doi.org/10.1016/j.still.2012.09.007>
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A., 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294, 804–808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Lori, M., Symnaczik, S., Mäder, P., De Deyn, G., Gattinger, A., 2017. Organic farming enhances soil microbial abundance and activity—A meta-analysis and meta-regression. *PLOS ONE* 12, e0180442. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180442>
- Losey, J.E., Vaughan, M., 2006. The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *BioScience* 56, 311. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[311:tevoes\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[311:tevoes]2.0.co;2)
- Macary, F., 2023. Pesticides en viticulture. éditions Quae. <https://doi.org/10.35690/978-2-7592-3601-5>
- Madej, G., Barczyk, G., Gdawiec, M., 2011. Evaluation of Soil Biological Quality Index (QBS-ar): Its Sensitivity and Usefulness in the Post-Mining Chronosequence – Preliminary Research. *Pol J Env. Stud* 20, 1367–1372.
- Maderthaner, M., Weber, M., Takács, E., Mörtl, M., Leisch, F., Römbke, J., Querner, P., Walcher, R., Gruber, E., Székács, A., Zaller, J.G., 2020. Commercial glyphosate-based herbicides effects on springtails (Collembola) differ from those of their respective active ingredients and vary with soil organic matter content. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 27, 17280–17289. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-08213-5>
- Magurran, A.E., Dornelas, M., Moyes, F., Henderson, P.A., 2019. Temporal  $\beta$  diversity—A macroecological perspective. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 28, 1949–1960. <https://doi.org/10.1111/geb.13026>
- Manjarres-López, D.P., Andrades, M.S., Sánchez-González, S., Rodríguez-Cruz, M.S., Sánchez-Martín, M.J., Herrero-Hernández, E., 2021. Assessment of pesticide residues in waters and soils of a vineyard region and its temporal evolution. *Environ. Pollut.* 284, 117463. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117463>
- Martins da Silva, P., Carvalho, F., Dirilgen, T., Stone, D., Creamer, R., Bolger, T., Sousa, J.P., 2016. Traits of collembolan life-form indicate land use types and soil properties across an European transect. *Appl. Soil Ecol., Soil biodiversity and ecosystem functions across Europe: A transect covering variations in bio-geographical zones, land use and soil properties* 97, 69–77. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.07.018>
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., Swift, M.J., 1997. Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science* 277, 504–509. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.504>
- Maxwell, T.L., Augusto, L., Bon, L., Courbineau, A., Altinalmazis-Kondylis, A., Milin, S., Bakker, M.R., Jactel, H., Fanin, N., 2020. Effect of a tree mixture and water availability on soil nutrients and extracellular enzyme activities along the soil profile in an experimental forest. *Soil Biol. Biochem.* 148, 107864. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107864>
- McDaniel, M.D., Tiemann, L.K., Grandy, A.S., 2014. Does agricultural crop diversity enhance soil microbial biomass and organic matter dynamics? A meta-analysis. *Ecol. Appl.* 24, 560–570. <https://doi.org/10.1890/13-0616.1>
- Melero, S., Panettieri, M., Madejón, E., Macpherson, H.G., Moreno, F., Murillo, J.M., 2011. Implementation of chiselling and mouldboard ploughing in soil after 8 years of no-till management in SW, Spain: Effect on soil quality. *Soil Tillage Res.* 112, 107–113. <https://doi.org/10.1016/j.still.2010.12.001>
- Miguéns, T., Leirós, M.C., Gil-Sotres, F., Trasar-Cepeda, C., 2007. Biochemical properties of vineyard soils in Galicia, Spain. *Sci. Total Environ., Spanish Research on Soil Damage* 378, 218–222. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2007.01.050>

- Ministère de l'agriculture et de la souveraineté alimentaire, 2023. Indicateur de Fréquence de Traitements phytosanitaires (IFT). Guide méthodologique version 4 [WWW Document]. Ministère Agric. Souveraineté Aliment. URL <https://agriculture.gouv.fr/indicateur-de-frequence-de-traitements-phytosanitaires-ift> (accessed 9.18.24).
- Miyazawa, K., Tsuji, H., Yamagata, M., Nakano, H., Nakamoto, T., 2002. The Effects of Cropping Systems and Fallow Managements on Microarthropod Populations. *Plant Prod. Sci.* 5, 257–265. <https://doi.org/10.1626/pps.5.257>
- Morillo, E., Undabeytia, T., Maqueda, C., Ramos, A., 2000. Glyphosate adsorption on soils of different characteristics.: Influence of copper addition. *Chemosphere* 40, 103–107. [https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(99\)00255-6](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(99)00255-6)
- Moscatelli, M.C., Secondi, L., Marabottini, R., Papp, R., Stazi, S.R., Mania, E., Marinari, S., 2018. Assessment of soil microbial functional diversity: land use and soil properties affect CLPP-MicroResp and enzymes responses. *Pedobiologia* 66, 36–42. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2018.01.001>
- Möth, S., Khalil, S., Rizzoli, R., Steiner, M., Forneck, A., Bacher, S., Griesser, M., Querner, P., Winter, S., 2023a. Inter-Row Management and Clay Content Influence Acari and Collembola Abundances in Vineyards. *Horticulturae* 9, 1249. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9121249>
- Möth, S., Richart-Cervera, S., Comsa, M., Herrera, R.A., Hoffmann, C., Kolb, S., Popescu, D., Reiff, J.M., Rusch, A., Tolle, P., Walzer, A., Winter, S., 2023b. Local management and landscape composition affect predatory mites in European wine-growing regions. *Agric. Ecosyst. Environ.* 344, 108292. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108292>
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules: Functional diversity measures. *Funct. Ecol.* 24, 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Muneret, L., Auriol, A., Bonnard, O., Richart-Cervera, S., Thiéry, D., Rusch, A., 2019. Organic farming expansion drives natural enemy abundance but not diversity in vineyard-dominated landscapes. *Ecol. Evol.* 9, 13532–13542. <https://doi.org/10.1002/ece3.5810>
- Muñoz-Leoz, B., Garbisu, C., Antigüedad, I., Ruiz-Romera, E., 2012. Fertilization can modify the non-target effects of pesticides on soil microbial communities. *Soil Biol. Biochem.* 48, 125–134. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.01.021>
- Naeem, S., 2002. Ecosystem Consequences of Biodiversity Loss: The Evolution of a Paradigm. *Ecology* 83, 1537–1552.
- Navarro, S., Vela, N., Navarro, G., 2007. Review. An overview on the environmental behaviour of pesticide residues in soils. *Span. J. Agric. Res.* 5, 357–375. <https://doi.org/10.5424/sjar/2007053-5344>
- Naylor, R.L., 1996. ENERGY AND RESOURCE CONSTRAINTS ON INTENSIVE AGRICULTURAL PRODUCTION. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 21, 99–123. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.21.1.99>
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M.J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M.L.K., Alhousseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D.L.P., Martin, C.D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., Mace, G.M., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Nguyen, D.B., Rose, M.T., Rose, T.J., Morris, S.G., van Zwieten, L., 2016. Impact of glyphosate on soil microbial biomass and respiration: A meta-analysis. *Soil Biol. Biochem.* 92, 50–57. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.09.014>

- Nicholls, C.I., Altieri, M.A., Ponti, L., 2008. Enhancing plant diversity for improved insect pest management in northern California organic vineyards. *Acta Hort.* 263–278. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2008.785.32>
- Nilsson, S., Franzén, M., Jönsson, E., 2008. Long-term land-use changes and extinction of specialised butterflies. *Insect Conserv. Divers.* 1, 197–207. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2008.00027.x>
- notre-environnement.gouv, 2024. Limites planétaires [WWW Document]. Notre-Environ. URL <https://www.notre-environnement.gouv.fr/> (accessed 10.15.24).
- Novara, A., Catania, V., Tolone, M., Gristina, L., Laudicina, V.A., Quatrini, P., 2020. Cover Crop Impact on Soil Organic Carbon, Nitrogen Dynamics and Microbial Diversity in a Mediterranean Semiarid Vineyard. *Sustainability* 12, 3256. <https://doi.org/10.3390/su12083256>
- Novara, A., Cerda, A., Barone, E., Gristina, L., 2021. Cover crop management and water conservation in vineyard and olive orchards. *Soil Tillage Res.* 208, 104896. <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104896>
- Observatoire de la production bio nationale, 2024. . Agence Bio. URL <https://www.agencebio.org/observatoire-de-la-production-bio-nationale/> (accessed 9.25.24).
- OFB, 2024. Les menaces sur la biodiversité [WWW Document]. URL <https://www.ofb.gouv.fr/les-menaces-sur-la-biodiversite> (accessed 10.15.24).
- OIV, 2021. Focus OIV: Le vignoble biologique mondial. Organisation Internationale de la Vigne et du Vin.
- Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O’Hara, R.B., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M.D., Durand, S., Evangelista, H.B.A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M.O., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M.-H., Cunha, E.R., Smith, T., Stier, A., Braak, C.J.F.T., Weedon, J., 2024. *vegan: Community Ecology Package*.
- Okur, N., Altindişli, A., Çengel, M., Göçmez, S., Kayıkçıoğlu, H.H., 2009. Microbial biomass and enzyme activity in vineyard soils under organic and conventional farming systems. *Turk. J. Agric. For.* <https://doi.org/10.3906/tar-0806-23>
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Ortiz, D.C., Santos, M.A.B.D., Oliveira Filho, L.C.I.D., Pompeo, P.N., Niemeyer, J.C., Klauberg Filho, O., Baretta, C.R.D.M., Sampietro, J.A., Baretta, D., 2019. Diversity of springtails (Collembola) in agricultural and forest systems in Southern Santa Catarina. *Biota Neotropica* 19, e20180720. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2018-0720>
- Orwin, K.H., Wardle, D.A., Greenfield, L.G., 2006. Ecological consequences of carbon substrate identity and diversity in a laboratory study. *Ecology* 87, 580–593. <https://doi.org/10.1890/05-0383>
- Ostandie, N., Giffard, B., Bonnard, O., Joubard, B., Richart-Cervera, S., Thiéry, D., Rusch, A., 2021a. Multi-community effects of organic and conventional farming practices in vineyards. *Sci. Rep.* 11, 11979. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91095-5>
- Ostandie, N., Giffard, B., Tolle, P., Ugaglia, A.A., Thiéry, D., Rusch, A., 2022. Organic viticulture leads to lower trade-offs between agroecosystem goods but does not improve overall multifunctionality. *Agric. Syst.* 203, 103489. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2022.103489>
- Ostandie, N., Muneret, L., Giffard, B., Thiéry, D., Rusch, A., 2021b. The shape of the predator biomass distribution affects biological pest control services in agricultural landscapes. *Funct. Ecol.* 35, 193–204. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13684>
- Ouédraogo, F., Cornu, J.-Y., Janot, N., Nguyen, C., Sourzac, M., Parlanti, E., Denaix, L., 2022. Do DOM optical parameters improve the prediction of copper availability in vineyard soils? *Environ. Sci. Pollut. Res.* 29, 29268–29284. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-16361-5>

- PAC: campagne 2024, 2024. Notice de l'aide à la conversion à l'agriculture biologique (CAB) - hexagone Campagne 2024.
- Paiola, A., Assandri, G., Brambilla, M., Zottini, M., Pedrini, P., Nascimbene, J., 2020. Exploring the potential of vineyards for biodiversity conservation and delivery of biodiversity-mediated ecosystem services: A global-scale systematic review. *Sci. Total Environ.* 706, 135839. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135839>
- Palomo-Campesino, S., González, J.A., García-Llorente, M., 2018. Exploring the Connections between Agroecological Practices and Ecosystem Services: A Systematic Literature Review. *Sustainability* 10, 4339. <https://doi.org/10.3390/su10124339>
- Paradis, E., Schliep, K., 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35, 526–528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Parat, C., Chaussod, R., Lévêque, J., Dousset, S., Andreux, F., 2002. The relationship between copper accumulated in vineyard calcareous soils and soil organic matter and iron: Copper interactions in vineyard soils. *Eur. J. Soil Sci.* 53, 663–670. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2002.00478.x>
- Parisi, V., Menta, C., Gardi, C., Jacomini, C., 2003. EVALUATION OF SOIL QUALITY AND BIODIVERSITY IN ITALY: THE BIOLOGICAL QUALITY OF SOIL INDEX (QBS) APPROACH.
- Parisi, V., Menta, C., Gardi, C., Jacomini, C., Mozzanica, E., 2005. Microarthropod communities as a tool to assess soil quality and biodiversity: a new approach in Italy. *Agric. Ecosyst. Environ.* 105, 323–333. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.02.002>
- Pateiro-Moure, M., Pérez-Novo, C., Arias-Estévez, M., López-Periágo, E., Martínez-Carballo, E., Simal-Gándara, J., 2007. Influence of Copper on the Adsorption and Desorption of Paraquat, Diquat, and Difenzoquat in Vineyard Acid Soils. *J. Agric. Food Chem.* 55, 6219–6226. <https://doi.org/10.1021/jf071122e>
- Patinha, C., Durães, N., Dias, A.C., Pato, P., Fonseca, R., Janeiro, A., Barriga, F., Reis, A.P., Duarte, A., Ferreira da Silva, E., Sousa, A.J., Cachada, A., 2018. Long-term application of the organic and inorganic pesticides in vineyards: Environmental record of past use. *Appl. Geochem., SI: ISEG* 2016 88, 226–238. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2017.05.014>
- Peigné, J., Cannavacuolo, M., Gautronneau, Y., Aveline, A., Giteau, J.L., Cluzeau, D., 2009. Earthworm populations under different tillage systems in organic farming. *Soil Tillage Res.* 104, 207–214. <https://doi.org/10.1016/j.still.2009.02.011>
- Pekár, S., 2012. Spiders (Araneae) in the pesticide world: an ecotoxicological review. *Pest Manag. Sci.* 68, 1438–1446. <https://doi.org/10.1002/ps.3397>
- Pelosi, C., Barot, S., Capowiez, Y., Hedde, M., Vandenbulcke, F., 2014. Pesticides and earthworms. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 199–228. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0151-z>
- Peregrina, F., Pérez-Álvarez, E.P., Colina, M., García-Escudero, E., 2012. Cover crops and tillage influence soil organic matter and nitrogen availability in a semi-arid vineyard. *Arch. Agron. Soil Sci.* 58, SS95–SS102. <https://doi.org/10.1080/03650340.2011.648182>
- Perrings, C., 2010. Biodiversity, Ecosystem Services, and Climate Change. *Econ. Probl. Dep. Pap.*
- Petersen, H., 2002. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium. *Pedobiologia* 46, 246–260. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00131>
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Deharveng, L., Dubs, F., Joimel, S., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, M.-A., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., Hedde, M., 2014. Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic Appl. Ecol.* 15, 194–206. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.03.007>
- Pfingstmann, A., Paredes, D., Buchholz, J., Querner, P., Bauer, T., Strauss, P., Kratschmer, S., Winter, S., Zaller, J., 2019. Contrasting Effects of Tillage and Landscape Structure on Spiders and Springtails in Vineyards. *Sustainability* 11, 2095. <https://doi.org/10.3390/su11072095>
- Pierdet, M., 2020. Thèse: Evolution spatiale et temporelle de la mobilité des contaminants organiques et inorganiques dans des sols viticoles contrastés.

- Pingel, M., Reineke, A., Leyer, I., 2023. Disentangling the mixed effects of soil management on microbial diversity and soil functions: A case study in vineyards. *Sci. Rep.* 13, 3568. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-30338-z>
- Ponge, J.F., Gillet, S., Dubs, F., Fedoroff, E., Haese, L., Sousa, J.P., Lavelle, P., 2003. Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. *Soil Biol. Biochem.* 35, 813–826. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00108-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00108-1)
- Potapov, A.A., Semenina, E.E., Korotkevich, A.Yu., Kuznetsova, N.A., Tiunov, A.V., 2016. Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms. *Soil Biol. Biochem.* 101, 20–31. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.002>
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25, 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Probst, B., Schöler, C., Joergensen, R.G., 2008. Vineyard soils under organic and conventional management—microbial biomass and activity indices and their relation to soil chemical properties. *Biol. Fertil. Soils* 44, 443–450. <https://doi.org/10.1007/s00374-007-0225-7>
- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tschardtke, T., Wolters, V., 2005. Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 108, 165–174. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.01.005>
- Qian, P., Schoenau, J.J., 2002. Practical applications of ion exchange resins in agricultural and environmental soil research. *Can. J. Soil Sci.* 82, 9–21. <https://doi.org/10.4141/S00-091>
- Querner, P., Bruckner, A., Drapela, T., Moser, D., Zaller, J.G., Frank, T., 2013. Landscape and site effects on Collembola diversity and abundance in winter oilseed rape fields in eastern Austria. *Agric. Ecosyst. Environ.* 164, 145–154. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.09.016>
- Querner, P., Milasowszky, N., Zulka, K.P., Abensperg-Traun, M., Willner, W., Sauberer, N., Jakomini, C., Wrbka, T., Schmitzberger, I., Zechmeister, H.G., 2018. Habitat Structure, Quality and Landscape Predict Species Richness and Communities of Collembola in Dry Grasslands in Austria. *Insects* 9, 81. <https://doi.org/10.3390/insects9030081>
- Queyrel, W., 2014. Modélisation du devenir des pesticides dans les sols à partir d'un modèle agronomique : évaluation sur le long terme (Sciences agricoles). Université Pierre et Marie Curie - Paris VI.
- R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ranjard, L., Richaume, A., 2001. Quantitative and qualitative microscale distribution of bacteria in soil. *Res. Microbiol.* 152, 707–716. [https://doi.org/10.1016/S0923-2508\(01\)01251-7](https://doi.org/10.1016/S0923-2508(01)01251-7)
- Rebek, E.J., Hogg, D.B., Young, D.K., 2002. Effect of Four Cropping Systems on the Abundance and Diversity of Epedaphic Springtails (Hexapoda: Parainsecta: Collembola) in Southern Wisconsin. *Environ. Entomol.* 31, 37–46. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-31.1.37>
- Reeves, D.W., 1997. The role of soil organic matter in maintaining soil quality in continuous cropping systems. *Soil Tillage Res.* 43, 131–167. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(97\)00038-X](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(97)00038-X)
- Règlement (CEE) n° 2092/91 du Conseil, du 24 juin 1991, concernant le mode de production biologique de produits agricoles et sa présentation sur les produits agricoles et les denrées alimentaires, 1991. , OJ L.
- Reilly, K., Cavigelli, M., Szlavec, K., 2023. Agricultural management practices impact soil properties more than soil microarthropods. *Eur. J. Soil Biol.* 117, 103516. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2023.103516>
- Renaud, A., Poinot-Balaguer, N., Cortet, J., Le Petit, J., 2004. Influence of four soil maintenance practices on Collembola communities in a Mediterranean vineyard. *Pedobiologia* 48, 623–630. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.07.002>
- Roschewitz, I., Gabriel, D., Tschardtke, T., Thies, C., 2005. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming: Landscape complexity and weed species diversity. *J. Appl. Ecol.* 42, 873–882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01072.x>

- Rousk, J., Bååth, E., Brookes, P.C., Lauber, C.L., Lozupone, C., Caporaso, J.G., Knight, R., Fierer, N., 2010a. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *ISME J.* 4, 1340–1351. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.58>
- Rousk, J., Brookes, P.C., Bååth, E., 2010b. Investigating the mechanisms for the opposing pH relationships of fungal and bacterial growth in soil. *Soil Biol. Biochem.* 42, 926–934. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.02.009>
- Rundlöf, M., Bengtsson, J., Smith, H.G., 2008. Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance. *J. Appl. Ecol.* 45, 813–820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01448.x>
- Rundlöf, M., Edlund, M., Smith, H.G., 2010. Organic farming at local and landscape scales benefits plant diversity. *Ecography* 33, 514–522. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05938.x>
- Rundlöf, M., Smith, H.G., 2006. The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscape context: Organic farming, landscape and butterflies. *J. Appl. Ecol.* 43, 1121–1127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01233.x>
- Rusch, A., Beaumelle, L., Giffard, B., Alonso, A., 2021. Harnessing biodiversity and ecosystem services to safeguard multifunctional vineyard landscapes in a global change context. Elsevier, pp. 305–335. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2021.10.001>
- Rusch, A., Delbac, L., Muneret, L., Thiéry, D., 2015a. Organic farming and host density affect parasitism rates of tortricid moths in vineyards. *Agric. Ecosyst. Environ.* 214, 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.08.019>
- Rusch, A., Delbac, L., Muneret, L., Thiéry, D., 2015b. Organic farming and host density affect parasitism rates of tortricid moths in vineyards. *Agric. Ecosyst. Environ.* 214, 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.08.019>
- Rusch, A., Delbac, L., Thiéry, D., 2017. Grape moth density in Bordeaux vineyards depends on local habitat management despite effects of landscape heterogeneity on their biological control. *J. Appl. Ecol.* 54, 1794–1803. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12858>
- Rusek, J., 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodivers. Conserv.* 7, 1207–1219. <https://doi.org/10.1023/A:1008887817883>
- Rusek, J., 1989. Ecology of Collembola. In 3rd International Seminar on Apterygota (R. Dallai ed.). Siena: Univ. Siena Press, pp. 271–281.
- Ruttan, V.W., 1999. The transition to agricultural sustainability. *Proc Natl Acad Sci USA* 96, 5960–5967.
- Sabatini, M.A., Innocenti, G., 2001. Effects of Collembola on plant-pathogenic fungus interactions in simple experimental systems. *Biol. Fertil. Soils* 33, 62–66. <https://doi.org/10.1007/s003740000290>
- Sáenz-Romo, M.G., Veas-Bernal, A., Martínez-García, H., Ibáñez-Pascual, S., Martínez-Villar, E., Campos-Herrera, R., Marco-Mancebón, V.S., Pérez-Moreno, I., 2019. Effects of Ground Cover Management on Insect Predators and Pests in a Mediterranean Vineyard. *Insects* 10, 421. <https://doi.org/10.3390/insects10120421>
- Saggar, S., Hedley, M.J., White, R.E., 1990. A simplified resin membrane technique for extracting phosphorus from soils. *Fertil. Res.* 24, 173–180. <https://doi.org/10.1007/BF01073586>
- Sala, O.E., Stuart Chapin, F., Iii, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287, 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Sanguankee, P.P., León, R.G., 2011. Weed management practices determine plant and arthropod diversity and seed predation in vineyards. *Weed Res.* 51, 404–412. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2011.00853.x>
- Sannino, F., Gianfreda, L., 2001. Pesticide influence on soil enzymatic activities. *Chemosphere* 417–425. [https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(01\)00045-5](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(01)00045-5)

- Santos, M.J.G., Ferreira, M.F.L., Cachada, A., Duarte, A.C., Sousa, J.P., 2012. Pesticide application to agricultural fields: effects on the reproduction and avoidance behaviour of *Folsomia candida* and *Eisenia andrei*. *Ecotoxicology* 21, 2113–2122. <https://doi.org/10.1007/s10646-012-0963-7>
- Sauvé, S., McBride, M.B., Hendershot, W.H., 1995. Ion-selective electrode measurements of copper(II) activity in contaminated soils. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 29, 373–379. <https://doi.org/10.1007/BF00212503>
- Sauvé, S., McBride, M.B., Norvell, W.A., Hendershot, W.H., 1997. Copper Solubility and Speciation of In Situ Contaminated Soils: Effects of Copper Level, pH and Organic Matter. *Water. Air. Soil Pollut.* 100, 133–149.
- Schaffers, A.P., Raemakers, I.P., Sýkora, K.V., Ter Braak, C.J.F., 2008. Arthropod assemblage are best predicted by plant species composition. *Ecology* 89, 782–794. <https://doi.org/10.1890/07-0361.1>
- Seufert, V., Ramankutty, N., Foley, J.A., 2012. Comparing the yields of organic and conventional agriculture. *Nature* 485, 229–232. <https://doi.org/10.1038/nature11069>
- Seufert, V., Ramankutty, N., Mayerhofer, T., 2017. What is this thing called organic? – How organic farming is codified in regulations. *Food Policy* 68, 10–20. <https://doi.org/10.1016/j.foodpol.2016.12.009>
- Sharpley, A.N., Syers, J.K., Springett, J.A., 1979. Effect of surface-casting earthworms on the transport of phosphorus and nitrogen in surface runoff from pasture. *Soil Biol. Biochem.* 11, 459–462. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(79\)90002-6](https://doi.org/10.1016/0038-0717(79)90002-6)
- Šimanský, V., Jonczak, J., Pikuła, D., Lukac, M., 2023. Grass sward cover improves soil organic carbon and nitrogen in a vineyard. *Soil Sci. Plant Nutr.* 69, 240–249. <https://doi.org/10.1080/00380768.2023.2208154>
- Simoni, S., Nannelli, R., Castagnoli, M., Goggioli, D., Moschini, V., Vazzana, C., Benedettelli, S., Migliorini, P., 2013. Abundance and biodiversity of soil arthropods in one conventional and two organic fields of maize in stockless arable systems. *REDIA XCVI*.
- Simonovici, M., 2019. Enquête Pratiques phytosanitaires en viticulture en 2016 (No. N°2019-2-Février 2019). *Agreste Les Dossiers*.
- Simonovici, M., 2016. Enquête Pratiques phytosanitaires en viticulture en 2016.
- Sinsabaugh, R.L., Lauber, C.L., Weintraub, M.N., Ahmed, B., Allison, S.D., Crenshaw, C., Contosta, A.R., Cusack, D., Frey, S., Gallo, M.E., Gartner, T.B., Hobbie, S.E., Holland, K., Keeler, B.L., Powers, J.S., Stursova, M., Takacs-Vesbach, C., Waldrop, M.P., Wallenstein, M.D., Zak, D.R., Zeglin, L.H., 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecol. Lett.* 11, 1252–1264. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01245.x>
- Soininen, J., Heino, J., Wang, J., 2018. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 96–109. <https://doi.org/10.1111/geb.12660>
- Sørensen, T.S., Holmstrup, M., 2005. A comparative analysis of the toxicity of eight common soil contaminants and their effects on drought tolerance in the collembolan *Folsomia candida*. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 60, 132–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2004.02.001>
- Sousa, J.P., Bolger, T., da Gama, M.M., Lukkari, T., Ponge, J.-F., Simón, C., Traser, G., Vanbergen, A.J., Brennan, A., Dubs, F., Ivtis, E., Keating, A., Stofer, S., Watt, A.D., 2006. Changes in Collembola richness and diversity along a gradient of land-use intensity: A pan European study. *Pedobiologia* 50, 147–156. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.10.005>
- Spurgeon, D.J., Hopkin, S.P., 1995. Extrapolation of the laboratory-based OECD earthworm toxicity test to metal-contaminated field sites. *Ecotoxicology* 4, 190–205. <https://doi.org/10.1007/BF00116481>
- Stebaeva, S.K., 1970. Life forms of springtails (Collembola). *Zool Zhurnal* 49(10), 1337–1455.
- Steenwerth, K., Belina, K.M., 2008. Cover crops enhance soil organic matter, carbon dynamics and microbiological function in a vineyard agroecosystem. *Appl. Soil Ecol.* 40, 359–369. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.06.006>

- Steenwerth, K.L., Pierce, D.L., Carlisle, E.A., Spencer, R.G.M., Smart, D.R., 2010. A Vineyard Agroecosystem: Disturbance and Precipitation Affect Soil Respiration under Mediterranean Conditions. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 74, 231–239. <https://doi.org/10.2136/sssaj2008.0346>
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., Tscharntke, T., 2002. Scale-Dependent Effects of Landscape Context on Three Pollinator Guilds. *Ecology* 83, 1421–1432. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1421:SDEOLC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1421:SDEOLC]2.0.CO;2)
- Syswerda, S.P., Corbin, A.T., Mokma, D.L., Kravchenko, A.N., Robertson, G.P., 2011. Agricultural Management and Soil Carbon Storage in Surface vs. Deep Layers. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 75, 92–101. <https://doi.org/10.2136/sssaj2009.0414>
- The IUCN Red List of Threatened Species [WWW Document], n.d. . IUCN Red List Threat. Species. URL <https://www.iucnredlist.org/en> (accessed 9.9.24).
- Theenoor, R., Ghosh, A., Venkatesan, R., 2024. Harmonising control: understanding the complex impact of pesticides on parasitoid wasps for enhanced pest management. *Curr. Opin. Insect Sci.* 65, 101236. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2024.101236>
- Thoumazeau, A., Bessou, C., Renevier, M.-S., Panklang, P., Puttaso, P., Peerawat, M., Heepngoen, P., Polwong, P., Koonklang, N., Sdoodee, S., Chantuma, P., Lawongsa, P., Nimkingrat, P., Thaler, P., Gay, F., Brauman, A., 2019a. Biofunctool®: a new framework to assess the impact of land management on soil quality. Part B: investigating the impact of land management of rubber plantations on soil quality with the Biofunctool® index. *Ecol. Indic.* 97, 429–437. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.10.028>
- Thoumazeau, A., Bessou, C., Renevier, M.-S., Trap, J., Marichal, R., Mareschal, L., Decaëns, T., Bottinelli, N., Jaillard, B., Chevallier, T., Suvannang, N., Sajjaphan, K., Thaler, P., Gay, F., Brauman, A., 2019b. Biofunctool®: a new framework to assess the impact of land management on soil quality. Part A: concept and validation of the set of indicators. *Ecol. Indic.* 97, 100–110. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.023>
- Thoumazeau, A., Bessou, C., Renevier, M.-S., Trap, J., Marichal, R., Mareschal, L., Decaëns, T., Bottinelli, N., Jaillard, B., Chevallier, T., Suvannang, N., Sajjaphan, K., Thaler, P., Gay, F., Brauman, A., 2019c. Biofunctool®: a new framework to assess the impact of land management on soil quality. Part A: concept and validation of the set of indicators. *Ecol. Indic.* 97, 100–110. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.023>
- Thoumazeau, A., Gay, F., Alonso, P., Suvannang, N., Phongjinda, A., Panklang, P., Chevallier, T., Bessou, C., Brauman, A., 2017. SituResp®: A time- and cost-effective method to assess basal soil respiration in the field. *Appl. Soil Ecol.* 121, 223–230. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.10.006>
- Tibi, A., Therond, O., 2017. Les services écosystémiques rendus par les écosystèmes: une contribution au programme EFSE. Synthèse du rapport d'étude. INRA.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671–677. <https://doi.org/10.1038/nature01014>
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D., Swackhamer, D., 2001. Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change. *Science* 292, 281–284.
- Tortosa, A., Giffard, B., Barbaro, L., Froidevaux, J.S.P., Ladet, S., Delhommel, J., Vialatte, A., 2023. Diverse agricultural landscapes increase bat activity and diversity: Implications for biological pest control. *Agric. Ecosyst. Environ.* 345, 108318. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108318>
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8, 857–874.
- Tuck, S.L., Winqvist, C., Mota, F., Ahnström, J., Turnbull, L.A., Bengtsson, J., 2014. Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 51, 746–755. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12219>

- Turner, M.G., 2005. Landscape Ecology: What Is the State of the Science? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36, 319–344. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152614>
- Vaidya, C., Cruz, M., Kuesel, R., Gonthier, D.J., Iverson, A., Ennis, K.K., Perfecto, I., 2017. Local and Landscape Constraints on Coffee Leafhopper (Hemiptera: Cicadellidae) Diversity. *J. Insect Sci.* 17. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iew127>
- van Gestel, C.A.M., Kruidenier, M., Berg, M.P., 2003. Suitability of wheat straw decomposition, cotton strip degradation and bait-lamina feeding tests to determine soil invertebrate activity. *Biol. Fertil. Soils* 37, 115–123. <https://doi.org/10.1007/s00374-002-0575-0>
- Van Hall, B.G., Sweeney, C., Bottoms, M., Van Gestel, C.A.M., 2023. Influence of soil organic matter content on the toxicity of pesticides to soil invertebrates: A review. *Integr. Environ. Assess. Manag.* 19, 1457–1472. <https://doi.org/10.1002/ieam.4770>
- Van Leeuwen, C., Sgubin, G., Bois, B., Ollat, N., Swingedouw, D., Zito, S., Gambetta, G.A., 2024. Climate change impacts and adaptations of wine production. *Nat. Rev. Earth Environ.* 5, 258–275. <https://doi.org/10.1038/s43017-024-00521-5>
- Vanbergen, A.J., Watt, A.D., Mitchell, R., Truscott, A.-M., Palmer, S.C.F., Ivits, E., Eggleton, P., Jones, T.H., Sousa, J.P., 2007. Scale-specific correlations between habitat heterogeneity and soil fauna diversity along a landscape structure gradient. *Oecologia* 153, 713–725. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0766-3>
- Vandewalle, M., De Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, P.A., Lavorel, S., Da Silva, P.M., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J.P., Sykes, M.T., Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodivers. Conserv.* 19, 2921–2947. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9798-9>
- Vázquez-Blanco, R., Arias-Estévez, M., Bååth, E., Fernández-Calviño, D., 2020. Comparison of Cu salts and commercial Cu based fungicides on toxicity towards microorganisms in soil. *Environ. Pollut.* 257, 113585. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113585>
- Veyret-Verner, G., 1965. L'accroissement de la population mondiale (1920-1960). Types d'accroissement naturel et essai d'interprétation. <https://doi.org/10.3406/rga.1965.3230>
- Vilkamaa, P., 1986. Effects of fertilization and pH on communities of Collembola in pine forest soil. *Ann Zool Fenn.* 23, 167–174.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Viti, C., Quaranta, D., De Philippis, R., Corti, G., Agnelli, A., Cuniglio, R., Giovannetti, L., 2008. Characterizing cultivable soil microbial communities from copper fungicide-amended olive orchard and vineyard soils. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 24, 309–318. <https://doi.org/10.1007/s11274-007-9472-x>
- von der Ohe, P.C., de Zwart, D., 2013. Toxic Units (TU) Indicators, in: Féraud, J.-F., Blaise, C. (Eds.), *Encyclopedia of Aquatic Ecotoxicology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1161–1170. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-5704-2\\_103](https://doi.org/10.1007/978-94-007-5704-2_103)
- Von Törne, E., 1990. Assessing feeding activities of soil-living animals I. Bait-lamina-tests. *Pedobiologia* 34, 89–101.
- Vršič, S., Breznik, M., Pulko, B., Rodrigo-Comino, J., 2021. Earthworm Abundance Changes Depending on Soil Management Practices in Slovenian Vineyards. *Agronomy* 11, 1241. <https://doi.org/10.3390/agronomy11061241>
- Wander, M.M., Bidart, M.G., Aref, S., 1998. Tillage Impacts on Depth Distribution of Total and Particulate Organic Matter in Three Illinois Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 62, 1704–1711. <https://doi.org/10.2136/sssaj1998.03615995006200060031x>

- Wang, Q.-Y., Zhou, D.-M., Cang, L., 2009. Microbial and enzyme properties of apple orchard soil as affected by long-term application of copper fungicide. *Soil Biol. Biochem.* 41, 1504–1509. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.04.010>
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H., Wall, D.H., 2004. Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science* 304, 1629–1633. <https://doi.org/10.1126/science.1094875>
- Weber, K.P., Legge, R.L., 2010. Community-level physiological profiling. *Methods Mol. Biol.* Clifton NJ 599, 263–281. [https://doi.org/10.1007/978-1-60761-439-5\\_16](https://doi.org/10.1007/978-1-60761-439-5_16)
- Winter, S., Bauer, T., Strauss, P., Kratschmer, S., Paredes, D., Popescu, D., Landa, B., Guzmán, G., Gómez, J.A., Guernion, M., Zaller, J.G., Batáry, P., 2018. Effects of vegetation management intensity on biodiversity and ecosystem services in vineyards: A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 55, 2484–2495. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13124>
- Wratten, S.D., Gillespie, M., Decourtye, A., Mader, E., Desneux, N., 2012. Pollinator habitat enhancement: Benefits to other ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* 159, 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.020>
- Yao, F., Yang, S., Wang, Z., Wang, Xue, Ye, J., Wang, Xugao, DeBruyn, J.M., Feng, X., Jiang, Y., Li, H., 2017. Microbial Taxa Distribution Is Associated with Ecological Trophic Cascades along an Elevation Gradient. *Front. Microbiol.* 8, 2071. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02071>
- Yekwayo, I., Pryke, J.S., Roets, F., Samways, M.J., 2017. Responses of ground living arthropods to landscape contrast and context in a forest-grassland mosaic. *Biodivers. Conserv.* 26, 631–651. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1262-z>
- Zanettin, G., Bullo, A., Pozzebon, A., Burgio, G., Duso, C., 2021. Influence of Vineyard Inter-Row Groundcover Vegetation Management on Arthropod Assemblages in the Vineyards of North-Eastern Italy. *Insects* 12, 349. <https://doi.org/10.3390/insects12040349>
- Zehetner, F., Djukic, I., Hofmann, R., Kühnen, L., Rampazzo-Todorovic, G., Gerzabek, M.H., Soja, G., 2015. Soil organic carbon and microbial communities respond to vineyard management. *Soil Use Manag.* 31, 528–533. <https://doi.org/10.1111/sum.12204>
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecol. Econ.* 64, 253–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.02.024>
- Zuber, S.M., Villamil, M.B., 2016. Meta-analysis approach to assess effect of tillage on microbial biomass and enzyme activities. *Soil Biol. Biochem.* 97, 176–187. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.03.011>

## ANNEXE

Annexe 1 : Les 17 services écosystémiques utilisés dans l'étude (Costanza et al., 1997).

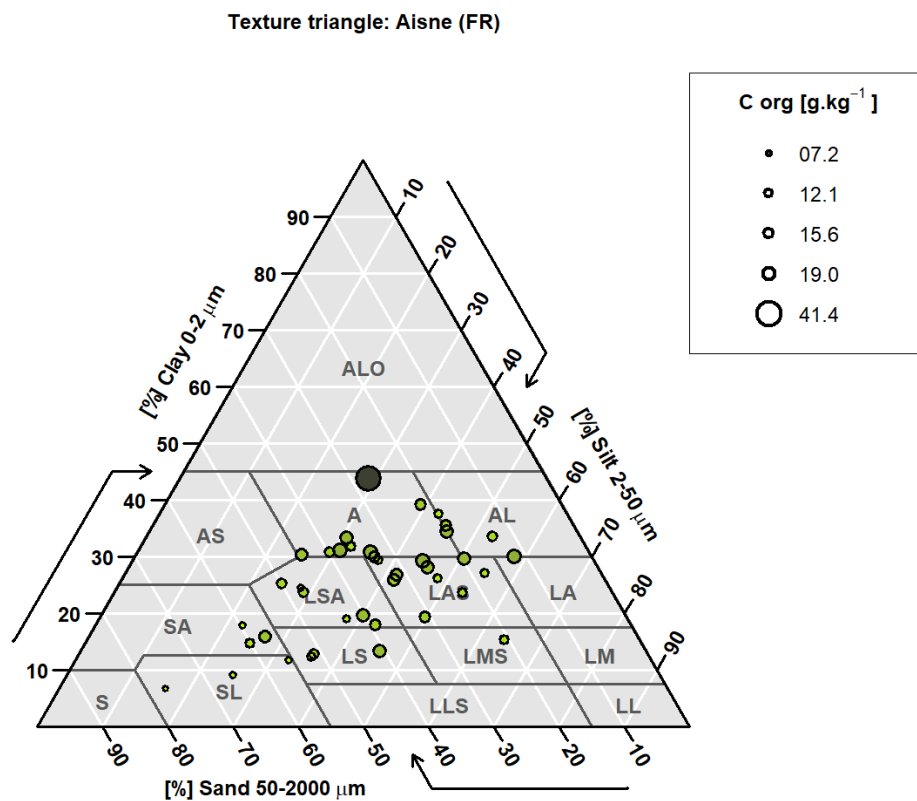
<b>Table 1 Ecosystem services and functions used in this study</b>			
Number	Ecosystem service*	Ecosystem functions	Examples
1	Gas regulation	Regulation of atmospheric chemical composition.	CO <sub>2</sub> /O <sub>2</sub> balance, O <sub>3</sub> for UVB protection, and SO <sub>x</sub> levels.
2	Climate regulation	Regulation of global temperature, precipitation, and other biologically mediated climatic processes at global or local levels.	Greenhouse gas regulation, DMS production affecting cloud formation.
3	Disturbance regulation	Capacitance, damping and integrity of ecosystem response to environmental fluctuations.	Storm protection, flood control, drought recovery and other aspects of habitat response to environmental variability mainly controlled by vegetation structure.
4	Water regulation	Regulation of hydrological flows.	Provisioning of water for agricultural (such as irrigation) or industrial (such as milling) processes or transportation.
5	Water supply	Storage and retention of water.	Provisioning of water by watersheds, reservoirs and aquifers.
6	Erosion control and sediment retention	Retention of soil within an ecosystem.	Prevention of loss of soil by wind, runoff, or other removal processes, storage of silt in lakes and wetlands.
7	Soil formation	Soil formation processes.	Weathering of rock and the accumulation of organic material.
8	Nutrient cycling	Storage, internal cycling, processing and acquisition of nutrients.	Nitrogen fixation, N, P and other elemental or nutrient cycles.
9	Waste treatment	Recovery of mobile nutrients and removal or breakdown of excess or xenic nutrients and compounds.	Waste treatment, pollution control, detoxification.
10	Pollination	Movement of floral gametes.	Provisioning of pollinators for the reproduction of plant populations.
11	Biological control	Trophic-dynamic regulations of populations.	Keystone predator control of prey species, reduction of herbivory by top predators.
12	Refugia	Habitat for resident and transient populations.	Nurseries, habitat for migratory species, regional habitats for locally harvested species, or overwintering grounds.
13	Food production	That portion of gross primary production extractable as food.	Production of fish, game, crops, nuts, fruits by hunting, gathering, subsistence farming or fishing.
14	Raw materials	That portion of gross primary production extractable as raw materials.	The production of lumber, fuel or fodder.
15	Genetic resources	Sources of unique biological materials and products.	Medicine, products for materials science, genes for resistance to plant pathogens and crop pests, ornamental species (pets and horticultural varieties of plants).
16	Recreation	Providing opportunities for recreational activities.	Eco-tourism, sport fishing, and other outdoor recreational activities.
17	Cultural	Providing opportunities for non-commercial uses.	Aesthetic, artistic, educational, spiritual, and/or scientific values of ecosystems.

\*We include ecosystem 'goods' along with ecosystem services.

Annexe 2 : Tableau des EMI-scores utilisés pour le calcul du QBS<sub>c</sub> (Parisi et al., 2001).

Characters	EMI score
<b>Size</b>	
big >3 mm	0
intermediate 2-3 mm	2
small < 2 mm	4
<b>Pigmentation</b>	
complex (e.g. <i>Orchesella</i> , <i>Seira</i> )	0
simple (e.g. <i>Isotomurus</i> , <i>Tomocerus</i> )	1
uniform (or limited to appendages, distally)	3
absent	6
<b>Fanera and other integument structures</b>	
great development of macro-chaetes &/or scales, presence of trichobotria	0
modest cover of fanera	1
topographic specialization and reduced number of chaetes, particular sensilla on antennas, Post Antennal Organ present, AD present (not all these characters may be present)	3
scarce chaetes, sensors and particular structures present in various body parts	6
<b>Anophtalmy</b>	
8+8 ommatidia	0
6+6 ommatidia	2
from 5+5 to 1+1	3
no ommatidia	6
<b>Antennas</b>	
antennas much longer than head diagonal	0
ca. same length	2
shorter antennas	3
much shorter (often with particular sensilla)	6
<b>Legs</b>	
well developed	0
intermediate	2
short	3
reduced or with lacking/reduced empodium, nail often without denticulation	6
<b>Furca</b>	
well developed	0
intermediate	2
short with reduced number of setae	3
lacking mucron &/or alterations in manubria and teeth forms	5
Loss of furca or its reduction to a rudiment	6

Annexe 3 : Triangle de texture de l'ensemble des parcelles du réseau Bacchus avec la concentration en carbone organique ( $\text{g.kg}^{-1}$ ) pour chacune.



## Supplementary Material – Chapitre 1

### Supplementary material

Table S1. Table of information of all soil vineyards. Vineyards of a same pair within the same landscape share the same number and are distinguished by « o » for organic and « c » for conventional management. The table presents information about the texture at the field scale ; OM and pH are at the inter-rows scale.

Vineyard	Texture (%)			OM (%)		pH	
	Clay	Silt	Sand	Grassy inter-row	Tilled inter-row	Grassy inter-row	Tilled inter-row
V1.o	22.60	55.66	19.73	2.80	2.46	6.65	6.83
V1.c	25.67	57.75	14.47	2.38	1.38	6.70	5.87
V2.o	24.11	51.00	22.18	2.72	2.39	6.11	6.27
V2.c	27.67	38.19	29.32	2.36	2.05	7.95	7.99
V3.o	25.12	36.55	34.87	3.83	3.03	7.50	7.92
V3.c	33.27	47.52	17.57	2.32	2.25	7.70	7.11
V4.o	23.00	49.68	24.62	2.88	2.88	6.46	6.44
V4.c	12.44	38.12	47.66	1.72	2.36	6.10	6.05
V5.o	29.56	58.57	9.67	2.15	2.46	8.07	7.98
V5.c	25.46	62.28	10.58	1.68	1.55	6.15	6.11
V6.o	21.26	35.58	41.08	1.61	1.43	5.80	6.37
V6.c	10.8	32.07	55.47	1.22	1.32	6.12	6.20
V7.o	24.26	32.46	10.89	5.43	3.44	7.93	8.05
V7.c	26.90	21.22	16.56	4.14	2.09	8.03	8.26
V8.o	17.36	35.13	39.08	3.94	3.60	7.77	7.82
V8.c	28.74	34.51	26.24	2.50	2.66	8.04	8.17
V9.o	17.93	42.13	38.26	1.43	1.37	6.17	6.41
V9.c	26.00	35.64	36.02	2.79	2.09	7.08	7.50

Table S2. Effect of vineyard management and inter-row management on organic matter content (OM), pH, Carbon (Cenz), Nitrogen (Nenz), and Phosphorus (Penz) potential enzymatic activities, total catabolic activity (SIRtot) and catabolic diversity (Shannon H'). Linear models were used to assess separately the respective effects of vineyard and inter-row-row managements and the table shows t-values and associated p-value for each model and variable. The number of degrees of freedom is the same for each model (df = 34).

		OM	pH	Cenz	Nenz	Penz	SIRtot	H'
Vineyard management (Organic compared to Conventional)	t-value	2.08	-0.11	0.80	0.86	-0.29	0.95	0.80
	p-value	0.04	0.91	0.43	0.39	0.78	0.35	0.43
Inter-row Management (Tilled compared to Grassy)	t-value	-1.30	0.20	-0.02	-0.37	-0.64	1.24	1.44
	p-value	0.20	0.84	0.99	0.72	0.53	0.22	0.16

Figure S1. Effect of organic compared to conventional management in vineyards on carbon potential enzymatic activities (Cenz). No significant effect of field management on these activities was found (n= 34).

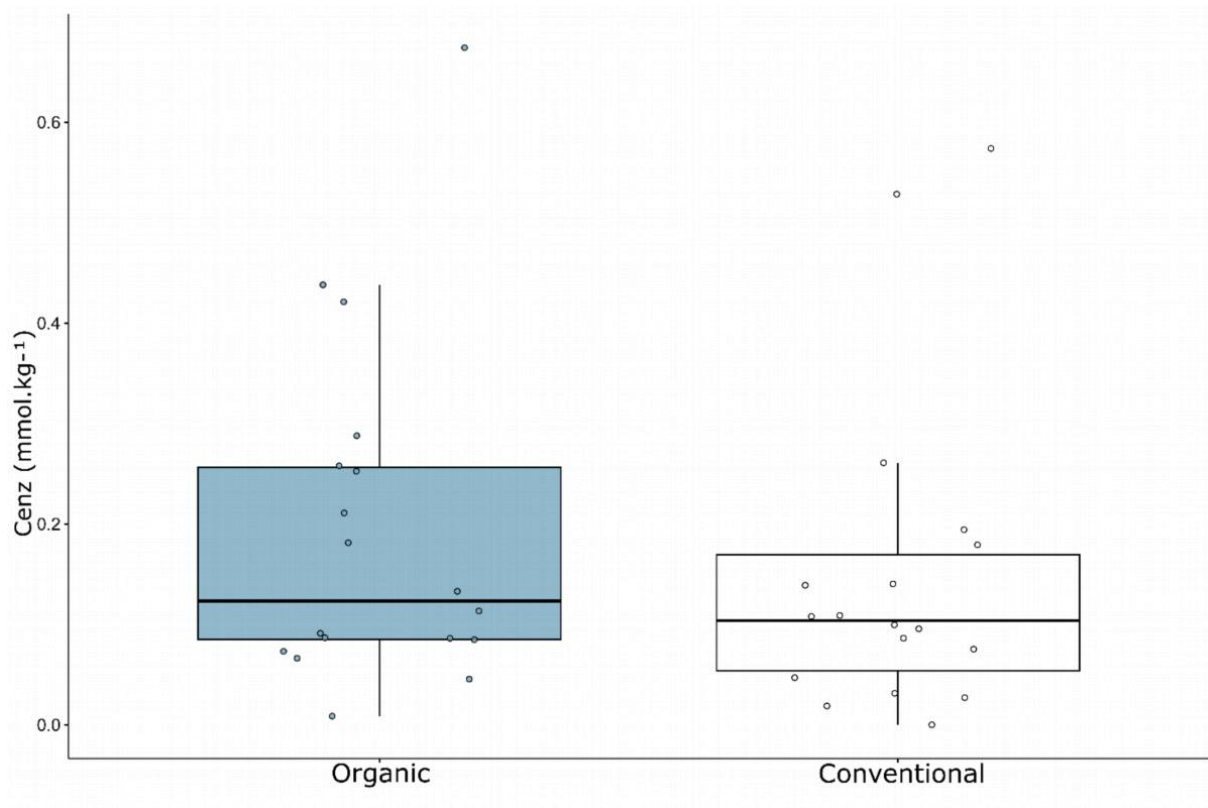


Figure S2. Effect of organic compared to conventional management in vineyards on nitrogen potential enzymatic activities (Nenz). No significant effect of field management on these activities was found (n= 34).

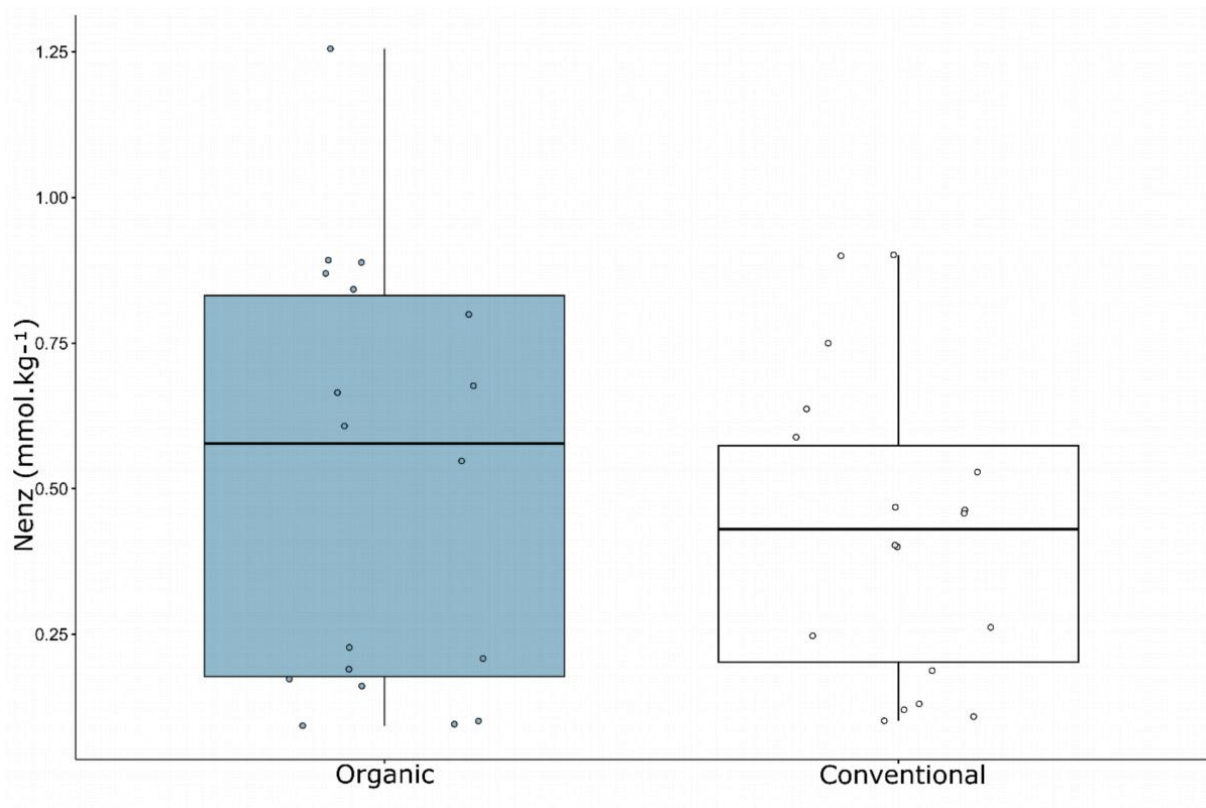


Figure S3. Effect of organic compared to conventional management in vineyards on phosphorus potential enzymatic activities (Penz). No significant effect of field management on these activities was found (n= 34).

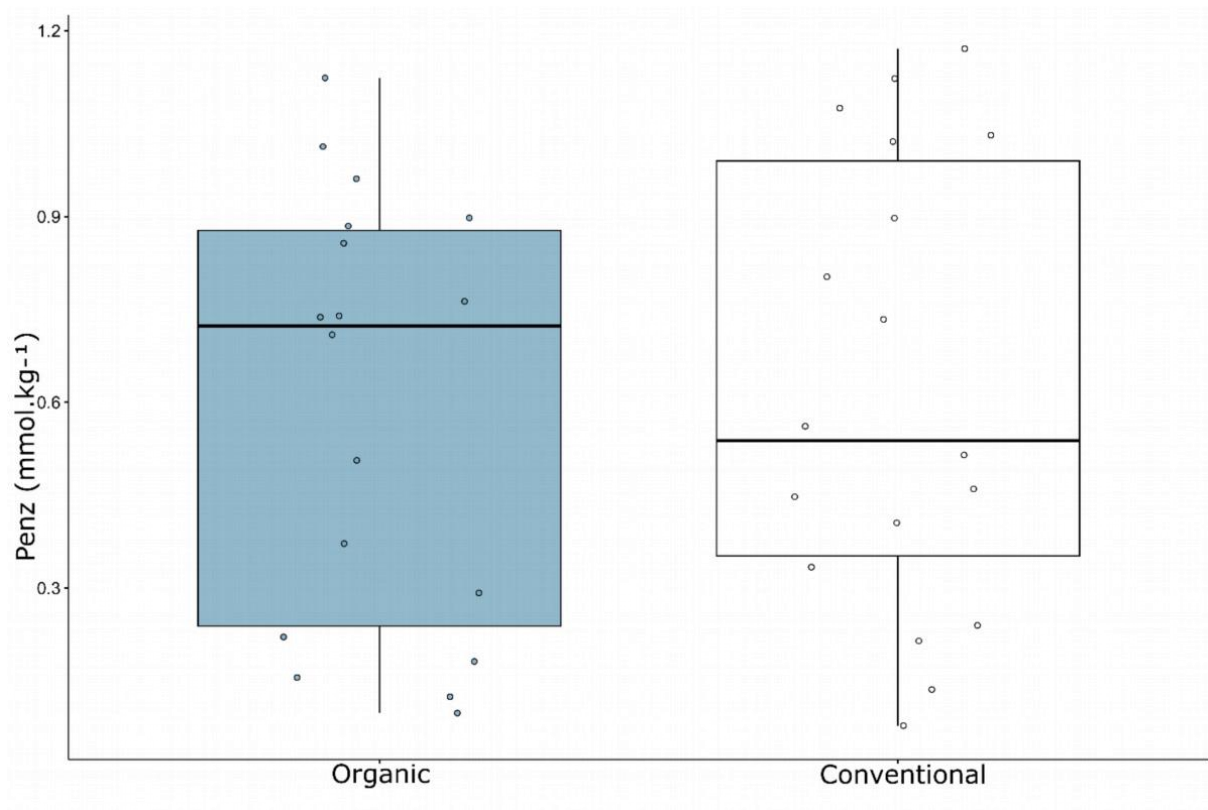


Figure S4. Effect of organic compared to conventional management in vineyards on total catabolic activities using substrate induced respiration (SIR<sub>tot</sub>). No significant effect of field management on these activities was found (n= 34).

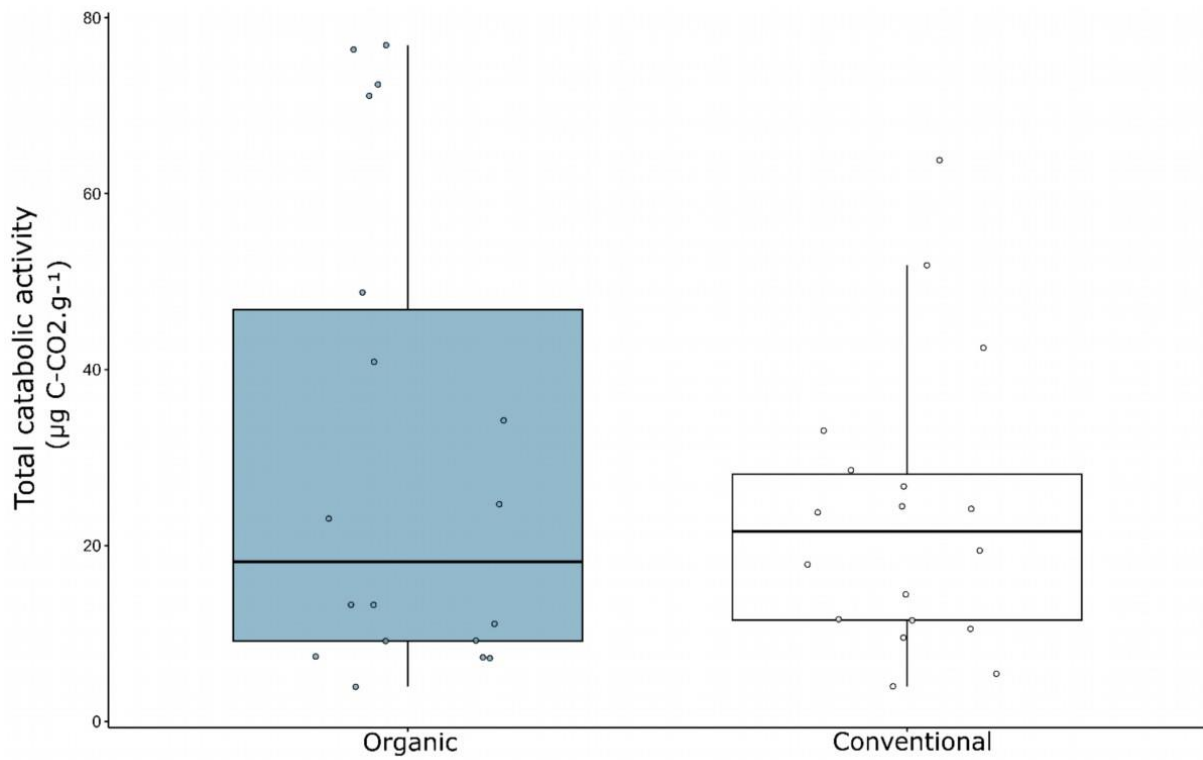


Figure S5. Effect of organic compared to conventional management in vineyards on the diversity of catabolic activities (Shannon diversity  $H'$ ). No significant effect of the diversity of catabolic activities was found ( $n= 34$ ).

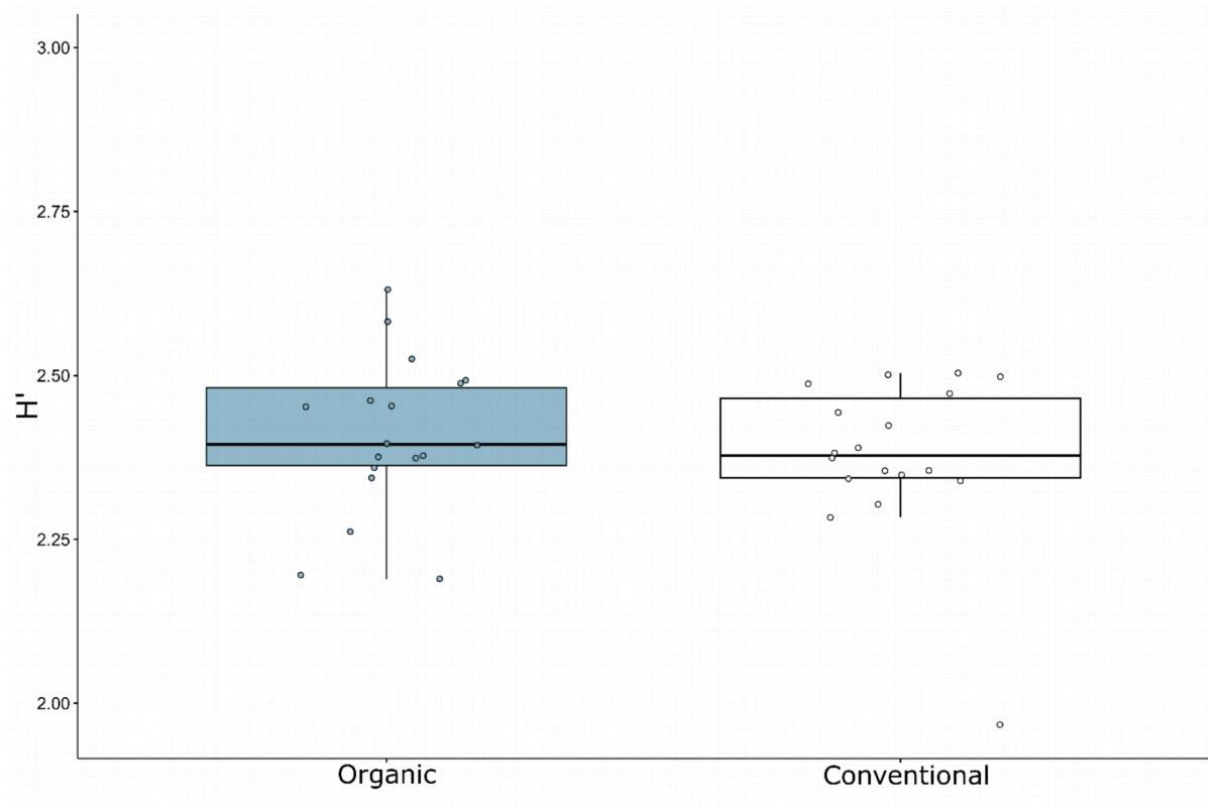


Figure S6. Differences in C potential enzymatic activities (Cenz) between grassy (green) and tilled inter-rows (brown). A facet wrap was applied to distinguish organic (full boxes) and conventional (empty boxes) managements. No significant differences on Cenz between grassy and tilled inter-rows were observed neither in organic management neither in conventional.

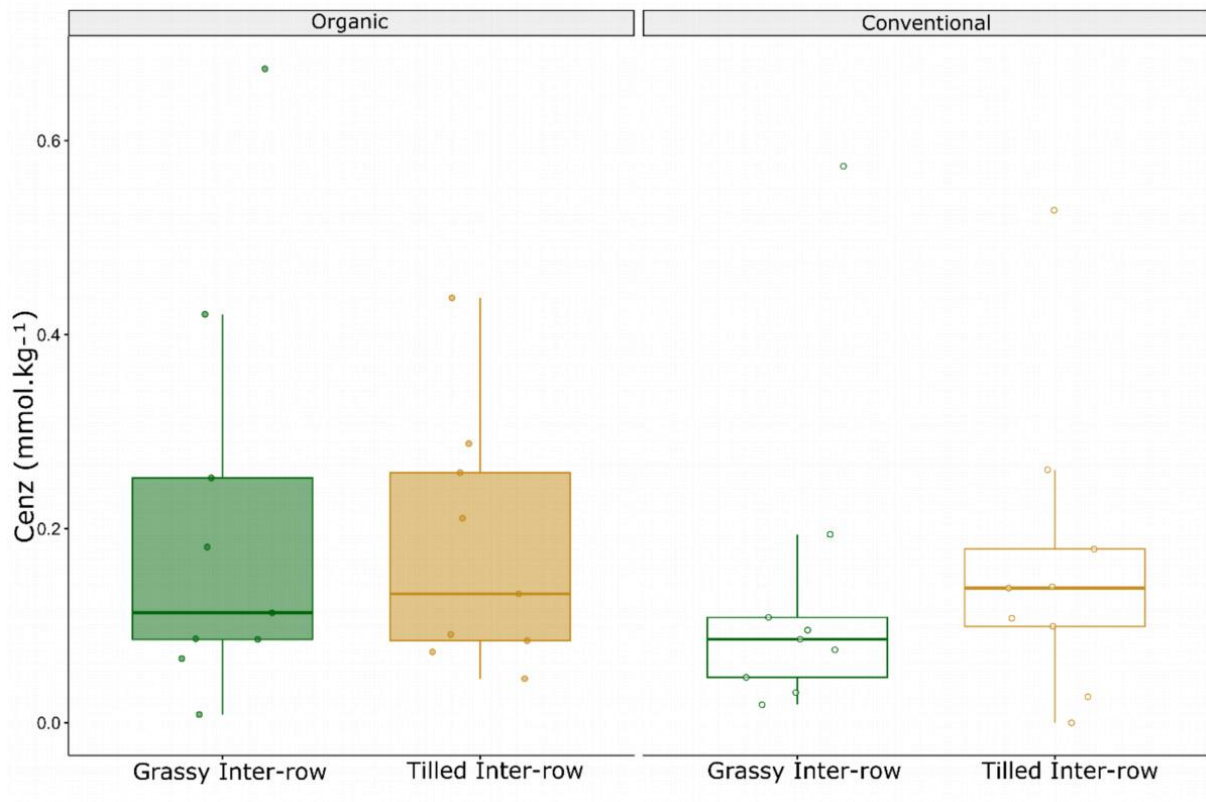


Figure S7. Differences in N potential enzymatic activities (Nenz) between grassy (green) and tilled inter-rows (brown). A facet wrap was applied to distinguish organic (full boxes) and conventional (empty boxes) managements. No significant differences on Nenz between grassy and tilled inter-rows were observed neither in organic management neither in conventional.

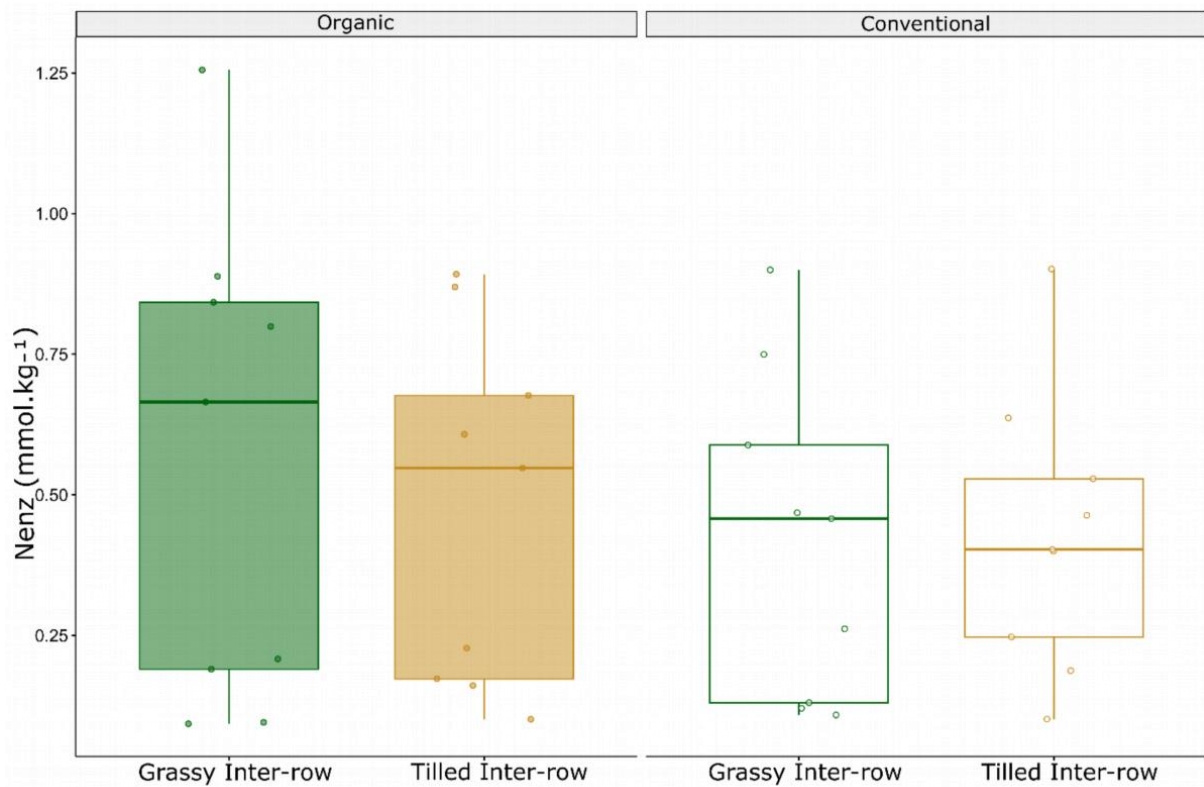


Figure S8. Differences in P potential enzymatic activities (Penz) between grassy (green) and tilled inter-rows (brown). A facet wrap was applied to distinguish organic (full boxes) and conventional (empty boxes) managements. No significant differences on Penz between grassy and tilled inter-rows were observed neither in organic management neither in conventional.

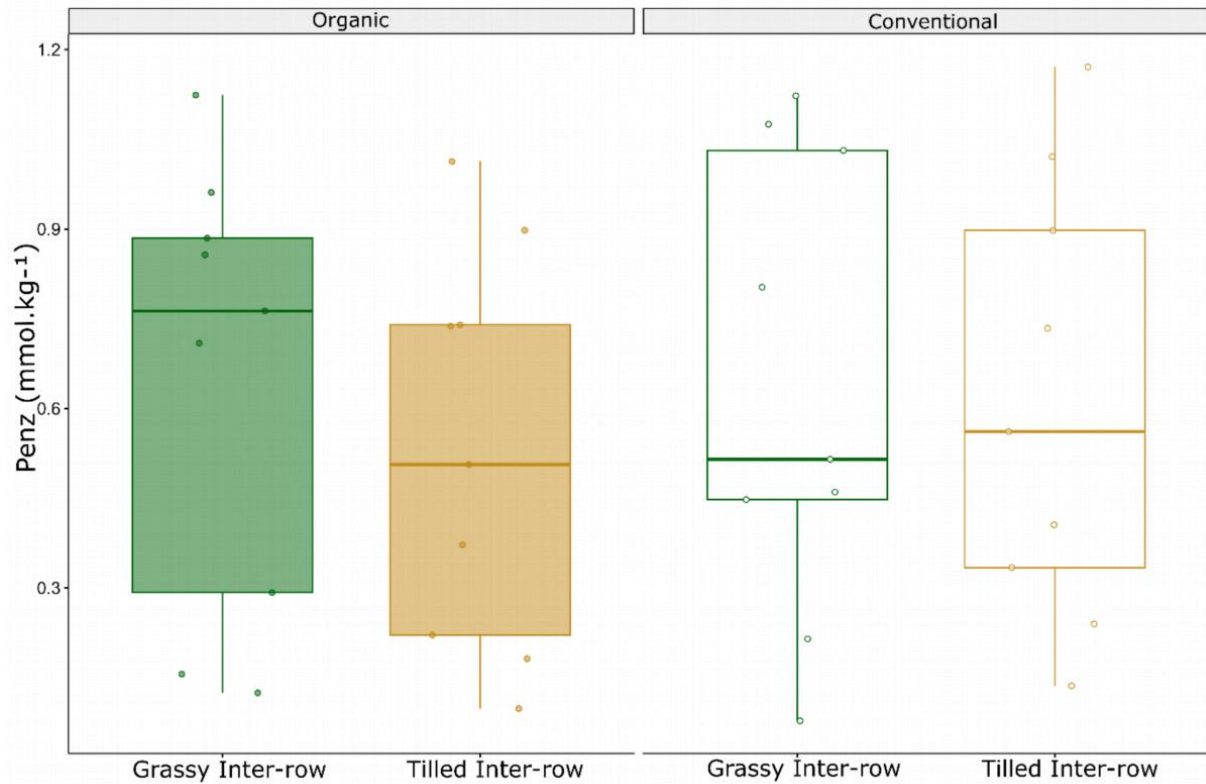
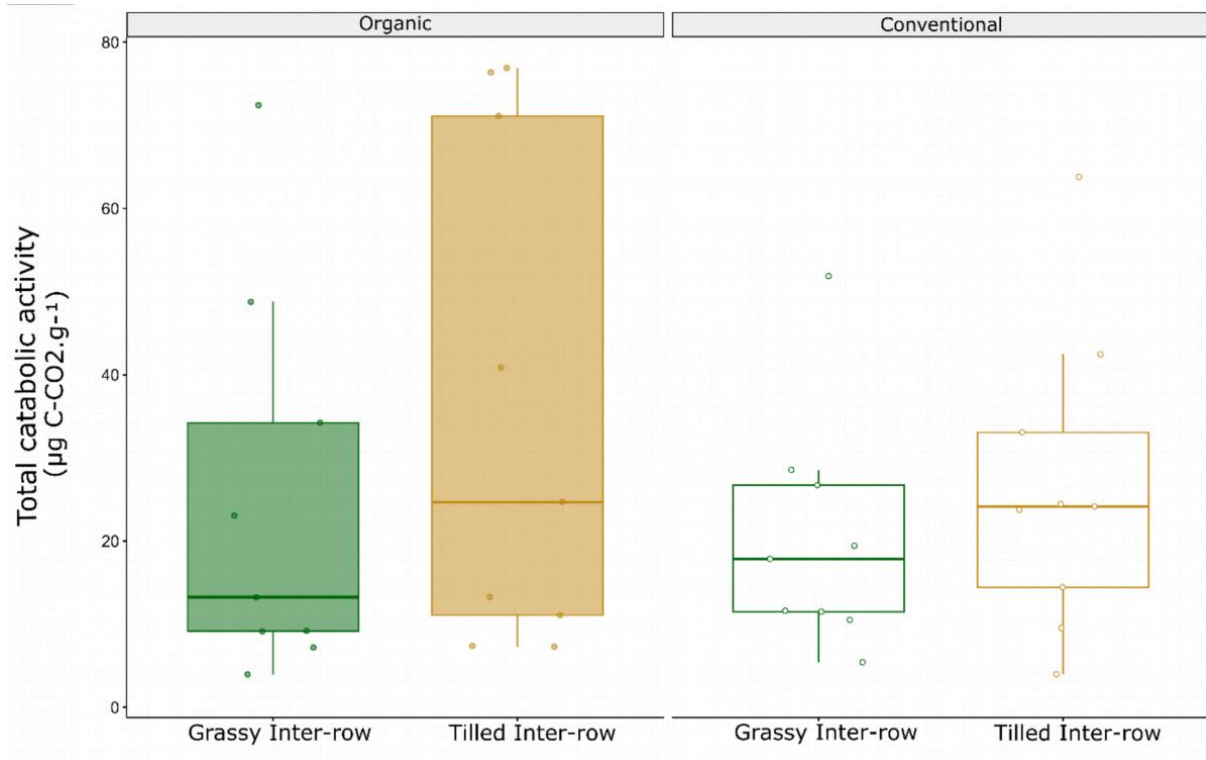


Figure S9. Differences in total catabolic activities (SIR<sub>tot</sub>) between grassy (green) and tilled inter-rows (brown). A facet wrap was applied to distinguish organic (full boxes) and conventional (empty boxes) managements. No significant differences on SIR<sub>tot</sub> between grassy and tilled inter-rows were observed neither in organic management neither in conventional.



**Supplementary Material – Chapitre 2**Table A.1 – Collected species and QBS values ( $\sum$  EMI-score), species with (\*) are species which were not used for the multivariate analysis at 10% threshold.

Springtails	Size	Pigment	Structure	Ocelli	Antennae	Legs	Furcula	$\sum$ EMI-score
<i>Arrhopalites pygmaeus</i> *	4	6	1	3	0	0	0	<b>14</b>
<i>Arrhopalites caecus</i> *	4	6	1	3	0	0	0	<b>14</b>
<i>Bourletiella hortensis</i> *	4	0	1	0	0	0	0	<b>5</b>
<i>Brachystomela parvula</i>	4	0	1	0	3	0	3	<b>11</b>
<i>Caprainea marginata</i> *	4	0	0	0	0	0	0	<b>4</b>
<i>Ceratophysella</i> sp.	4	0	1	0	3	0	3	<b>11</b>
<i>Ceratophysella denticulata</i> *	4	0	1	0	3	0	3	<b>11</b>
<i>Ceratophysella engadinensis</i> *	4	0	1	0	3	0	3	<b>11</b>
<i>Ceratophysella gibbosa</i> *	4	0	1	0	3	0	3	<b>11</b>
<i>Cryptopygus thermophilus</i>	4	0	0	0	2	0	0	<b>6</b>
<i>Cyphoderus albinus</i> *	4	6	6	6	0	0	0	<b>22</b>
<i>Cyphoderus bidenticulatus</i> *	4	6	6	6	0	0	0	<b>22</b>
<i>Desoria tigrina</i>	2	6	0	0	0	0	0	<b>8</b>
<i>Desoria violacea</i> *	2	0	0	0	0	0	0	<b>2</b>
<i>Deuterosminthurus pallipes</i> *	4	0	0	0	0	0	0	<b>4</b>
<i>Entomobrya</i> sp. *	2	0	0	0	0	0	0	<b>2</b>
<i>Entomobrya lanuginosa</i>	2	0	0	0	0	0	0	<b>2</b>
<i>Entomobrya multifasciata</i> *	2	1	0	0	0	0	0	<b>3</b>
<i>Folsomia fimitaria</i> *	4	6	1	6	2	0	0	<b>19</b>

<i>Folsomia angularis</i> *	4	6	3	6	3	2	3	<b>27</b>
<i>Folsomides parvulus</i>	4	6	3	3	3	3	3	<b>25</b>
<i>Friesea clavisetata</i>	4	0	0	0	2	2	2	<b>10</b>
<i>Friesea mirabilis</i> *	4	3	1	0	2	2	2	<b>14</b>
<i>Heterosminthurus insignis</i> *	4	6	1	0	0	0	0	<b>11</b>
<i>Hypogastrura</i> sp. *	4	0	3	0	2	2	2	<b>13</b>
<i>Isotoma</i> sp. *	0	1	0	0	0	0	0	<b>1</b>
<i>Isotoma antennalis</i> *	0	1	0	0	0	0	0	<b>1</b>
<i>Isotoma viridis</i>	0	3	0	0	0	0	0	<b>3</b>
<i>Isotomiella minor</i>	4	6	3	3	3	3	3	<b>25</b>
<i>Isotomodes</i> sp. *	4	6	3	6	2	3	2	<b>26</b>
<i>Isotomodes productus</i> *	4	6	3	6	2	3	2	<b>26</b>
<i>Isotomodes triesotus</i> *	4	6	3	6	2	3	2	<b>26</b>
<i>Isotomurus</i> sp.	2	1	0	0	0	0	0	<b>3</b>
<i>Isotomurus fucicolus</i> *	2	0	0	0	0	0	0	<b>2</b>
<i>Isotomurus palustris</i> *	2	1	0	0	0	0	0	<b>3</b>
<i>Lepidocyrtus</i> sp. *	4	3	0	0	0	0	0	<b>7</b>
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	4	0	0	0	0	0	0	<b>4</b>
<i>Lepidocyrtus curvivcolis</i> *	4	3	0	0	0	0	0	<b>7</b>
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	4	3	0	0	0	0	0	<b>7</b>
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	4	3	0	0	0	0	0	<b>7</b>
<i>Lepidocyrtus ruber</i> *	4	3	0	0	0	0	0	<b>7</b>
<i>Lepidocyrtus violaceus</i>	4	0	0	0	0	0	0	<b>4</b>
<i>Megalothorax incertus</i> *	4	6	1	6	3	0	0	<b>20</b>

<i>Megalothorax minimus</i> *	4	6	1	6	3	0	0	<b>20</b>
<i>Mesaphorura</i> sp.	4	6	3	6	3	3	6	<b>31</b>
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> *	4	6	3	6	3	3	6	<b>31</b>
<i>Mesaphorura sylvatica</i> *	4	6	3	6	3	3	6	<b>31</b>
<i>Mesaphorura yosii</i> *	4	6	3	6	3	3	6	<b>31</b>
<i>Neotullbergia tricuspis</i>	4	6	3	6	2	6	6	<b>33</b>
<i>Paratullbergia</i> sp. *	4	6	3	6	2	2	6	<b>29</b>
<i>Paratullbergia callipygos</i> *	4	6	3	6	2	2	6	<b>29</b>
<i>Paratullbergia macdougalli</i> *	4	6	3	6	2	2	6	<b>29</b>
<i>Parisotoma notabilis</i>	4	6	1	3	0	2	0	<b>16</b>
<i>Proisotoma</i> sp. *	4	3	1	0	2	2	2	<b>14</b>
<i>Proisotoma minuta</i>	4	3	1	0	2	2	2	<b>14</b>
<i>Pseudachorutes</i> sp. *	4	0	2	0	2	2	0	<b>10</b>
<i>Pseudachorutes boernerii</i> *	4	0	2	0	2	2	0	<b>10</b>
<i>Pseudisotoma sensibilis</i> *	4	0	0	0	0	0	0	<b>4</b>
<i>Pseudosinella</i> sp. *	2	6	1	6	0	0	0	<b>15</b>
<i>Pseudosinella alba</i>	4	6	1	3	0	0	0	<b>14</b>
<i>Pseudosinella decipiens</i> *	2	6	1	6	0	0	0	<b>15</b>
<i>Pseudosinella fallax</i> *	4	6	1	3	0	0	0	<b>14</b>
<i>Pseudosinella immaculata</i> *	2	6	1	6	0	0	0	<b>15</b>
<i>Pseudosinella sexoculata</i> *	4	6	1	3	0	0	0	<b>14</b>
<i>Seira domestica</i> *	2	6	0	0	0	0	0	<b>8</b>
<i>Schaefferia emucronata</i> *	4	6	1	3	2	0	5	<b>21</b>
<i>Sinella curviseta</i> *	4	6	1	3	0	0	0	<b>14</b>

---

<i>Sinella humicola</i> *	4	6	1	3	0	0	0	<b>14</b>
<i>Sminthurides</i> sp. *	4	1	0	0	0	0	0	<b>5</b>
<i>Sminthurides signatus</i> *	4	1	0	0	0	0	0	<b>5</b>
<i>Sminthurides malmgreni</i> *	4	1	0	0	0	0	0	<b>5</b>
<i>Sminthurides parvulus</i> *	4	0	0	0	0	0	0	<b>4</b>
<i>Sminthurinus concolor</i> *	4	0	0	0	0	0	0	<b>4</b>
<i>Sminthurinus elegans</i>	4	1	0	0	0	0	0	<b>5</b>
<i>Sminthurinus</i> sp. *	4	0	0	0	0	0	0	<b>4</b>
<i>Sminthurinus niger</i>	4	0	1	0	0	0	0	<b>5</b>
<i>Sminthurus viridis</i>	2	6	1	0	0	0	0	<b>9</b>
<i>Sphaeridia pumilis</i>	4	0	0	0	0	0	0	<b>4</b>
<i>Stenacidia violacea</i> *	4	0	0	0	0	0	0	<b>4</b>
<i>Tomocerus</i> sp. *	4	0	0	0	0	0	0	<b>4</b>
<i>Tomocerus minutus</i> *	4	0	0	0	0	0	0	<b>4</b>
<i>Vertagopus arboreus</i> *	4	0	1	0	0	0	0	<b>5</b>
<i>Xynella grisea</i> *	4	0	1	3	2	2	3	<b>15</b>

---

Fig. A.1 – Figure representing the abundance of all springtail species identified. The Y-axis represents both individuals identified at the species level and those identified at the genera level. The vertical blue line represents the 1% of total abundance, with 48 below this threshold

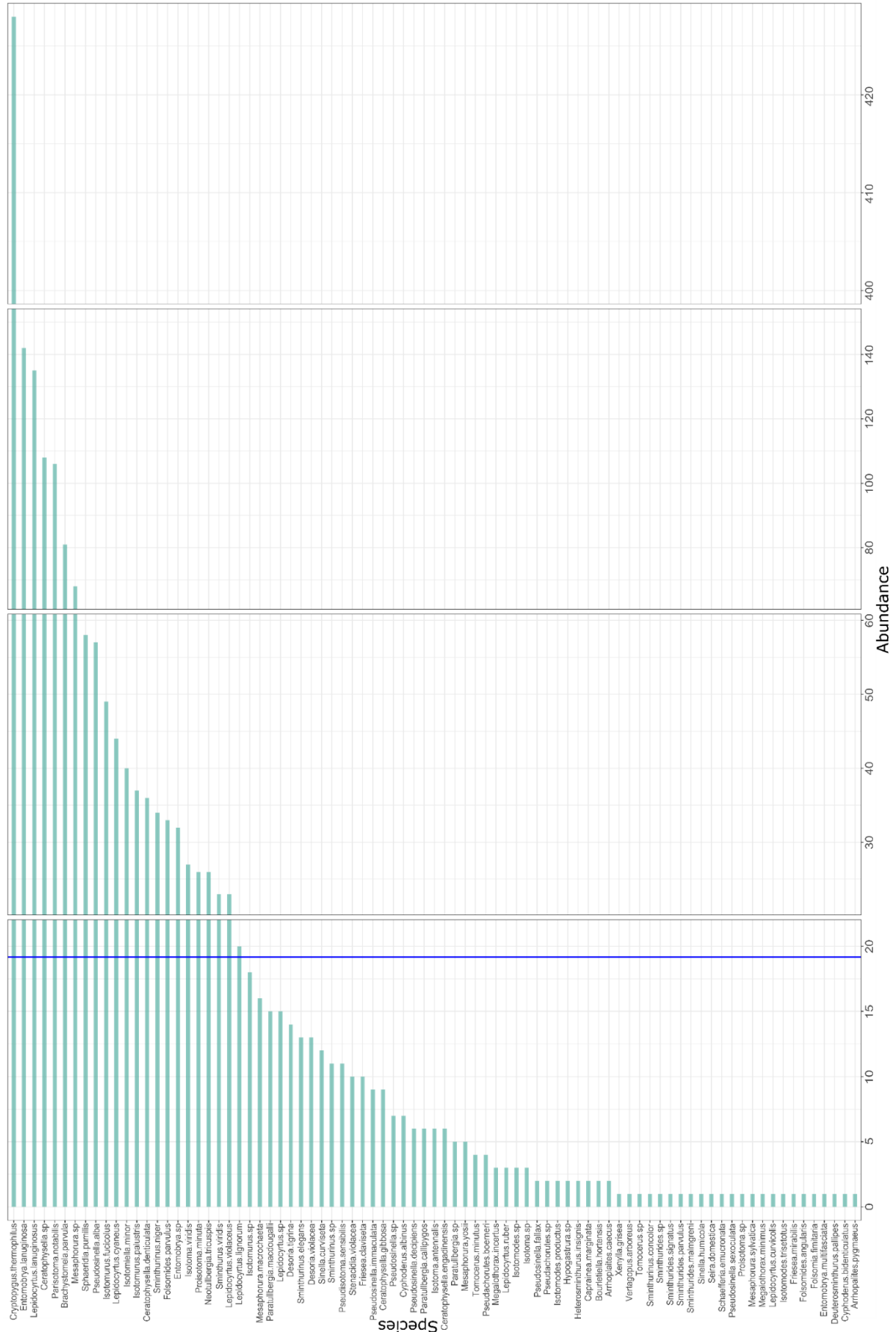


Fig A.2 – Effect of the session (sampling season S1, S2 and S3) and of soil management within the vineyards (grassy and tilled inter-rows and vine rows) on springtail richness. S1 refers to early spring soil sampling session, S2 to late spring session and S3 to autumn session. A facet wrap was applied based on the nature of the management: Grassy inter-rows (green boxes), tilled inter-rows (brown boxes) and vine rows (purple boxes). S2 shows a significant loss of the richness value compared to S1, indicating a negative effect ( $P$ -value < 0.001) in late spring (Table 1, Table A.2).

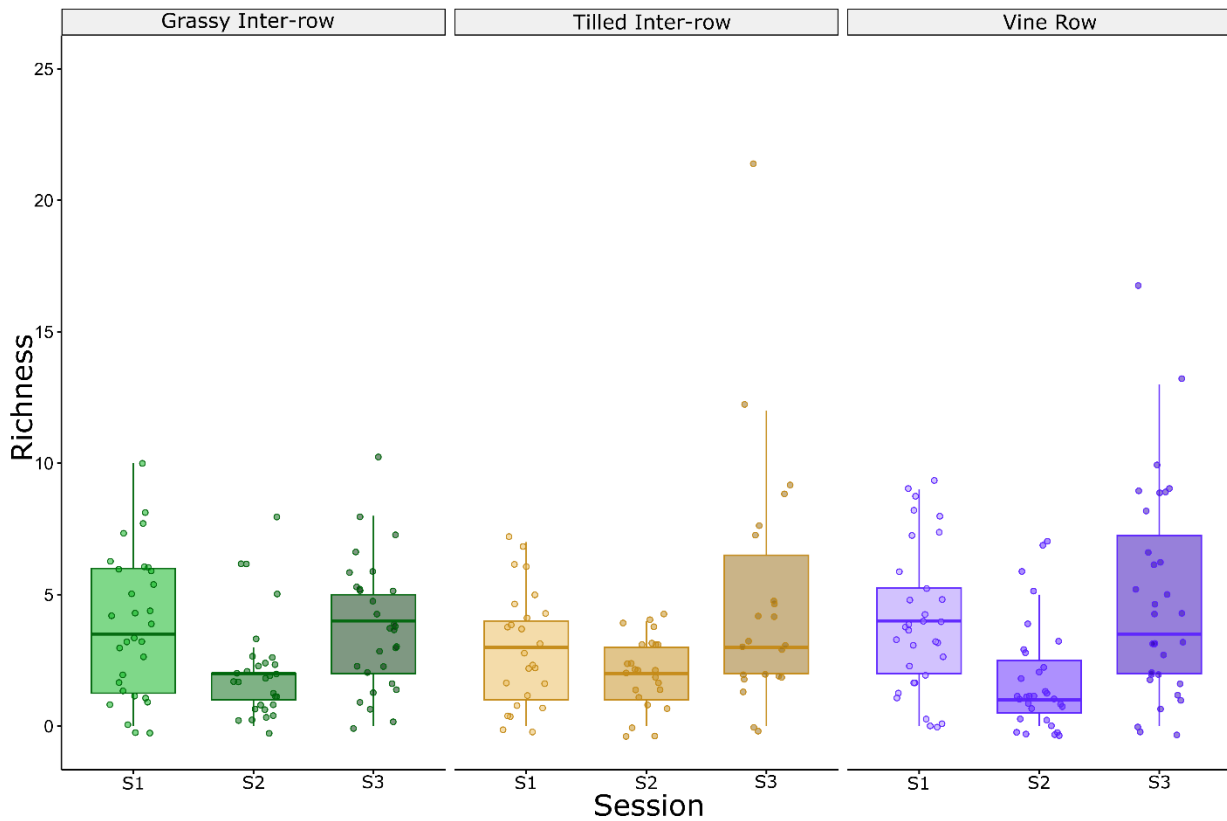


Fig A.3 – Effect of the session (sampling season S1, S2 and S3) and of soil management within the vineyards (grassy and tilled inter-rows and vine rows) on springtail Shannon diversity index. S1 refers to early spring soil sampling session, S2 to late spring session and S3 to autumn session. A facet wrap was applied based on the nature of the management: Grassy inter-rows (green boxes), tilled inter-rows (brown boxes) and vine rows (purple boxes). S2 shows a significant loss of the Shannon diversity index value compared to S1, indicating a negative effect ( $P$ -value  $< 0.001$ ) in late spring (Table 1, Table A.2).

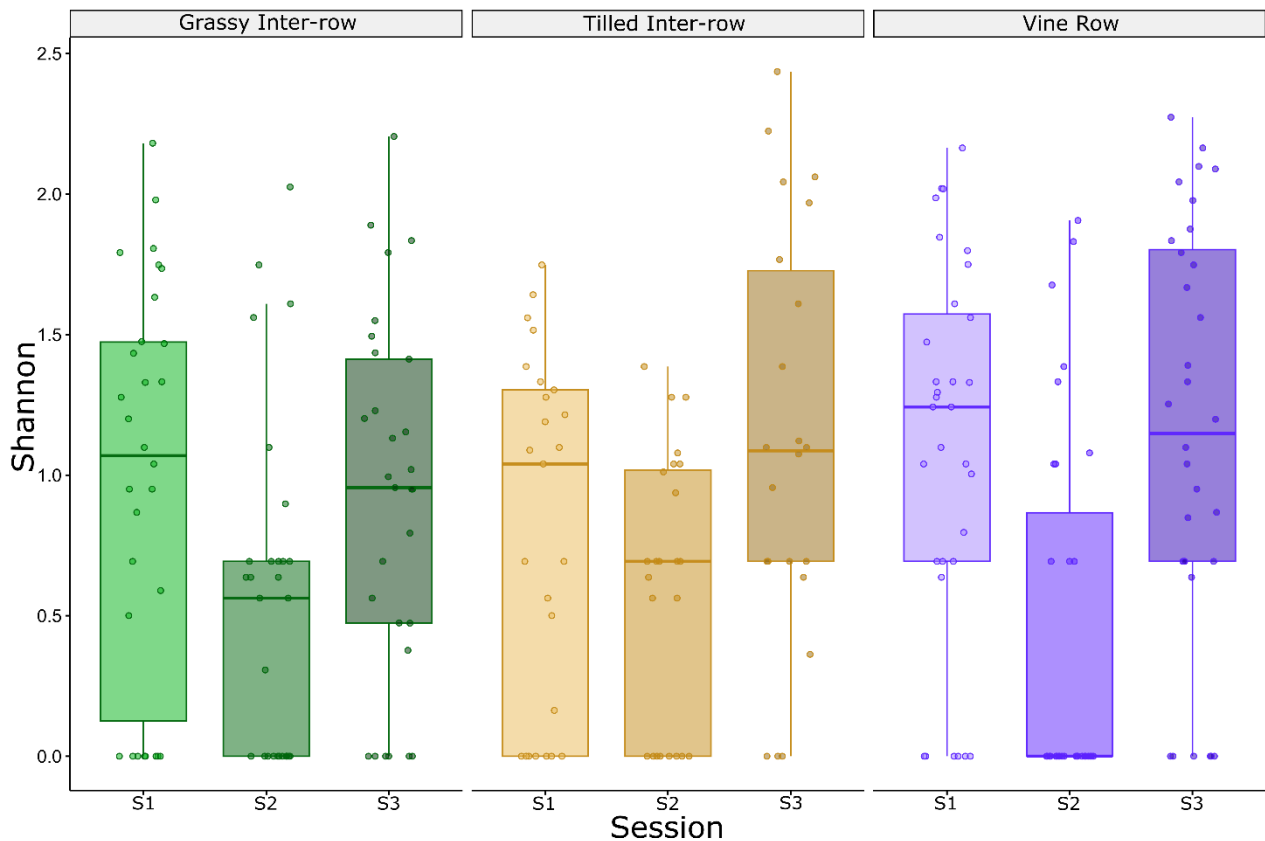


Fig. A.4. Forest plot of estimates for Seasonal GLMM (best model per variable). Empty dots are used for non-significant effects and full dots for significant effects. Shannon index is represented in purple triangles, Richness in blue diamonds, QBS-c in red squares and Abundance in black dots.

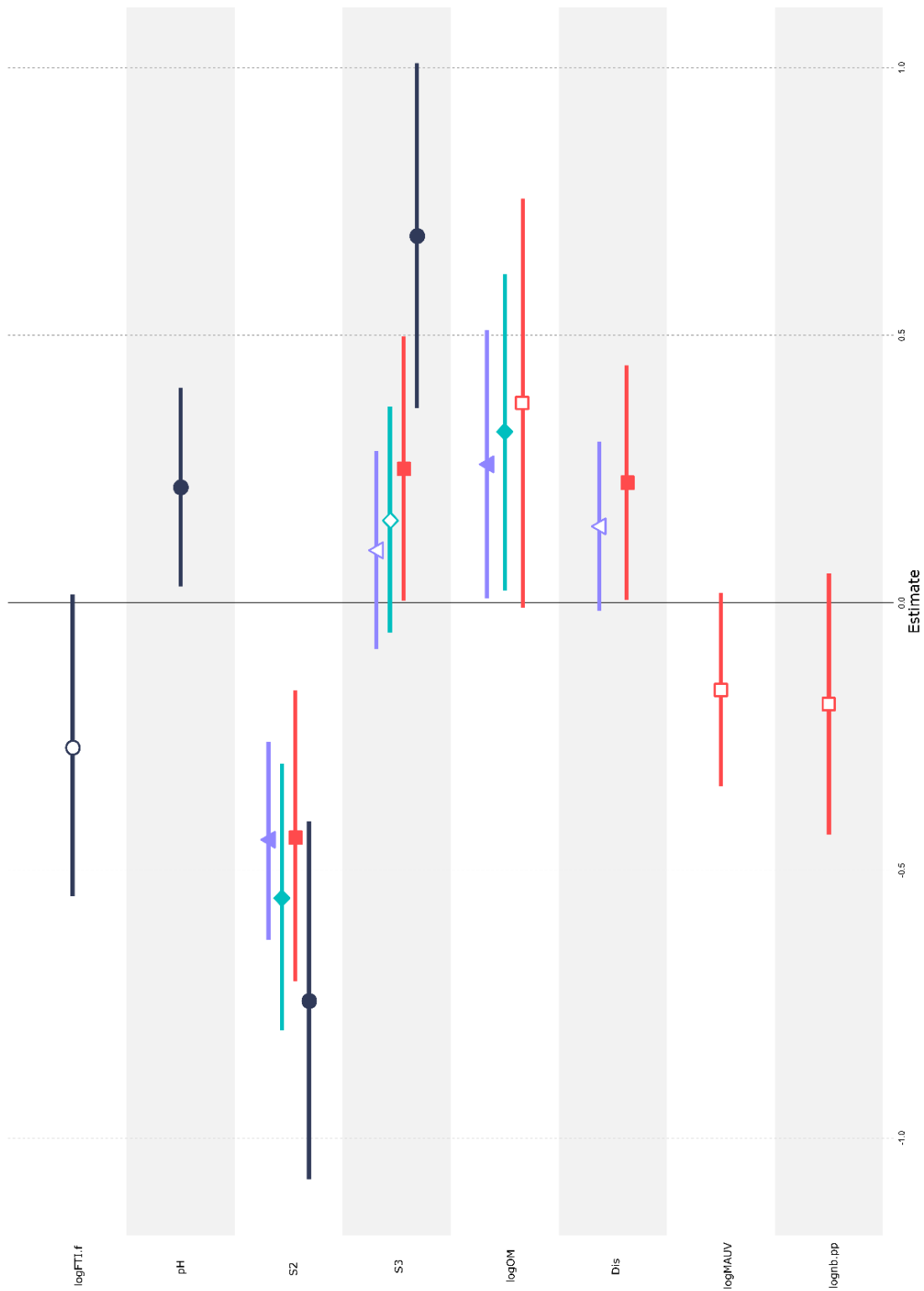


Fig. A.5. Forest plot of estimates for Year GLMM (best model per variable). Empty dots are used for non-significant effects and full dots for significant effects. Shannon index is represented in purple triangles, QBS-c in red squares and Abundances in black dot.

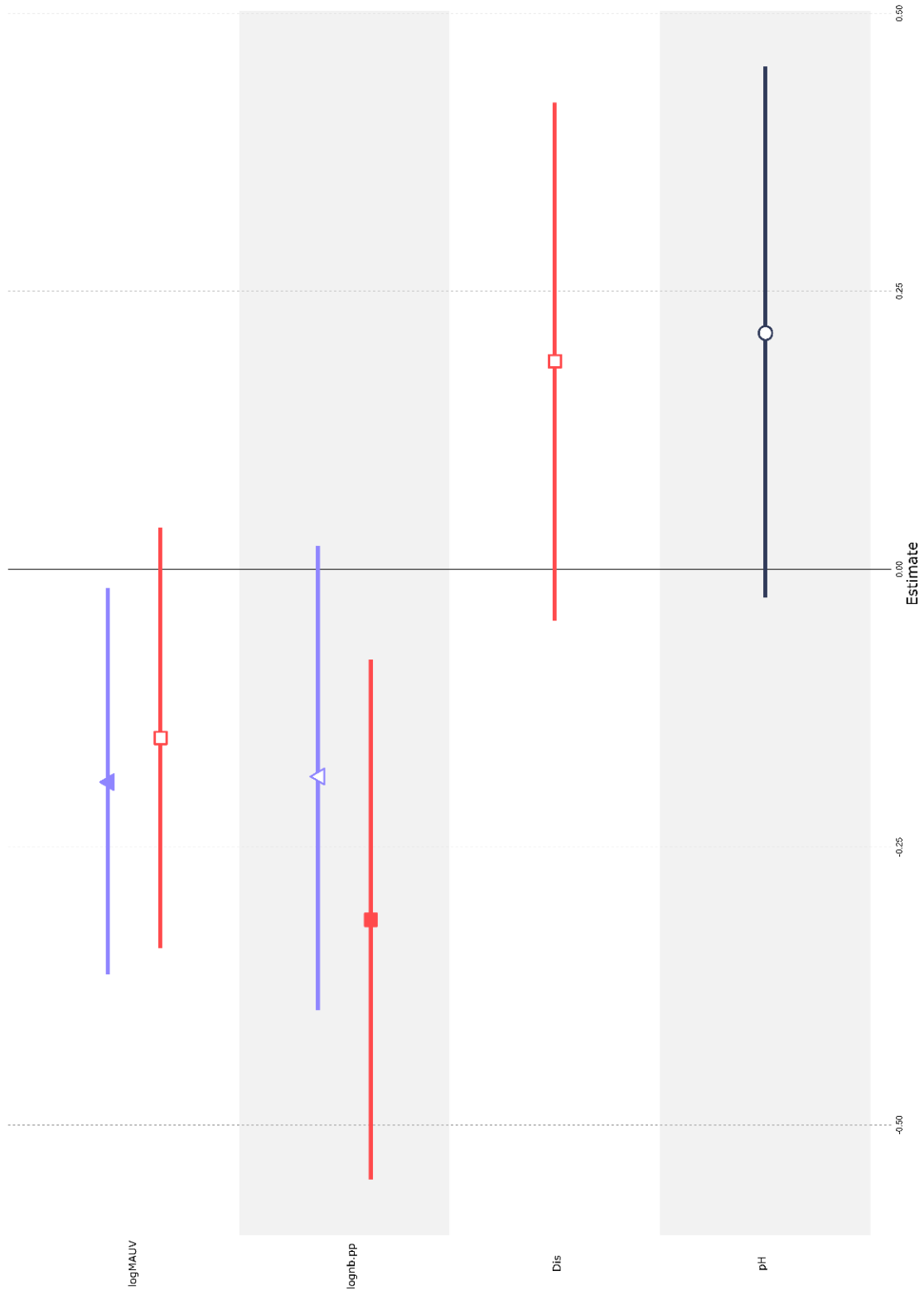


Table A.2 - Summary of the best seasonal models for abundance, QBS-c, richness and Shannon diversity indexes. Tables are showing the intercepts and the z-values of the different selected parameters. The level of significativity of the different parameters are noted (\*:  $P$ -value < 0.05, \*\*:  $P$ -value < 0.01, \*\*\*:  $P$ -value < 0.001).

Selected GLMM Based on AICc values	Intercept	logOM	pH	Lognb.pp	logMAUV	Dis	S2	S3
Abundance	1.406		2.002	-1.821			-4.359	4.075
<i>(Negative-Binomial)</i>			*				***	***
QBS-c	8.395	2.882			-1.486	2.251	-3.176	1.931
<i>(Quasi-Poisson)</i>	***	**				*	**	
Richness	6.704	2.111					-4.318	1.446
<i>(Quasi-Poisson)</i>	***	*					***	
Shannon Index	5.233	1.983				1.717	-4.713	1.040
<i>(Gaussian)</i>	***	*					***	

Table A.3 - Summary of the best Year models for abundance, QBS-c, richness and Shannon diversity index. Tables are showing the intercepts and the Z values of the different retained parameters. The level of significance of the different parameters are noted (\*:  $P$ -value < 0.05, \*\*:  $P$ -value < 0.01, \*\*\*:  $P$ -value < 0.001).

Selected GLMM Based on AICc values	Intercept	pH	Lognb.pp	logMAUV	Dis
Abundance	1.784	1.751			
<i>(Negative-Binomial)</i>					
QBS-c	9.958		-2.643	-1.571	1.568
<i>(Quasi-Poisson)</i>	***		**		
Richness	14.58				
<i>(Gaussian)</i>	***				
Shannon Index	6.009		-1.764	-2.153	
<i>(Gaussian)</i>	***			*	

Table A.4 - Summary of the best seasonal models ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ) for QBS-c. Tables are showing the estimates of the different retained parameters and the number of parameters for each model. Significance of the parameters are noted (\*  $< 0.05$ , \*\* $< 0.01$ , \*\*\* $< 0.001$ ). The first model ( $\Delta\text{AICc} = 0$ ) refers to the model presented in Table A.2. In total 15 (without the main model) models with  $\Delta\text{AICc} < 2$  were found.

$\Delta\text{AICc}$	Nb of parameters	logOM	logOC	logFTI_tot	Lognb.pp	logMAUV	pH	Lognb_w	Dis	Session S2	Session S3
0	5	0.5**				-0.13			0.25*	-0.44**	0.24
0.04	4	0.47**							0.26*	-0.44**	0.24
0.05	5		0.5**			-0.13			0.25*	-0.44**	0.24
0.07	6	0.37			-0.18	-0.16			0.22*	-0.44**	0.25*
0.08	4		0.47**						0.26*	-0.44**	0.25
0.11	6		0.37		-0.18	-0.16			0.22*	-0.44**	0.25*
0.96	5		0.36		-0.14				0.24*	-0.44**	0.25*
1.48	5				-0.29**	-0.15			0.23*	-0.43**	0.26*
1.52	6	0.37			-0.20	-0.16		0.12		-0.43**	0.24
1.56	6		0.37		-0.20	-0.16		0.12		-0.43**	0.24
1.87	5		0.37		-0.22	-0.18				-0.43**	0.22
1.91	4	0.49**						0.14		-0.44**	0.24
1.93	6	0.41*		-0.20		-0.14		0.13		-0.43**	0.23
1.94	5	0.52**				-0.13		0.13		-0.44**	0.23
1.99	5	0.49**					-0.04		0.26*	-0.44**	0.25*
1.99	5		0.52**			-0.13		0.13		-0.44**	0.23

Table A.5 - Summary of the best seasonal models ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ) for richness. Tables are showing the estimates of the different retained parameters and the number of parameters for each model. Significance of the parameters are noted (\*  $< 0.05$ , \*\*  $< 0.01$ , \*\*\*  $< 0.001$ ). The first model ( $\Delta\text{AICc} = 0$ ) refers to the model presented in Table A.2. In total 36 (without the main model) models with  $\Delta\text{AICc} < 2$  were found.

$\Delta\text{AICc}$	Nb of parameters	logOM	logOC	logFTI_tot	logFTI_f_i	logFTI_f_f	Lognb.pp	logMAUV	pH	Lognb_w	Dis	Session S2	Session S3
0	3	0.32*										-0.55***	0.16
0	3		0.32*									-0.55**	0.16
0.3	4	0.31*									0.13	-0.55***	0.16
0.3	4		0.31*								0.13	-0.55***	0.16
0.7	3						-0.18*					-0.55***	0.17
0.9	4	0.23					-0.12					-0.55***	0.16
0.9	4		0.23				-0.12					-0.55***	0.16
1	4	0.25		-0.13								-0.55***	0.16
1	4		0.25	-0.12								-0.55***	0.16
1.3	3			-0.19								-0.54***	0.16
1.4	4	0.29			-0.09							-0.55***	0.16
1.4	4		0.29		-0.09							-0.55***	0.16
1.5	5	0.25		-0.11							0.12	-0.54***	0.17
1.5	3										0.11	-0.54***	0.17
1.5	5		0.25	-0.11							0.12	-0.54***	0.17
1.5	4		0.33*					-0.06				-0.55***	0.15
1.6	5	0.24					-0.1				0.12	-0.54***	0.17
1.6	4						-0.18		0.08			-0.55***	0.17
1.6	4	0.33*						-0.06				-0.55***	0.15
1.6	4	0.32*								0.05		-0.55***	0.16
1.6	4	0.27				-0.08						-0.55***	0.16
1.6	4		0.28			-0.08						-0.55***	0.16
1.6	4		0.32*							0.05		-0.55***	0.16
1.6	4						-0.18		0.08			-0.55***	0.17
1.7	4	0.29							0.05			-0.55***	0.16
1.7	4		0.29						0.05			-0.55***	0.16
1.8	5	0.28			-0.09						0.13	-0.55***	0.17
1.8	4			-0.17							0.12	-0.54***	0.17
1.8	5		0.28		-0.08						0.13	-0.55***	0.17
1.9	4						-0.2*	-0.08				-0.55***	0.17
1.9	5	0.32*						-0.06			0.13	-0.54***	0.16
1.9	5		0.32*					-0.06			0.13	-0.55***	0.16
1.9	4						-0.2*	-0.08				-0.55***	0.17
2	5	0.29							0.05		0.13	-0.55***	0.16
2	5	0.24					-0.14	-0.08				-0.55***	0.16
2	5		0.29						0.05		0.13	-0.55***	0.16
2	5		0.24				-0.14	-0.08				-0.55***	0.16

Table A.6 - Summary of the best seasonal models ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ) for Shannon diversity index. Tables are showing the estimates of the different retained parameters and the number of parameters for each model. Significance of the parameters are noted (\*  $< 0.05$ , \*\*  $< 0.01$ , \*\*\*  $< 0.001$ ). The first model ( $\Delta\text{AICc} = 0$ ) refers to the model presented in Table A.2. In total 14 (without the main model) models with  $\Delta\text{AICc} < 2$  were found.

$\Delta\text{AICc}$	Nb of parameters	Log Cu_total	logOM	logOC	logFTI_tot	Lognb.pp	logMAUV	pH	Lognb_w	Dis	Session S2	Session S3
0	4		0.25*							0.14	-0.44***	0.1
0	4			0.25*						0.14	-0.44***	0.1
0.8	3		0.26*								-0.44***	0.1
0.8	3			0.26*							-0.44***	0.1
1.4	4		0.26*						0.07		-0.45***	0.1
1.4	4			0.26*					0.07		-0.45***	0.1
1.7	5	-0.06	0.26*							0.14	-0.44***	0.1
1.7	5	-0.06		0.26*						0.14	-0.44***	0.1
1.8	5		0.24					-0.04		0.14	-0.45***	0.1
1.8	3									0.15	-0.45***	0.1
1.8	5			0.24				0.04		0.14	-0.45***	0.1
1.9	5		0.26*				-0.03			0.14	-0.45***	0.1
1.9	5			0.26*			-0.03			0.14	-0.45***	0.1
2	5		0.23			-0.04				0.13	-0.44***	0.1
2	5			0.23		-0.04				0.13	-0.44***	0.1

Table A.7 - Summary of the best seasonal models ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ) for abundance. Tables are showing the estimates of the different retained parameters and the number of parameters for each model. Significance of the parameters are noted (\*  $< 0.05$ , \*\*  $< 0.01$ , \*\*\*  $< 0.001$ ). The first model ( $\Delta\text{AICc} = 0$ ) refers to the model presented in Table A.2. In total 13 (without the main model) models with  $\Delta\text{AICc} < 2$  were found.

$\Delta\text{AICc}$	Nb of parameters	Log Cu_total	logOM	logOC	logFTI_tot	logFTif_i	logFTif_f	Lognb.pp	logMAUV	pH	Lognb_w	Dis	Session S2	Session S3
0	4							-0.25		0.2*			-0.74***	0.67***
0.1	4						-0.27			0.22*			-0.74***	0.69***
0.3	3				-0.33*								-0.73***	0.7***
0.4	5		0.1		-0.31*					0.18			-0.74***	0.69***
0.4	5				-0.31*						0.07		-0.74***	0.68***
0.4	5			0.1	-0.31*					0.18			-0.74***	0.69***
0.5	5	0.06			-0.32*					0.2*			-0.74***	0.68***
1.2	4							-0.25		0.21*			-0.73***	0.66***
1.3	2												-0.73***	0.68***
1.6	4					-0.2				0.18			-0.73***	0.65***
1.9	5						-0.25		0.06	0.21*			-0.74***	0.68***
1.9	5			0.11			-0.23			0.18			-0.74***	0.68***
2	5	0.05					-0.27			0.21*			-0.74***	0.68***
2	5							-0.24		0.20*		0.06	-0.74***	0.66***

Table A.8 - Summary of the best Year models ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ) for QBS-c. Tables are showing the estimates of the different retained parameters and the number of parameters for each model. Significance of the parameters are noted (\*  $< 0.05$ , \*\*  $< 0.01$ , \*\*\*  $< 0.001$ ). The first model ( $\Delta\text{AICc} = 0$ ) refers to the model presented in Table A.2. In total 12 (without the main model) models with  $\Delta\text{AICc} < 2$  were found.

$\Delta\text{AICc}$	Nb of parameters	Log Cu_total	logOM	logOC	logFTI_tot	logFTif_i	logFTif_f	Lognb.pp	logMAUV	pH	Lognb_w	Dis
0	3							-0.32**	-0.15			0.19
0.07	2							-0.28*				0.19
0.14	3							-0.34**	-0.26			
0.45	1							-0.30**				
0.69	3							-0.29*		-0.12		0.19
1.06	3							-0.32**		-0.12		
1.34	4							-0.32**	-0.13	-0.10		0.19
1.7	3							-0.33**	-0.15		0.07	
1.79	2							-0.29*			0.07	
1.8	3		-0.17					-0.33*				0.2
1.8	3			-0.17				-0.33*				0.2
1.91	4		-0.14					-0.36**	-0.15			0.2
1.91	4			-0.15				-0.36**	-0.15			0.2

Table A.9 - Summary of the best Year models ( $\Delta AICc < 2$ ) for Shannon diversity index. Tables are showing the estimates of the different retained parameters and the number of parameters for each model. Significance of the parameters are noted (\*  $< 0.05$ , \*\*  $< 0.01$ , \*\*\*  $< 0.001$ ). The first model ( $\Delta AICc = 0$ ) refers to the model presented in Table A.2. In total 6 (without the main model) models with  $\Delta AICc < 2$  were found.

$\Delta AICc$	Nb of parameters	Log Cu_total	logOM	logOC	logFTI_tot	logFTIf_i	logFTIf_f	Lognb.pp	logMAUV	pH	Lognb_w	Dis
0	2							-0.19	-0.19*			
0.28	3							-0.16	-0.19*			0.16
1.04	3		-0.20					-0.24*	-0.19*			
1.05	3			-0.20				-0.24*	-0.19*			
1.5	4		-0.19					-0.21	-0.19*			0.15
1.51	4			-0.19				-0.21	-0.19*			0.15
1.78	3							-0.18	-0.19*		0.05	

Table A.10 - Summary of the best Year models ( $\Delta AICc < 2$ ) for richness. Tables are showing the estimates of the different retained parameters and the number of parameters for each model. Significance of the parameters are noted (\*  $< 0.05$ , \*\*  $< 0.01$ , \*\*\*  $< 0.001$ ). The first model ( $\Delta AICc = 0$ ) refers to the model presented in Table A.2. In total 9 (without the main model) models with  $\Delta AICc < 2$  were found.

$\Delta AICc$	Nb of parameters	Log Cu_total	logOM	logOC	logFTI_tot	logFTIf_i	logFTIf_f	Lognb.pp	logMAUV	pH	Lognb_w	Dis
0	0											
0.02	1											1.24
0.24	2							-1.16				1.06
0.65	1				-1.12							
1	2				-1.01							1.16
1.08	1						-0.96					
1.36	2						-0.86					1.18
1.44	3							-1.41	-0.43			
1.46	1						-0.77					
1.7	1						-0.67					1.19

Table A.11 - Summary of the best Year models ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ) for abundance. Tables are showing the estimates of the different retained parameters and the number of parameters for each model. Significance of the parameters are noted (\*  $< 0.05$ , \*\*  $< 0.01$ , \*\*\*  $< 0.001$ ). The first model ( $\Delta\text{AICc} = 0$ ) refers to the model presented in Table A.2. In total 11 (without the main model) models with  $\Delta\text{AICc} < 2$  were found.

$\Delta\text{AICc}$	Nb of parameters	Log Cu_total	logOM	logOC	logFTI_tot	logFTif_i	logFTif_f	Lognb.pp	logMAUV	pH	Lognb_w	Dis
0	1									0.21		
0.3	0											
0.52	1					-0.27						
0.84	2					-0.22				0.18		
1.3	2				-0.16					0.21		
1.32	1								0.15			
1.38	2							-0.15		0.21		
1.5	2								0.11	0.20		
1.53	2	0.14								0.20		
1.68	1		0.16									
1.68	1				-0.16							
1.93	1											0.13

Fig A.6 – Representation of the correspondence analysis of vineyards and species abundance at 10% threshold. Each inter-row or row of a vineyard is represented in blue dot while species (or genus) which abundance superior in 10% of plots are represented in red dot. Explained variance of the first axis is 11.5 % and 10% for the second axis.

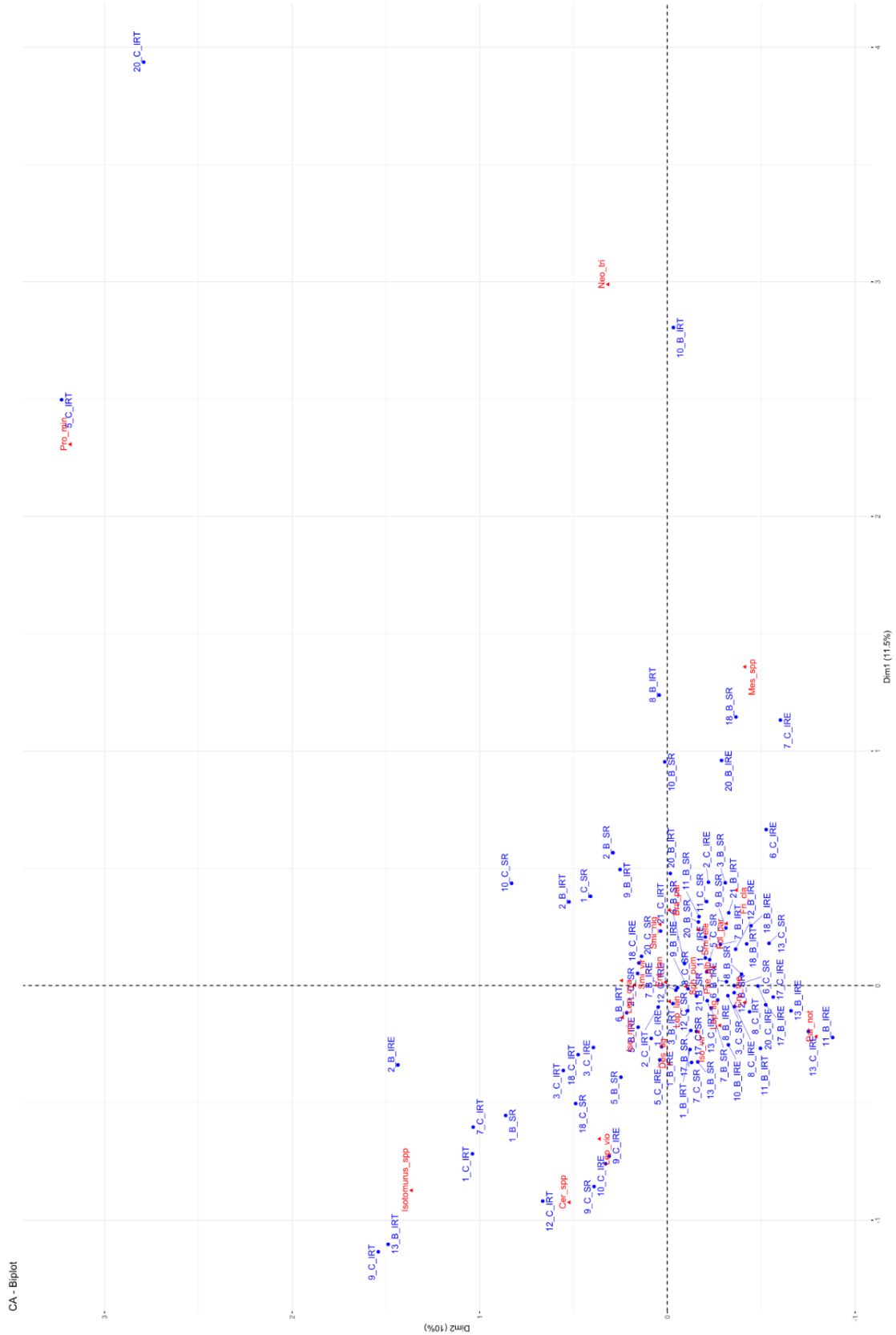
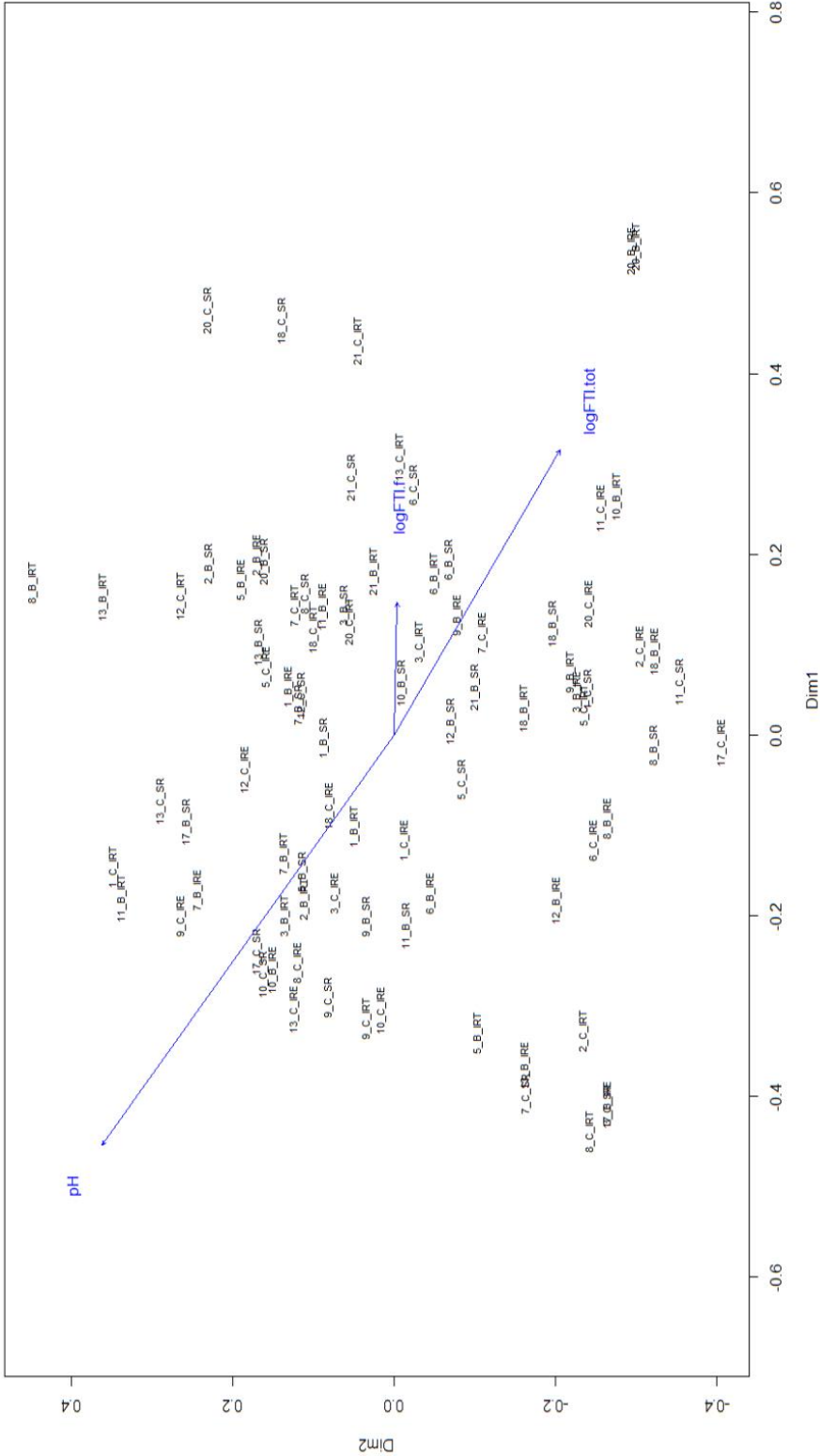


Fig A.7 – Principal co-ordinate analysis (PCoA) between vineyards rows and inter-rows (names in black) for springtails data (with only species/genera within the 10% abundance threshold). The different parameters of the GLMMs were tested alone by PERMANOVA on the springtail abundance matrix. Only significant parameters (names in blue) were then computed onto the PCoA. Significance of parameters: pH ( $P$ -value < 0.01),  $\log\text{FTI}_f$  ( $P$ -value < 0.05) and  $\log\text{FTI}_{\text{tot}}$  ( $P$ -value < 0.05).



---

**Supplementary Material – Chapitre 3**
**Table S1.** Richness / Z value

	%org250	%org500	OM	TFI	$\Delta AICc$
Richness			3.055 **		0
Richness	1.626		2.160 *		0.8
Richness				-2.315 *	0.9
Richness	2.400*				1.3
Richness		1.198	2.548*		1.8

**Table S2.** Richness hemiedaphics / Z value

	%org250	Surface Aggregates	TFI	$\Delta AICc$
Richness hemiedaphics	2.674**		-5.141***	0
Richness hemiedaphics	2.679**	1.506	-5.997***	1.3

**Table S3.** Bait-Lamina / Z values

	%org500	%org1000	$\Delta AICc$
Bait-Lamina	-	-	0
Bait-Lamina	-1.155		1.5
Bait-Lamina		-1.044	1.8

**Table S4.** GLM N=12 / Z value

	$\Delta_{org}$ 500	$\Delta_{snh}$ 250	$\Delta_{snh500}$	$\Delta_{Surface}$ aggregates	$\Delta_{Soil}$ aggregates	$\Delta_{TFI}$	$\Delta_{AICc}$
Total $\beta$ -sne				2.293*			0
Total $\beta$ -sne				3.033*		-1.958	0.5
Total $\beta$ -sne	-	-	-	-	-	-	1.4
Total $\beta$ -sor	3.522**		-1.375**		2.735*		0
Epedaphics $\beta$ -sim			-2.238				0
Epedaphics $\beta$ -sim	-	-	-	-	-	-	0.9
Epedaphics $\beta$ -sne	-	-	-	-	-	-	0
Epedaphics $\beta$ -sne		1.466					1.6
Epedaphics $\beta$ -sor			-2.910*				0
Hemiedaphics $\beta$ -sim	2.672*						0
Hemiedaphics $\beta$ -sor	4.809**		-2.970*		4.453**		0