

INRA - ISPA

Programme de Recherche (2018-2022)

Fonctionnalité des communautés de décomposeurs du sol: conséquences pour les **couplages des cycles carbone-azote-phosphore** lors de la minéralisation de la matière organique et du recyclage des nutriments

Fanin Nicolas

Courriel: nicolas.fanin@inra.fr

Adresse Professionnelle: INRA, UMR 1391 ISPA,

71 avenue Edouard Bourlaux, CS 20032, F33882 Villenave-d'Ornon cedex, France

Résumé: Les microorganismes sont les principaux acteurs lors du recyclage de la matière organique, jouant ainsi un rôle prépondérant sur les flux de matière et d'énergie au sein des écosystèmes terrestres. Cependant, malgré l'importante variabilité observée dans la composition des communautés microbiennes à différentes échelles spatiales et temporelles, la relation de causalité entre structure des communautés et fonctions des écosystèmes terrestres est soumise à d'importantes incertitudes. Ainsi, une meilleure prise en compte du rôle fonctionnel et de la présence de certains groupes d'organismes comme les bactéries et les champignons apparaît primordiale pour évaluer les couplages entre les cycles du carbone (C) de l'azote (N) et du phosphore (P), et en retour, sur les mécanismes de contrôles rétroactifs sol-plante.

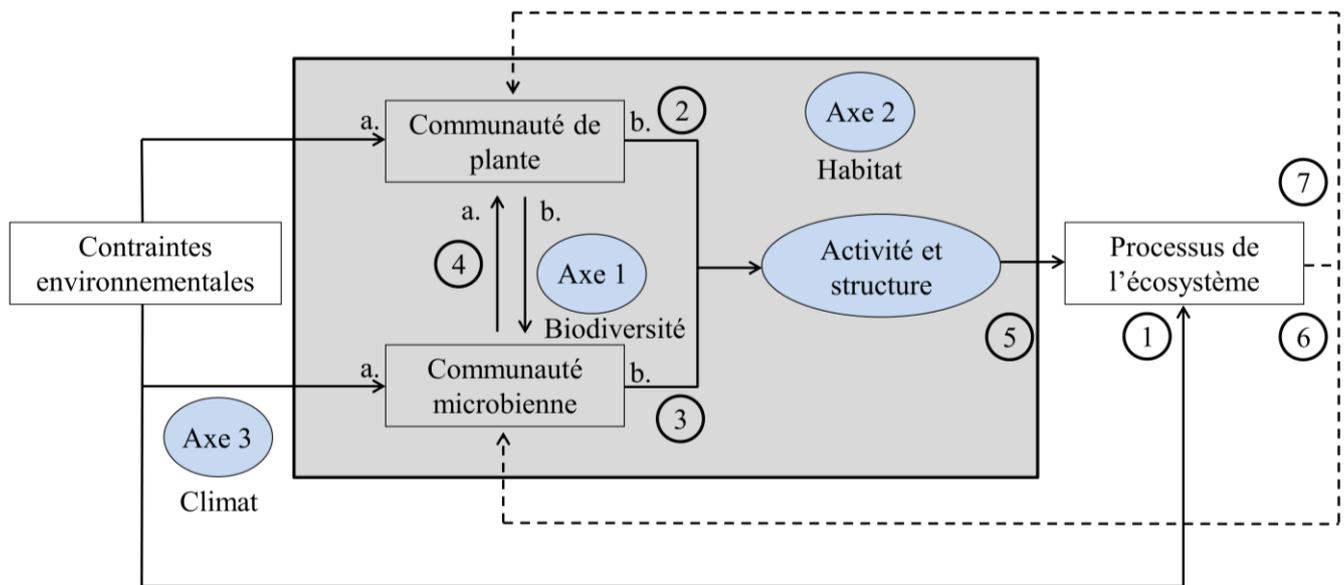
Afin d'améliorer notre compréhension des interactions entre cycles biogéochimiques au sein de la biosphère continentale, ce projet vise à mieux appréhender le rôle fonctionnel joué par les communautés microbiennes du sol lors de la minéralisation de la matière organique et du recyclage des nutriments. Trois aspects influençant la structure et les capacités fonctionnelles des communautés microbiennes seront particulièrement étudiés : (i) le rôle de la biodiversité, (ii) le rôle de l'habitat, et (iii) le rôle du climat. Ce programme de recherche fait l'hypothèse que les compromis entre stratégies d'acquisition ou de conservation des ressources et résistance et résilience des communautés face aux perturbations contrôlent le couplage entre cycles des éléments CNP.

L'évaluation du rôle fonctionnel des communautés microbiennes du sol doit être mise au cœur du débat scientifique en biogéochimie, avec l'objectif d'évaluer avec précision le rôle des microorganismes sur la séquestration du carbone, la minéralisation des nutriments et la trajectoire des écosystèmes naturels et cultivés face à des perturbations environnementales.

Mots-Clés: Communauté microbienne ; cycle du carbone ; décomposition de la matière organique ; diversité fonctionnelle ; interactions plante-sol ; recyclage des nutriments.

Table des Matières

	Page
1. Contexte scientifique et hypothèses scientifiques	5
1.1 Le sol: système complexe, hétérogène et vivant	5
1.2 Fonctionnalité des communautés microbiennes lors du processus de décomposition	6
1.3 Verrous identifiés pour évaluer le couplage entre cycles biogéochimiques	9
1.4 Insertion du programme de recherche dans le contexte général et scientifique	11
1.5 Importance de la biodiversité en forêt pour évaluer le recyclage des nutriments	13
1.6 Vers une meilleure prise en compte du rôle fonctionnel des communautés lors de la minéralisation de la MO	15
1.7 Nécessité de prendre en compte l'usage des terres lors du processus de décomposition	17
1.8 Mieux évaluer le rôle fonctionnel des communautés du sol lors de la minéralisation des litières	19
1.9 Impact de l'usage des terres lors du processus de décomposition	21
1.10 Nécessité de prendre compte les changements climatiques pour appréhender la stabilité des communautés microbiennes	23
1.11 Vers une meilleure prise en compte de la stabilité des communautés pour prédire leurs réponses face aux changements climatiques	25
2. Objectifs et axes du programme de recherche	25
3. Originalité du projet	27
4. Mise en œuvre du programme de recherche	29
4.1 Axe 1 – Biodiversité et fonctionnalité des communautés du sol	29
4.2 Axe 2 – Comparaison d'écosystèmes de petite à large échelle	30
4.3 Axe 3 – Manipulation de l'exclusion de pluies et stabilité des communautés du sol	31
5. Parcours professionnel et faisabilité	33
6. Perspectives	33
7. Intégration au laboratoire d'accueil	35
8. Collaborations extérieures	36
9. Littérature citée	38
10. Annexes	44



- ① Effets directs des contraintes environnementales sur les processus de l'écosystème (climat)
- ② Effets indirects des contraintes environnementales et des communautés microbiennes sur l'activité potentielle au travers de la sélection de traits agrégés des communautés de plantes.
 - a. Traits de réponse (surface foliaire, architecture racinaire...)
 - b. Traits d'effet (contenu en nutriment des feuilles, forme biochimique du C...)
- ③ Effets indirects des contraintes environnementales et des communautés de plante sur l'activité potentielle au travers de la sélection de traits microbiens.
 - a. Traits de réponse (structure de communauté, ratio champignon:bactérie, mycorhize et saprotrophe)
 - b. Traits d'effet (production d'enzyme, efficacité d'utilisation du C, décomposition de substrat spécifique)
- ④ Interaction entre communauté de plantes et communauté microbienne.
 - a. Microorganismes vers les plantes (minéralisation organique et minérale de l'N et du P, fixation biologique...)
 - b. Plante vers les microorganismes (qualité et quantité de litière, diversité des mélanges, rhizodéposition...)
- ⑤ Effets des plantes et des microorganismes sur les processus biogéochimiques (Couplage C, N et P...)
- ⑥ Feedbacks des processus de l'écosystème sur les traits microbiens (entrée de litière...)
- ⑦ Feedbacks des processus de l'écosystème sur les communautés de plantes (décomposition, minéralisation des nutriments...)

Figure 1 - Modèle conceptuel montrant les effets directs et indirects des contraintes environnementales sur les communautés microbiennes et de plantes et leurs impacts sur les cycles biogéochimiques. Adapté d'après Lavorel & Garnier (2002) et Baptist (2008). Les cercles bleus représentent les objectifs de ce programme de recherche ; l'Axe 1 portant sur la biodiversité, l'Axe 2 portant sur l'habitat, et l'Axe 3 portant sur le climat.

1. Contexte Scientifique et hypothèses scientifiques

1.1 Le sol: système complexe, hétérogène et vivant

Le sol est un milieu complexe et hétérogène au sein duquel les multiples interactions trophiques et biochimiques qui s'y déroulent jouent un rôle prédominant pour le **fonctionnement des écosystèmes** (Gobat *et al.* 2003). C'est également un formidable réservoir de biodiversité microbienne, de faune et de plantes qui assure tout ou partie d'un grand nombre de **cycles biogéochimiques** au sein de la biosphère continentale. Toutefois, le sol et les plantes ont longtemps été étudiés comme deux systèmes relativement séparés (Wardle *et al.* 2004). En particulier, les sols ont été principalement appréhendés dans une perspective centrée sur la communauté végétale où le sol était simplement considéré comme un facteur de répartition des plantes. Ainsi, bien que la diversité de la **composante aérienne** ait été extensivement étudiée et reconnue comme un facteur essentiel influençant les **services écosystémiques** (p. ex., Tilman *et al.* 1997 ; Hooper *et al.* 2005), la **composante souterraine** est beaucoup plus méconnue, et de nombreux efforts restent à fournir, surtout lorsque l'on s'intéresse à la '**boîte noire**' microbienne (Figure 1).

De par leur abondance et leur diversité, les **microorganismes** jouent un rôle prépondérant sur les **flux de matière et d'énergie au sein des écosystèmes terrestres** grâce à leurs activités de **minéralisation**, d'**immobilisation** et de **fixation**. Par exemple, en raison de leur capacité à produire des **enzymes extracellulaires**, les **bactéries** et les **champignons** sont les principaux contributeurs lors du recyclage de la **matière organique** (MO), expliquant environ 85-90% de la minéralisation au travers d'une large gamme d'écosystèmes (Ekschmitt *et al.* 2008). De manière générale, les **bactéries** sont associées à la minéralisation de composés simples et riches en énergie (Poll *et al.* 2008) alors que les **champignons** sont souvent considérés comme les principaux décomposeurs de la MO récalcitrante, basés sur leurs capacités à dégrader des composés complexes comme la lignine (Tuomela *et al.* 2000 ; de Boer *et al.* 2005). Cependant, tous les **taxons microbiens** appartenant à ces deux groupes ne possèdent pas les mêmes **capacités métaboliques**, et au-delà des approches taxonomiques, de nouvelles approches **fonctionnelles des communautés microbiennes** doivent être développées afin de mieux prendre en compte leur rôle central lors du couplage des cycles biogéochimiques CNP. En particulier, parce que des changements dans **l'usage des terres** ou de **la diversité des plantes** peuvent jouer un rôle tout aussi important que des **modifications du climat** sur les interactions sol-plante (Bardgett & Wardle 2010), il paraît essentiel d'évaluer comment les effets de **l'habitat**, de la **diversité des plantes** et des **changements climatiques** peuvent aussi influencer **la fonctionnalité des communautés microbiennes**, et en retour, **les cycles biogéochimiques** au sein des écosystèmes naturels et cultivés (Figure 2).

Le cadre général de ce projet de recherche vise à mieux comprendre le rôle de la diversité fonctionnelle des sols lors du couplage entre cycles biogéochimiques carbone, azote et phosphore au sein des écosystèmes terrestres.

Encadré 1 : Vers de nouvelles approches ‘d’écologie microbienne fonctionnelle’

Des études récentes en écologie des communautés ont mis en évidence la pertinence d’agréger les espèces de plantes selon des **critères fonctionnels** plutôt que selon des critères phytosocioécologiques (Chapin *et al.* 1996 ; Woodward & Cramer 1996 ; Lavorel *et al.* 1997). Ces **groupes fonctionnels** se définissent comme des ensembles d’espèces ayant une réponse similaire aux modifications environnementales et/ou ayant un effet similaire sur les processus écosystémiques tels que la productivité primaire ou la décomposition (Lavorel & Garnier 2002). On peut ainsi les regrouper les espèces sur la base de traits d’histoire de vie partagés ; les **traits fonctionnels** (Chapin *et al.* 1996 ; Hodgson *et al.* 1999 ; Weiher *et al.* 1999). Le terme de trait fait référence à toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique qui est mesurable au niveau de l’individu (Violle *et al.* 2007). On définit les **traits de réponses** comme des adaptations morphologiques ou écophysiological de groupes de plantes en réponses aux contraintes environnementales ; les **traits d’effets** étant la résultante de ces groupes affectant le fonctionnement des écosystèmes. Ainsi la composition fonctionnelle ou **diversité fonctionnelle**, c’est-à-dire **l’identité, l’abondance et la variation des traits fonctionnels au sein d’une communauté végétale**, permet de s’affranchir des distinctions taxonomiques et facilite les études comparatives entre systèmes.

Cependant, **de telles approches ne peuvent être transposées directement à l’échelle des microorganismes** car il est à ce jour impossible de mesurer des traits individuels comme la taille de la vacuole ou le nombre de cils sur les différentes espèces de microorganismes au sein d’une communauté. Il paraît ainsi pertinent **d’adapter les théories et les méthodes au sujet d’étude**. En particulier, l’efficacité d’utilisation des ressources ou la production enzymatique peuvent être des proxys intéressants afin d’approcher **la fonctionnalité des microorganismes à l’échelle de la communauté** au travers de leur capacité d’acquisition et de conservation des ressources. Cependant d’autres contraintes comme le climat peuvent avoir également un rôle significatif sur **les traits liés à la résistance-résilience** des communautés comme la propagation ou les formes de résistance, contraignant de ce fait la fonctionnalité des communautés microbiennes et leur rôle sur le fonctionnement des écosystèmes. Par conséquent, l’évaluation des compromis entre stratégie de survie et d’exploitation des ressources apparaît être une approche à la fois novatrice et pertinente afin de développer ‘l’écologie microbienne fonctionnelle’.

1.2 Fonctionnalité des communautés microbiennes lors du processus de décomposition

Depuis plusieurs années, un nombre croissant d’études souligne que **le fonctionnement du sol et celui de la communauté végétale sont indissociables** (Wardle *et al.* 2002 ; de Deyn & Van der Putten 2005). A l’interface entre composante aérienne et souterraine, **la décomposition** regroupe l’ensemble des processus par lesquels les litières, qu’elles soient d’origine végétale, animale ou microbienne, sont progressivement transformées en différentes formes de composés organiques et inorganiques. La décomposition de la MO est contrôlée principalement par trois facteurs : le **climat, la qualité de la MO et l’abondance des organismes décomposeurs** (Coûteaux *et al.* 1995). Le climat est le principal facteur de contrôle à large échelle notamment au travers de la distribution des conditions de **température, d’humidité et précipitation** (Meentemeyer 1978 ; Berg *et al.* 1993 ; Aerts 1997). Cependant sous un même transect climatique, la

décomposition semble être liée à la qualité de la MO (Cadisch & Giller 1997 ; Makkonen et al 2012). En effet, **la qualité de la ressource** est d'une importance primordiale pour le fonctionnement des organismes car elle contrôle l'accès à **l'énergie** et **aux éléments nutritifs** de bases pour la construction de tissus et l'activité métabolique. Finalement, l'abondance et la diversité des décomposeurs, comme **la mésofaune et la macrofaune** au travers de la fragmentation et la transformation chimique (p. ex., vers de terre, collembole), ou les **microorganismes** au travers de la déconstruction des parois cellulaires (p. ex., bactérie, champignon) sont les **principaux acteurs lors du processus de décomposition** (Scheu & Wolters 1991 ; Hunter *et al.* 2003 ; Rawlins *et al.* 2006).

En raison de la variation des traits des feuilles et des racines entre groupes fonctionnels, comme par exemple entre légumineuses, annuelles et plante pérennes, **la qualité de la litière** varie fortement selon la structure de la communauté végétale. Lorsque la ressource est abondante et facilement accessible (litière labile et riche en nutriments), **des stratégies d'exploitation des ressources** vont favoriser une croissance rapide de la biomasse microbienne principalement en stimulant des organismes copiotrophes (ou '*r*-stratégistes'), comme les bactéries et champignons opportunistes (Kramer & Gleixner 2008). Ces organismes possèdent aussi la capacité de synthétiser des **enzymes hydrolytiques** afin de décomposer le carbone accessible au sein de la MO comme l'**holocellulose**. A l'inverse, lorsque la ressource est rare et difficile d'accès (litière récalcitrante et pauvre en nutriments), **des stratégies d'acquisition des ressources** vont favoriser une croissance lente de la biomasse principalement en stimulant des organismes oligotrophes (ou '*K*-stratégistes') comme les champignons lignolytiques (McGuire *et al.* 2010). Ces organismes qui arrivent plus tardivement lors de la succession microbienne sont capables de synthétiser des **enzymes oxydatives** décomposant le carbone peu accessible comme la **lignine** et/ou les métabolites secondaires comme les **tannins**. Cependant, si différentes communautés de décomposeurs sont fonctionnellement dissimilaires pour la minéralisation des nutriments et le relargage de carbone vers l'atmosphère, et si en retour, elles accélèrent plus ou moins fortement le turnover et le recyclage des éléments restent des questions primordiales pour l'évaluation du **fonctionnement des écosystèmes**.

Glossaire : Définitions en écologie microbienne

Taxon microbien : groupe de microbes phylogénétiquement liés.

Composition microbienne : richesse, abondance relative et/ou structure phylogénétique des taxons dans un assemblage.

Trait physiologique : caractéristique physiologique qui détermine la contribution d'un taxon microbien à un processus fonctionnel.

Groupe fonctionnel : tous les organismes qui contribuent directement à un processus fonctionnel particulier au sein d'un écosystème.

Redondance fonctionnelle : capacité d'un taxon microbien à mener à bien un processus à la même vitesse qu'un autre taxon sous les mêmes conditions environnementales.

Similarité fonctionnelle : capacité des deux communautés microbiennes à mener à bien un processus fonctionnel à la même vitesse, indépendamment des différences dans la composition des communautés.

Résilience : vitesse à laquelle la communauté microbienne retourne à sa composition initiale après avoir été perturbée.

Résistance : mesure dans laquelle la composition microbienne reste inchangée face à une perturbation.

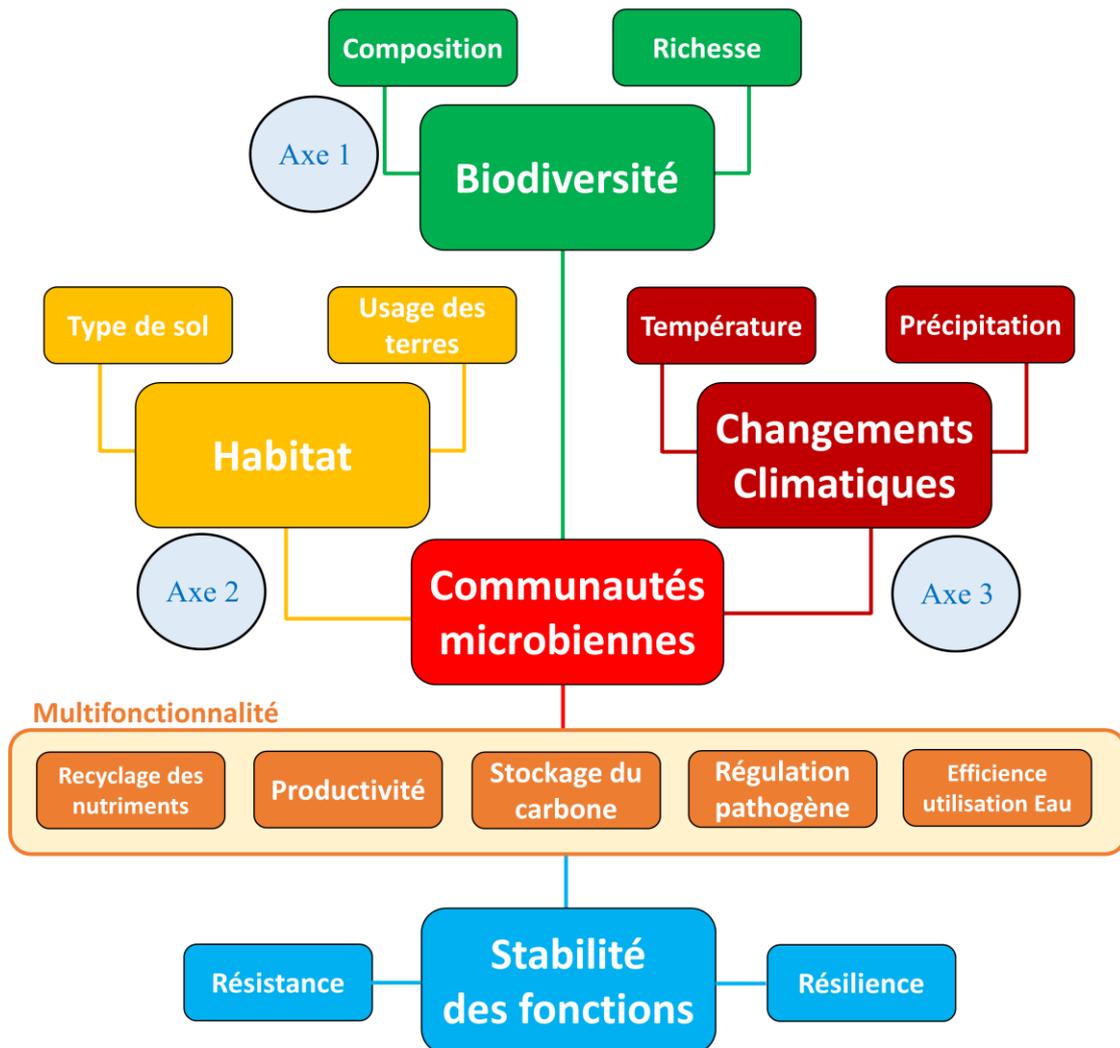


Figure 2 – Identification des principaux verrous pour évaluer les couplages entre cycles CNP.

La ‘black box’ microbienne du sol est encore très largement inconnue en dépit du rôle central des microorganismes lors du recyclage de la MO et de la minéralisation des nutriments. En particulier, ce programme de recherche propose d’évaluer le rôle de la diversité fonctionnelle des sols lors des couplages entre cycles du carbone, azote et phosphore. Trois axes principaux ont été identifiés comme étant des facteurs pouvant influencer la fonctionnalité des communautés microbiennes du sol : les effets de la biodiversité (composition / richesse) (**Axe 1**), de l’habitat (type de sol / usage des terres) (**Axe 2**) et des changements climatiques (température / précipitation) (**Axe 3**). En retour, des modifications de la fonctionnalité des communautés microbiennes du sol peuvent altérer de nombreux processus biogéochimiques et la stabilité de ces fonctions, qui elles-mêmes sous-tendent à la multifonctionnalité des écosystèmes terrestres (p. ex., recyclage des nutriments).

1.3 Verrous identifiés pour évaluer le couplage entre cycles biogéochimiques

Le laboratoire ISPA – UMR INRA et Bordeaux Science-Agro - est spécialisé sur l'**expérimentation** et la **modélisation** multi-échelles : (i) du carbone, de l'eau et des éléments minéraux majeurs et mineurs, et (ii) des transferts et flux d'énergie au sein des écosystèmes agricoles et forestiers pour leur gestion durable dans un contexte de changements climatiques. En particulier, une attention particulière sur le **cycle du phosphore** a été développée historiquement au sein de mon équipe d'appartenance « BioNut » (**Biogéochimie des Nutriments**), et plus récemment, des approches stœchiométriques 'sol-plante' ont été mises en place afin d'évaluer les **liens existants entre éléments** dans le cadre des **cycles biogéochimiques CNP**. Pourtant, les communautés microbiennes, en tant que principales contributrices à la **minéralisation des nutriments**, la **décomposition des litières** et la **formation de la MO** du sol, n'ont que trop rarement prises en compte lors de l'**étude des facteurs limitants les processus du sol**. En particulier, il a été démontré à de multiples reprises que les capacités fonctionnelles des communautés microbiennes sont primordiales pour comprendre les **limitations en nutriments lors du recyclage de la MO** (p. ex., Keiser *et al.* 2014 ; Fanin *et al.* 2016a). Par conséquent, ouvrir la '**boîte noire**' du sol et évaluer la **diversité fonctionnelle des microorganismes** apparaît être comme le **prochain verrou à lever** afin d'évaluer le (dé)couplage entre éléments dans le cadre des écosystèmes terrestres. Je base mon programme de recherche sur l'hypothèse suivante :

Hypothèse générale du projet : La diversité microbienne et les capacités fonctionnelles associées influencent les couplages entre cycles du carbone, azote et phosphore

Afin de mieux comprendre le rôle de la diversité microbienne lors du (dé)couplage entre cycles, nous avons identifié trois axes pouvant influencer la fonctionnalité des communautés microbiennes du sol : la **biodiversité (Axe 1)**, l'**habitat (Axe 2)** et les **changements climatiques (Axe 3)** (Figure 2). Après concertation avec la direction du laboratoire (directeur et animateur), il a été donné comme priorité à ce projet l'**Axe 1** : biodiversité et son rôle sur le fonctionnement du sol lors du (dé)couplage des cycles CNP. Dans un souci de faisabilité sur le court terme (2018 - 2022), seules des interactions avec les **Axes 2 et 3** sont pour le moment envisagées.

Les principaux écosystèmes étudiés seront les écosystèmes forestiers, mais des liens avec d'autres types d'écosystèmes (p.ex., **prairies, agrosystèmes**) seront également envisagés sur le moyen terme. Le couplage entre cycles biogéochimiques au sein des **écosystèmes forestiers** est étroitement lié au devenir de la **matière organique** (peu ou pas d'intrants sous forme de fertilisation minérale). Par conséquent, nous nous concentrerons principalement sur la **minéralisation des nutriments et du carbone** lors du processus de décomposition des litières. Concrètement, nous mesurerons des processus liés au **fonctionnement du sol** comme les taux de **décomposition**, la **biodisponibilité** des nutriments, ainsi que les **flux quantitatifs et qualitatifs** d'éléments lors du recyclage de la MO. L'ensemble des analyses CNP nécessaires à la bonne réalisation de ce programme de recherche sont d'ores et déjà disponibles au laboratoire ISPA. Cependant, nous avons identifié comme **verrou analytique** l'acquisition d'un **lecteur de microplaque** afin de doser les **activités enzymatiques** (entre 15 et 25K euros). La mise en place de cette méthode permettra l'étude des principales limitations en C, N et P des communautés du sol et sera nécessaire à la bonne réalisation de ce programme de recherche sur le moyen terme.

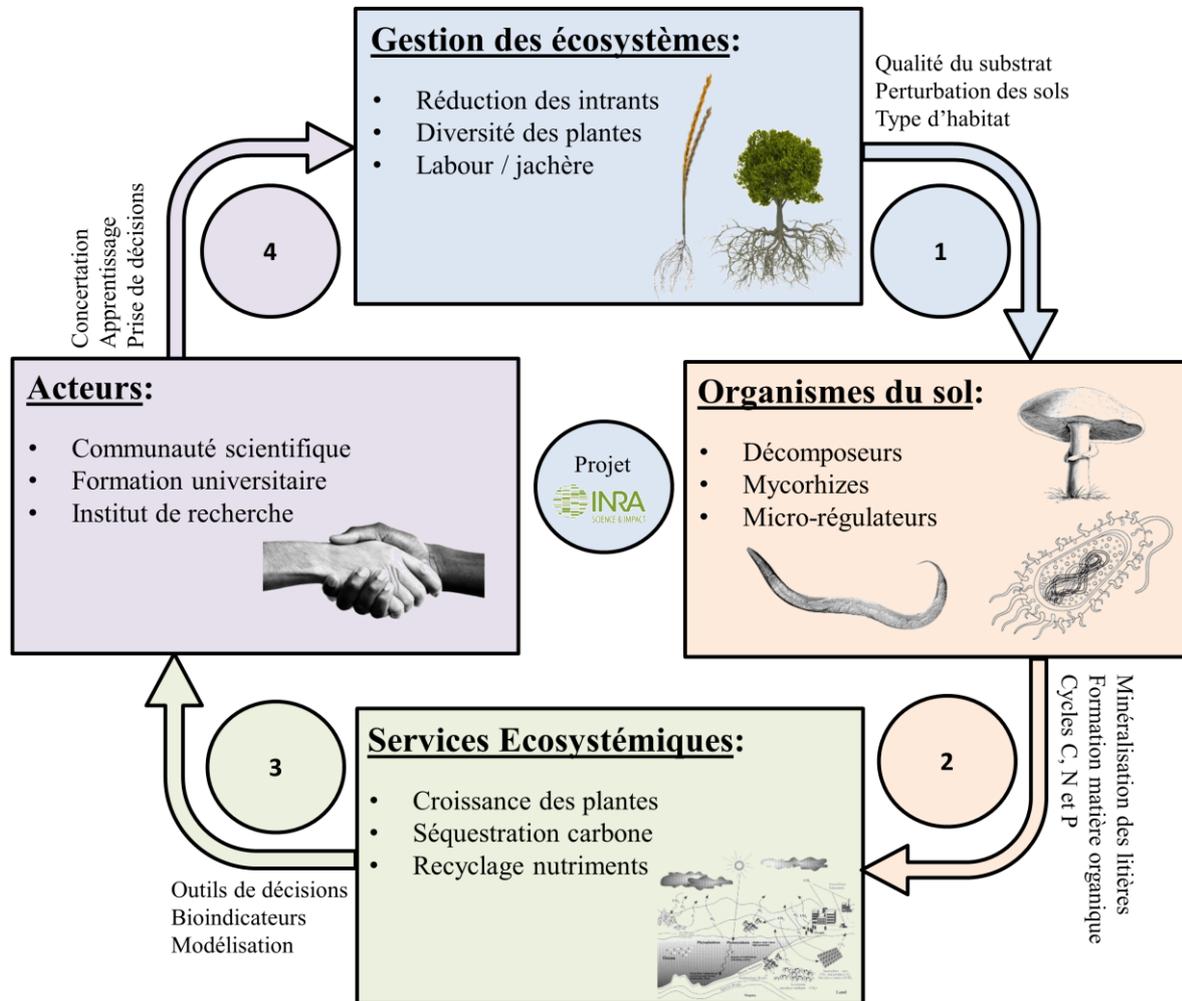


Figure 3 – Insertion du projet de recherche dans le contexte général et scientifique. La gestion durable des écosystèmes est en des enjeux centraux de l'INRA (1). Les pratiques mises en place et/ou la diversité végétale peuvent influencer la diversité et la structure des communautés des organismes du sol (2). L'ensemble de ces modifications peuvent, à leur tour, impacter un certain nombre de services écosystémiques (3). L'objectif de ce projet sera d'évaluer de petites à larges échelles la fonctionnalité des organismes du sol et leur rôle sur les cycles biogéochimiques en lien à la communauté scientifique et le transfert de savoir aux étudiants (4).

1.4 Insertion du programme de recherche dans le contexte général et scientifique

En lien avec les champs thématiques et enjeux stratégiques du département **EFPA**, le défi central de ce projet est ‘*la compréhension du fonctionnement des écosystèmes et des cycles biogéochimiques*’ (**CT1**). D’une manière générale, l’idée centrale de ce projet est que la **diversité fonctionnelle des communautés du sol** est le principal levier contrôlant les couplages entre cycles biogéochimiques carbone, azote et phosphore. A titre d’exemple, la minéralisation des nutriments et les dégagements de CO₂ dépendent non seulement de **la stœchiométrie du substrat** (Fanin *et al.* 2013), mais également de **la capacité des communautés** à dégrader la MO. Ainsi, le **(dé)couplage entre carbone et nutriments** apparaît être directement lié aux **besoins nutritionnels** des communautés (Fanin *et al.* 2016a, 2016b, 2017) mais également à **leur capacité à acquérir** les éléments limitants au sein de la matière organique (Fanin *et al.* 2016c, 2016d).

En lien avec le schéma stratégique du département EFPA, ce programme de recherche s’insèrera principalement dans le cadre du **défi 1** ‘*des processus et fonctions écologiques aux services écosystémiques*’. Nous emploierons des **approches multi-échelles** depuis les microorganismes (petite échelle en laboratoire) jusqu’au fonctionnement des écosystèmes (large échelle sur le terrain) (voir §4. Mise en œuvre du programme de recherche). L’un des objectifs principaux sur le court terme concernera le rôle de la **diversité végétale et des ressources** associées (**Axe 1**) sur les communautés microbiennes, et en retour, sur leur rôle lors **des couplages** entre cycles biogéochimiques. Entre autre, nous évaluerons le rôle fonctionnel des communautés sur les processus du sol liés aux **services écosystémiques de support** fournis par les écosystèmes forestiers : à titre d’exemple, **les limitations en nutriments** influencent fortement la productivité primaire nette et la séquestration du carbone, contraignant de ce fait la **multifonctionnalité** (l’ensemble des fonctions réalisées) au sein des écosystèmes terrestres (Figure 3).

Afin de mettre en œuvre ce projet, j’ai d’ores et déjà intégré des programmes de recherche (cf. **4. Mise en œuvre du programme de recherche**) comme les projets DIPTICC (‘**D**iversité et **P**roductivité des forêts **I**mpactées par le **C**hangement **C**limatique’ porté par Hervé Jactel - Biogeco) et Tea Time For Science (<http://www.teatime4science.org/>) en collaboration avec le réseau **RENECOFOR** de l’ONF. De plus, je viens de déposer un projet accompagnement jeune chercheur au département **EFPA** pour obtenir des financements complémentaires (**B**EnEFIC, **B**iodivErsité **E**cosystème **F**orestIer et **C**limat). Afin de remettre en contexte mon programme de recherche dans le contexte scientifique actuel, l’objectif ci-après sera de présenter avec plus de précisions certaines hypothèses qui sous-tendent aux trois axes pouvant influencer la fonctionnalité des communautés microbiennes du sol, et ainsi, le couplage entre cycles biogéochimiques : la **biodiversité** (**Axe 1**), l’**habitat** (**Axe 2**) et les **changements climatiques** (**Axe 3**). Au-delà de l’insertion dans le contexte scientifique local (cf §7. Intégration au laboratoire d’accueil ISPA), des discussions avec d’autres laboratoires et instituts de recherche (CNRS, IRD, CIRAD, IRSTEA) mais également à l’échelle internationale seront indispensables afin développer ce projet de recherche sur le plus long-terme (cf §8. Collaborations extérieures). Ainsi dans un second volet, ce document de travail sera utile afin de mieux comprendre l’insertion de mon projet professionnel dans (i) le cadre du laboratoire, (ii) le cadre de l’INRA et enfin (iii) le cadre international.

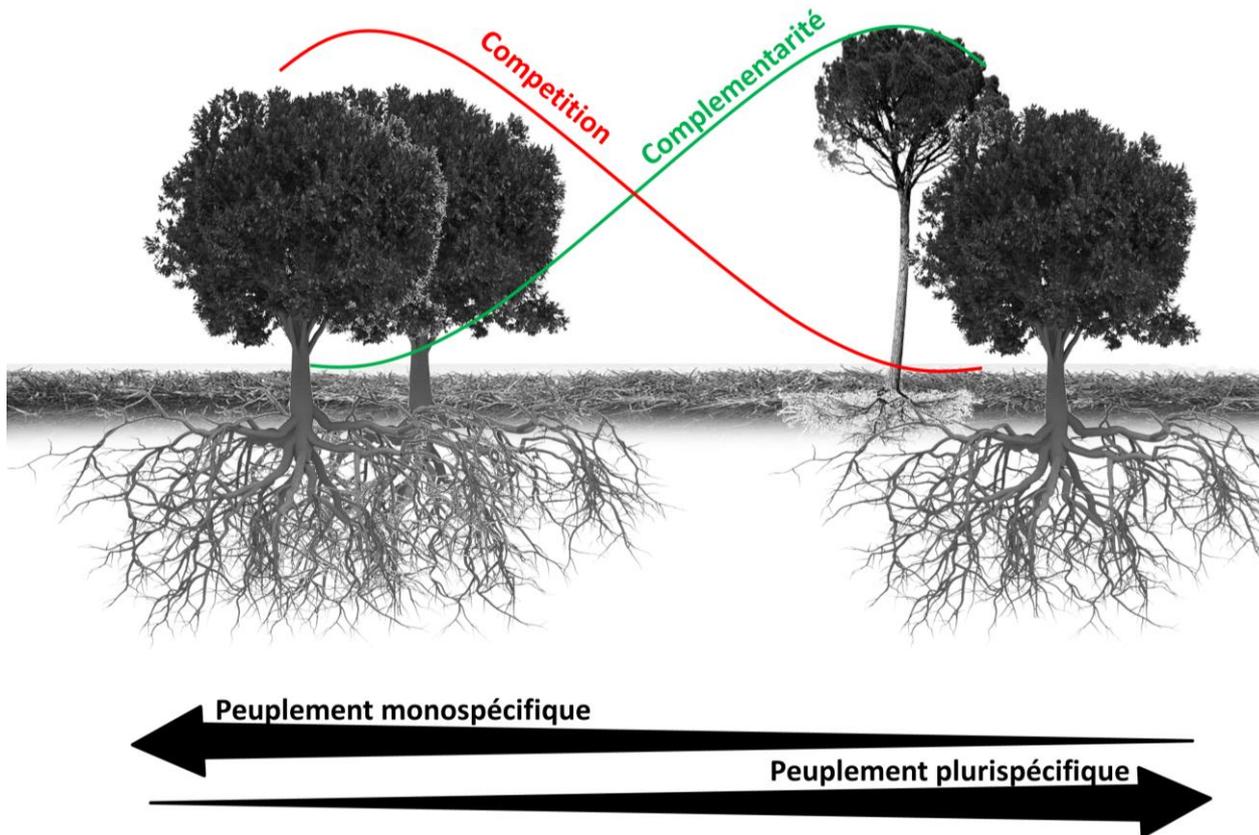


Figure 4 – Schéma théorique du type d'interaction attendu en fonction de la diversité des espèces végétales. Une meilleure partition de niche au niveau des systèmes racinaires devrait favoriser la complémentarité entre espèces avec d'importante conséquence sur le fonctionnement du sol.

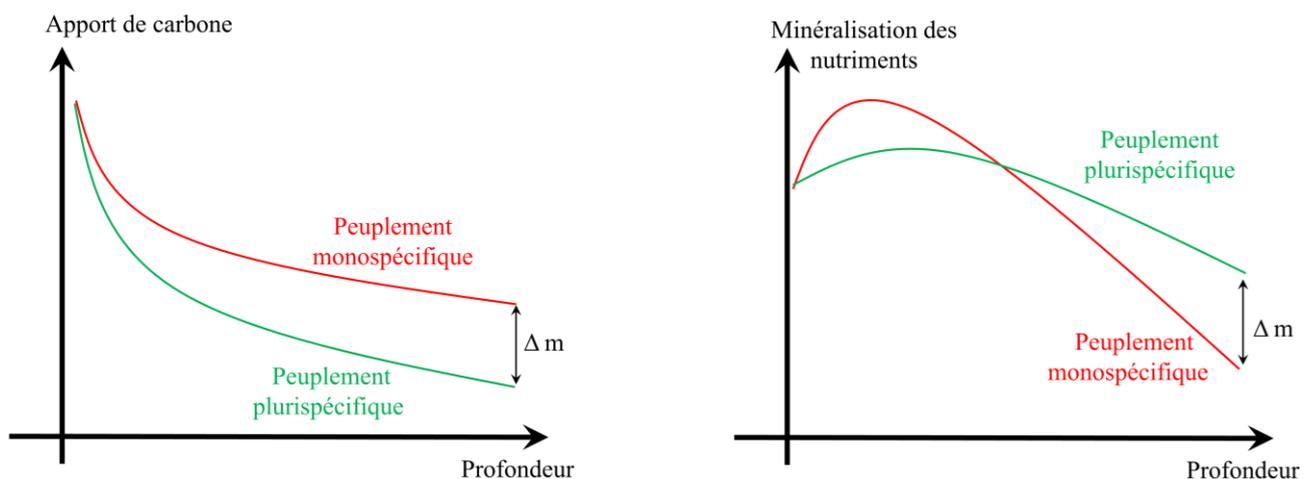


Figure 5 - Modèle de l'effet de la biodiversité le long du profil de sol sur les couplages entre cycles des éléments. Une meilleure partition de niche dans les peuplements plurispécifiques devrait influencer les entrées de carbone vers le sol en profondeur (ici noté Δm) et ainsi la fonctionnalité des organismes du sol. En retour, la minéralisation des nutriments devrait être plus importante en profondeur, démontrant ainsi un couplage entre éléments le long du profil de sol.

1.5 Importance de la biodiversité souterraine en forêt pour évaluer le recyclage des nutriments (AXE 1 : Biodiversité)

L'un des enjeux principaux de mon programme de recherche sera d'évaluer le rôle de la **biodiversité** sur la fonctionnalité des communautés du sol, et en retour, **sur le recyclage des nutriments** lors de la minéralisation de la MO. Une telle démarche permettra d'évaluer si des **peuplements plurispécifiques** peuvent accélérer le turnover des nutriments et la décomposition des litières en comparaison de **peuplements monospécifiques**. En particulier, l'hypothèse de **complémentarité** entre espèces (Cardinale *et al.* 2012) a été proposée afin d'expliquer la plus grande capacité des communautés végétales diversifiées à **capturer les ressources** et à **les convertir en biomasse** que des communautés peu diversifiées (Hooper *et al.* 1998 ; Cardinale *et al.* 2007 ; Zhang *et al.* 2012). Elle implique des **interactions positives** ou des **différences de niches** favorisant une **coexistence stable** entre espèces (Chesson *et al.* 2000 ; HilleRisLambers *et al.* 2012). Cependant, cette hypothèse ne prend en compte pour le moment que **les parties aériennes** des végétaux (c.-à-d., tiges et feuilles), et de **nombreuses inconnues** subsistent sur ce qu'il se passe **dans le sol sous-jacent** (c.-à-d., racines). En particulier, il est envisageable que les **systèmes racinaires** de différentes espèces soient séparés **spatialement le long du profil de sol** afin d'optimiser les prélèvements de nutriments nécessaires à la production de biomasse. Une telle séparation des systèmes racinaires le long du profil de sol peut avoir des répercussions non seulement sur la **productivité primaire nette**, mais également sur **le fonctionnement du sol**. En effet, l'activité des microorganismes est étroitement liée **aux principales limitations du milieu** (Fanin *et al.* 2016a), et une modification de **la disponibilité des nutriments** le long du profil de sol peut avoir d'importantes conséquences sur la dégradation de la MO et le stockage de C. Face à l'état des connaissances actuelles, nous formulons l'hypothèse suivante:

Hypothèse 1 : La partition de niche entre systèmes racinaires le long du profil de sol augmente la fonctionnalité des communautés microbiennes et le recyclage des nutriments.

En plus d'étudier l'impact de la biodiversité sur la **productivité racinaire**, il est plus que jamais nécessaire de quantifier l'impact des racines sur les processus biologiques du sol afin d'en tirer des enseignements pour le **fonctionnement des écosystèmes**. Une **meilleure répartition des systèmes racinaires** entre espèces devrait permettre de maintenir une productivité racinaire plus importante au sein de **peuplements plurispécifiques**, et en retour, maintenir un fonctionnement du sol plus élevé que pour des **peuplements monospécifiques** (Figure 4). En particulier, les **flux de carbone** fournis par les **racines** aux communautés microbiennes devraient être plus élevés le long du profil de sol, permettant ainsi de maintenir une activité importante et un recyclage des nutriments actif dans les **horizons profonds** (Figure 5). Néanmoins, on ne connaît que très peu de chose sur les **mécanismes** mis en place par les communautés microbiennes en réponse à une meilleure partition de niche entre systèmes racinaires. En conséquence, il paraît essentiel de regarder non seulement l'impact de la **diversité des arbres** sur la **productivité**, mais également sur **les conséquences en cascade** pouvant influencer les fonctions du sol liées aux **services écosystémiques de support** fournis par ces forêts (p.ex., recyclage des nutriments).

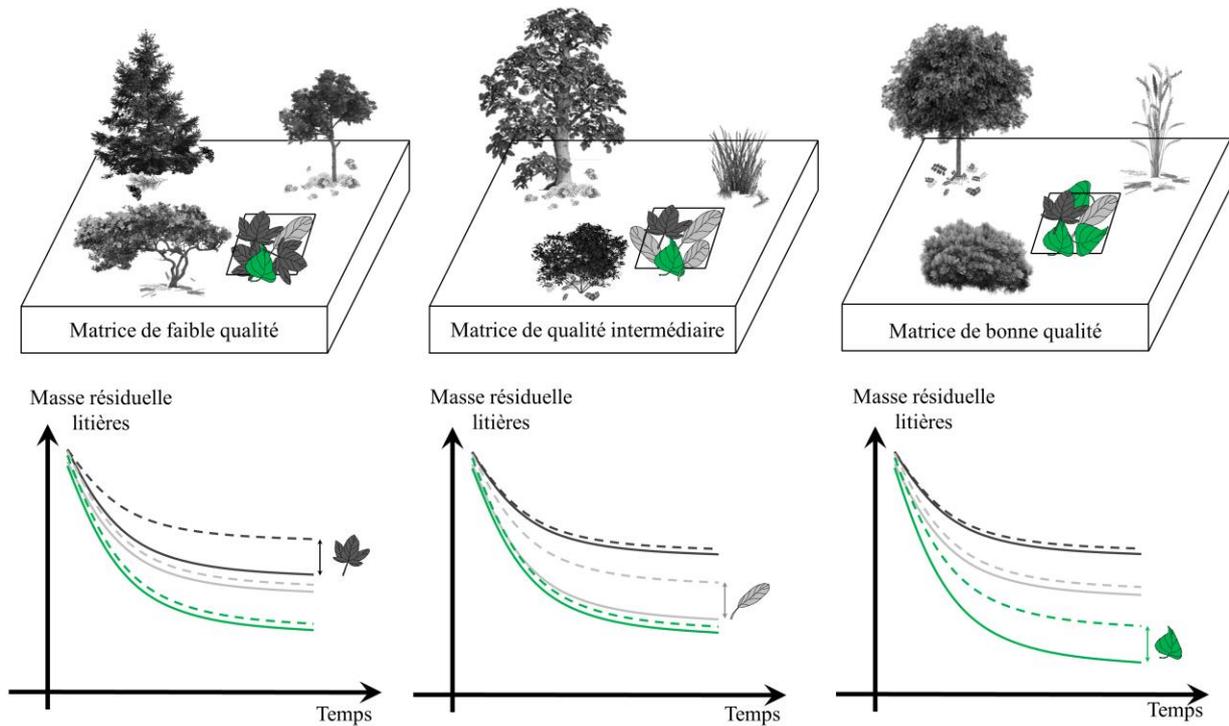


Figure 6 – Résultats attendus selon l’hypothèse ‘d’interaction matrice-substrat’. Plus que ‘l’avantage du terrain’, la décomposition de substrats au sein d’un milieu diversifié devrait dépendre de la qualité moyenne du mélange en interaction à la qualité de la matrice. Adapté d’après Freschet *et al.* (2012a).

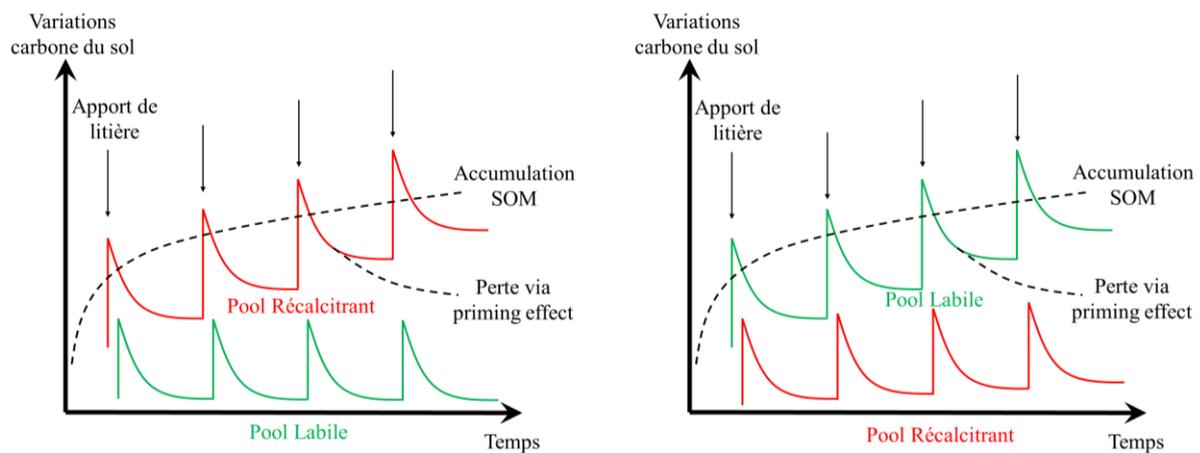


Figure 7 - Modèle d’incorporation des litières à la MO du sol. Il est généralement reconnu que la fraction récalcitrante des litières comme la lignine constitue la fraction qui s’incorpore à la MO du sol. La fraction labile est décomposée entièrement et les pertes de carbone sont principalement reliées au priming effect. Cependant et contrairement à ce paradigme, la fraction soluble et en particulier les produits microbiens pourraient être le principal moteur de l’accumulation de la MO lors de la décomposition des litières, la proportion de carbone récalcitrant incorporée étant relativement faible sur le long terme (Cotrufo *et al.* 2013 ; Cotrufo *et al.* 2015).

1.6 Nécessité de coupler de nouvelles théories pour mieux comprendre le rôle de la biodiversité lors du processus de décomposition (AXE 1 : Biodiversité)

Une plus grande **richesse spécifique d'arbres** en forêt augmente de ce fait la **diversité des substrats** mis à disposition des décomposeurs. Cependant, on ne connaît encore que très peu de choses sur le rôle des microorganismes lors des '**effets de diversités**' observés au sein des mélanges de litière. En particulier, la présence d'une plus grande diversité de substrats carbonés pourrait stimuler la **diversité fonctionnelle** des communautés, une meilleure **complémentarité**, ou des **transferts d'azote** d'une litière vers une autre (Schimel & Hättenschwiler 2007 ; Gessner *et al.* 2010). Par ailleurs, les microorganismes pourraient développer un '**avantage du terrain**' (hypothèse 'home-field advantage') en raison d'une '**adaptation locale**' des communautés à leur litière (Gholz *et al.* 2000). Cet effet d'affinité entre les décomposeurs et leurs substrats a récemment été amendé pour les mélanges de litières avec l'hypothèse '**d'interaction matrice-substrat**' (hypothèse 'substrate-matrix interaction'), stipulant que la composition de la communauté des décomposeurs devrait refléter la qualité moyenne de la matrice de litière plutôt que des effets 'espèces-spécifiques' (Freschet *et al.* 2012a) (Figure 6). Cependant, si les effets positifs synergiques dépendent plutôt de **la qualité moyenne du mélange** ou **la dissimilarité entre litières contrastées** reste une question essentielle pour mieux prédire le recyclage des nutriments lors de la minéralisation de la MO (Palacio-Garcia *et al.* 2017).

Hypothèse 2 : La diversité des ressources augmente la fonctionnalité des communautés du sol et leur capacité à recycler la MO et le turnover des nutriments.

Au-delà des interactions matrice-qualité au sein des mélanges et du processus de décomposition, la vision selon laquelle la formation de la MO dépendrait uniquement du pool récalcitrant des litières a été récemment remise en cause par l'hypothèse '**d'efficacité microbienne-stabilisation de la matrice**' ('microbial efficiency-matrix stabilization') (Cotrufo *et al.* 2013 ; Cotrufo *et al.* 2015). En particulier, il a été proposé que le pool labile des litières, en stimulant la formation de **produits microbiens**, serait le **principal précurseur de la formation de la MO du sol** (Clemente *et al.* 2011 ; Mambelli *et al.* 2011 ; Dümig *et al.* 2012). Ainsi, la MO nouvellement formée à cause **des chutes répétées litières** pourrait dépendre de l'activité des communautés du sol et compenser les pertes de carbone liées à l'hypothèse du '**priming effect**', défini comme la respiration supplémentaire de la MO ancienne suite à l'ajout de MO fraîche (Figure 7). Pourtant, on ne connaît encore presque rien des interactions entre **qualité de la matrice, effets de diversité** et **formation de la MO** au sein de peuplements plurispécifiques. En conséquence, il paraît essentiel d'évaluer les interactions entre **les communautés du sol** et **la diversité de leurs substrats** afin d'évaluer l'évolution des **flux de nutriments** et des **stocks de carbone** en forêts mixtes. Malgré le challenge lié aux limitations méthodologiques et conceptuelles (isotopie et suivi des éléments), le couplage de différentes hypothèses issues de différents champs thématiques apparaît plus que nécessaire afin de permettre des avancées significatives sur le rôle de des communautés du sol lors des 'effets de diversité'.

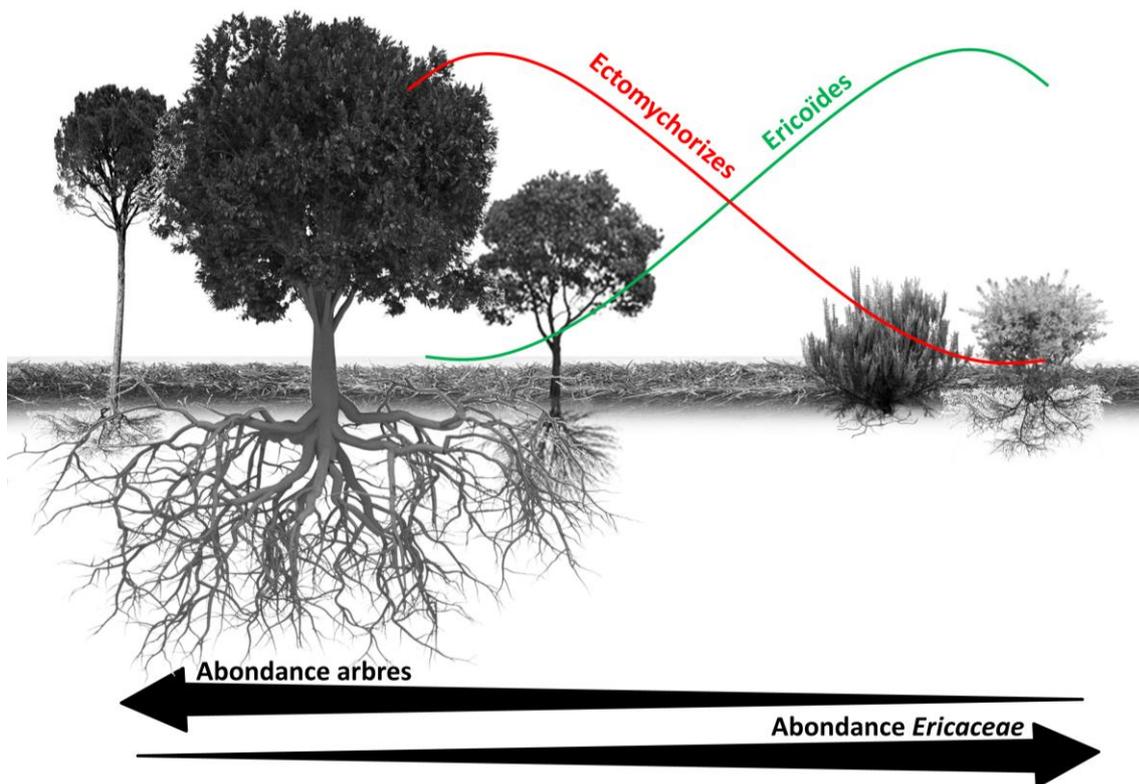


Figure 8 – Schéma théorique du type champignons mycorhiziens attendu en fonction de la dominance des espèces végétales. Les proportions de champignons ectomycorhiziens et d'éricoïdes devraient dépendre de l'abondance d'arbres et de buissons *Ericaceae* dans le sous-bois forestier.

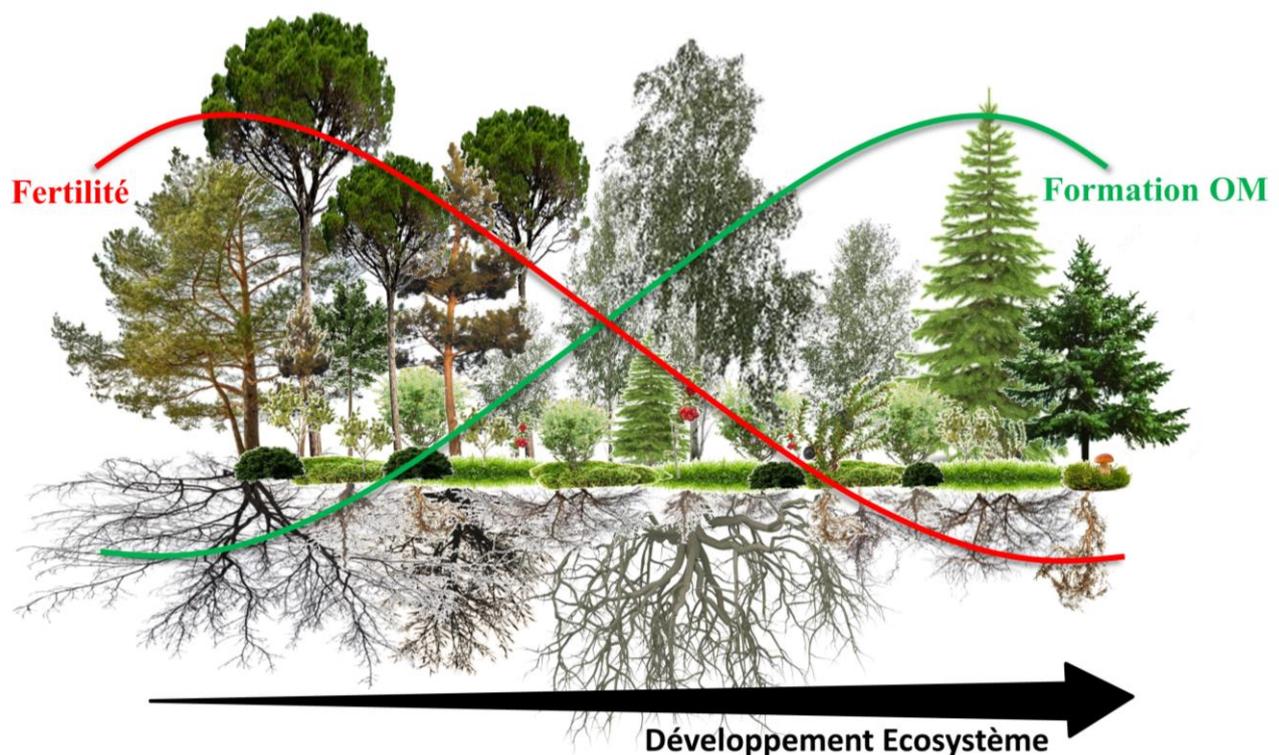


Figure 9 – Schéma théorique de succession végétale au cours du développement des écosystèmes. Les proportions de buissons et d'éricoïdes devraient augmenter depuis les stades jeunes vers les stades anciens de succession, ralentissant ainsi le recyclage de la MO et diminuant la fertilité des sols. Adapté d'après Fanin *et al.* (2017 – *En préparation*).

1.7 Vers une meilleure prise en compte des groupes fonctionnels de plantes et des champignons mycorhiziens associés (AXE 1 : Biodiversité)

Au-delà de l'aspect diversité des feuilles au sein des mélanges de litière, la **biodiversité** peut être également considérée en terme de **groupes fonctionnels de plantes** (GFP) : arbres, buissons, graminées, légumineuses ou mousses. Ces différents GFP vivent en association avec des microorganismes spécialisés : bactéries symbiotiques, champignons saprotrophes, mycorhizes. Jusqu'à présent, la plupart des études s'intéressent majoritairement à la **stratification verticale** entre saprotrophes et champignons mycorhiziens le long du profil de sol. Ces **interactions négatives** - plus connue sous le nom d'**effet Gadgil** - résultent d'une **compétition** pour acquérir l'azote au sein de la MO, ralentissant de ce fait le **cycle du carbone** (Fernandez & Kennedy 2015 ; Averill *et al.* 2016). Pourtant, on ne connaît encore que très peu de chose sur les **interactions horizontales** entre **champignons mycorhiziens**, en dépit de leur rôle prépondérant sur le cycle de l'N et l'accumulation de la MO (Clemmensen *et al.* 2015). En particulier, les forêts landaises de **pins maritimes** présentent un sous-bois riche en **buissons Ericaceae** (p. ex., *Erica* et *Calluna*), ces deux GFP étant associés à différents types de **champignons mycorhiziens** : les **ectomycorhizes** et les **éricoïdes**, respectivement (Figure 8). Il paraît par conséquent primordial d'évaluer les interactions entre **groupes fonctionnels de champignons mycorhiziens** en fonction de la structure des communautés végétales, car les implications sur le **management et la gestion du sous-bois** pourrait s'avérer intéressante pour augmenter la productivité primaire nette au sein des forêts de production.

Hypothèse 3 : Les interactions horizontales entre champignons ectomycorhiziens et éricoïdes réduisent la disponibilité en nutriments et le recyclage de la MO.

A titre d'exemple en milieu boréal, l'abondance croissante des **buissons Ericaceae** le long des stades de succession **diminue** drastiquement les **taux de décomposition** (Wardle *et al.* 2012). En particulier, l'augmentation significative des **champignons éricoïdes** favorise la stabilisation biochimique de la MO (Clemmensen *et al.* 2015), probablement en raison des difficultés à décomposer leur propre nécromasse riche en mélanine et chitine (Fernandez & Koide 2014). La **réduction de la disponibilité en carbone et en azote** diminue en retour l'activité des décomposeurs **saprotrophes**, ce qui renforce l'accumulation de l'humus et conduit à une **limitation progressive en nutriments** au fur et à mesure du développement de l'écosystème (Figure 9) (Clemmensen *et al.* 2013). Ces nouvelles conditions, également **défavorables au développement des champignons ectomycorhiziens**, diminuent fortement la proportion d'arbres à stratégies de croissance rapide (p. ex., *P. sylvestris*), laissant ainsi petit à petit la place des espèces à croissance lente et tolérantes au stress (p. ex., *E. hermaphroditum*). Cependant lors de mes travaux en Suède, nous avons réussi à démontrer que les patterns de succession pouvaient être inversés lorsque les buissons étaient supprimés manuellement (après 20 ans de suppressions), augmentant de ce fait la **disponibilité en azote** et les taux de décomposition en lien à une augmentation significative **des champignons mycorhiziens** (Fanin *et al.* en prép.). Cela démontre le rôle du **sous-bois** est très probablement sous-estimé **sur la fertilité des sols** et en retour sur **la croissance des arbres** à cause **d'un ralentissement des cycles des nutriments**.

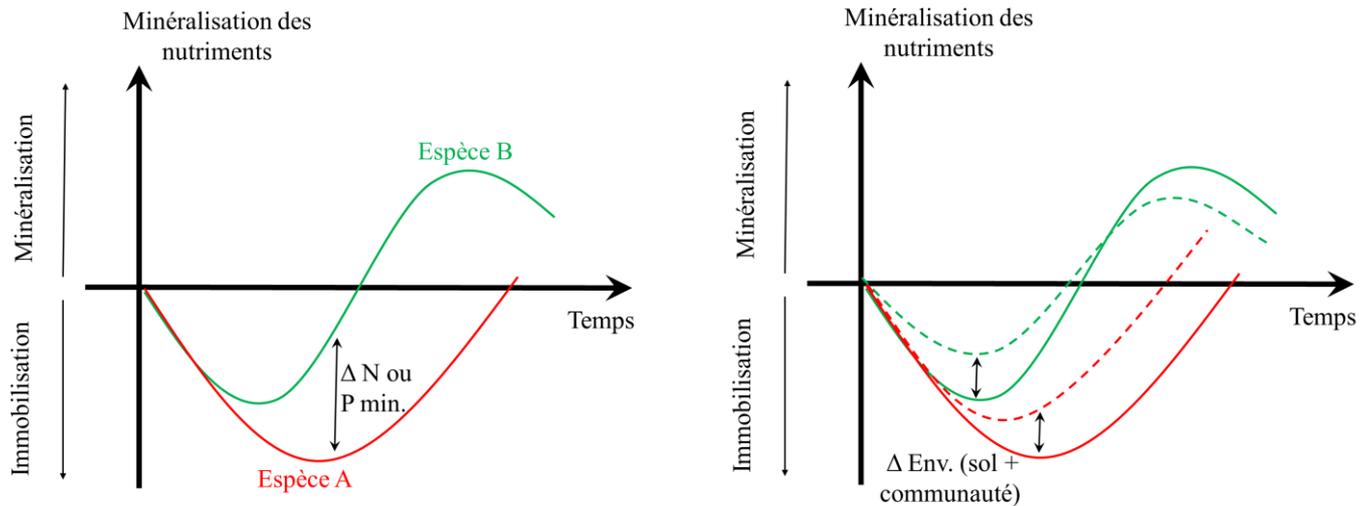


Figure 10 – Importance potentielle des communautés de décomposeurs lors de la minéralisation des nutriments. En fonction de la stœchiométrie C:N:P et des éléments disponibles dans le milieu, le relargage des nutriments dans l'environnement varie entre espèce selon les besoins nutritifs des communautés microbiennes. En plus de cette variation initiale, les capacités fonctionnelles des communautés et leurs interactions avec l'environnement jouent un rôle encore méconnu qui doit être quantifié pour une meilleure prise en compte du rôle des communautés lors de la minéralisation des nutriments.

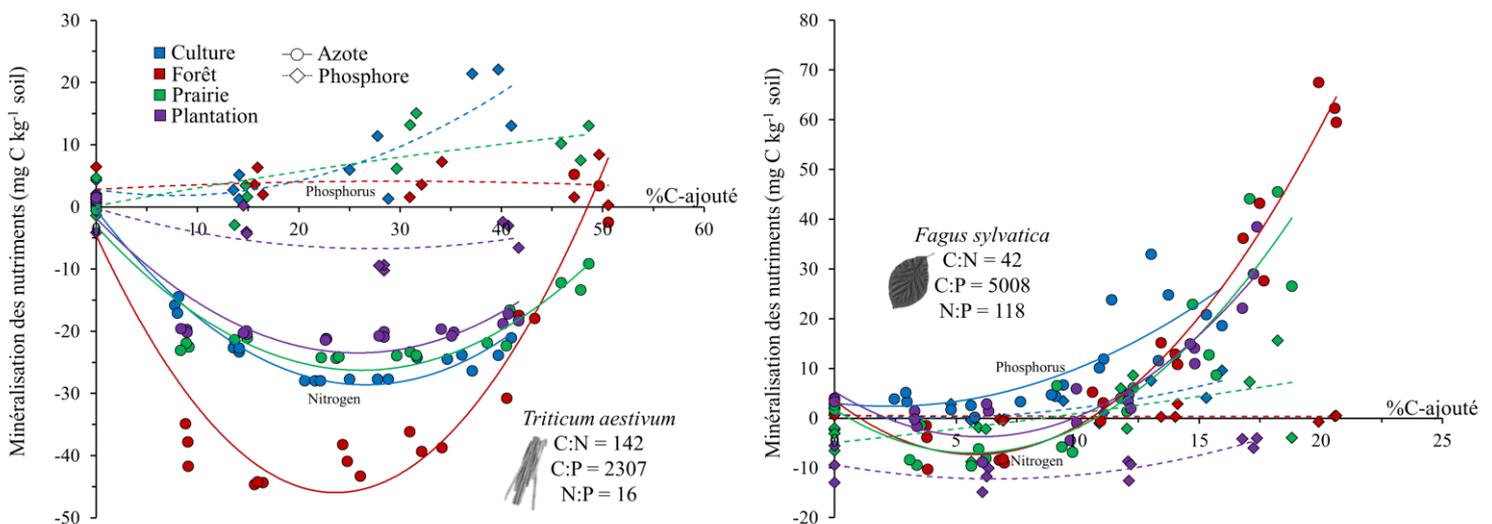


Figure 11 – Exemple de la variabilité de l'immobilisation-minéralisation des nutriments entre écosystèmes. La minéralisation des nutriments dépend en premier lieu de la qualité du substrat (litière de blé vs. litière de hêtre). Cependant, entre écosystèmes, une part non négligeable de la minéralisation est liée aux ressources disponibles du sol, à la fonctionnalité des microorganismes et à leurs interactions. Hiérarchiser et évaluer la part de chaque facteur est la prochaine étape pour mieux intégrer le rôle des microbes dans les modèles prédictifs de décomposition. Figure adaptée de Fanin *et al.* (2016a - *Biogeochemistry*).

1.8 Mieux évaluer le rôle fonctionnel des communautés du sol lors de la minéralisation des litières (AXE 2 : Habitat)

Jusqu'à récemment, les caractéristiques physiques et chimiques intrinsèques aux litières (généralement mesurées comme **les ratios stœchiométriques C:N:P** ou les différentes **formes de carbone**) étaient considérées comme les principaux facteurs prédictifs influençant les taux de décomposition et la minéralisation des nutriments (Aber *et al.* 1990 ; Aerts 1997 ; Cornwell *et al.* 2008). Par exemple, dans une étude de transplantation réciproque de 16 espèces différentes de litières entre biomes, Makkonen *et al.* (2012) ont démontré qu'un petit sous-ensemble des **caractéristiques des litières** (p. ex., [Mg] et tannins) expliquait la plus grande partie de la variation de la perte en masse. En raison de ce contrôle des '**traits des litières**', les différences dans les taux de minéralisation au cours de la décomposition devraient se traduire par une consommation plus élevée des litières facilement dégradables (p. ex., riches en contenu solubles et holocellulose) et la persistance des litières plus récalcitrantes qui sont plus résistantes à la dégradation (p. ex., riches en lignine et de métabolites secondaires).

Cependant, au-delà du contrôle de la qualité de la litière, les **ressources du milieu** et les différences dans la **fonctionnalité des communautés du sol** peuvent aussi influencer une part significative de la variation locale des taux de minéralisation (Figure 10) (Keiser *et al.* 2011 ; Bradford *et al.* 2014). En particulier, si la litière est pauvre en azote, l'ammonium et le nitrate disponibles dans l'environnement peuvent permettre d'atténuer cette limitation, et ainsi, d'augmenter le taux de décomposition des litières (Fanin *et al.* 2016a). Lorsque le milieu devient ou est initialement pauvre en nutriments, les communautés microbiennes, *via* la production d'**enzymes extracellulaires** (EE) plus ou moins spécialisées, vont à leur tour influencer la dégradation du substrat et ainsi modifier la trajectoire de minéralisation initiale mais aussi **les produits résultants** du processus de décomposition (Wickings *et al.* 2012 ; Wallenstein *et al.* 2013 ; Fanin *et al.* 2016b). Pourtant, l'importance des communautés microbiennes n'a que rarement été quantifiée lors du **recyclage de la MO**, et une meilleure compréhension du rôle fonctionnel des organismes du sol pourrait nous permettre de mieux appréhender le rôle des microorganismes et les incorporer de façon explicite dans les **modèles biogéochimiques** (Allison 2012 ; Wieder *et al.* 2015).

Hypothèse 4 : La décomposition des litières dépend des ressources du milieu et des capacités fonctionnelles des communautés microbiennes associées.

A titre d'exemple, j'ai démontré que la minéralisation des nutriments entre litière de blé et litière de hêtre dépendait principalement de la qualité initiale des litières. Cependant, une part importante de la variabilité des taux de minéralisation dépendait aussi de la **disponibilité en nutriments du milieu** et des **communautés de décomposeurs très contrastées entre les différents écosystèmes** (Figure 11, Fanin *et al.* 2016b). Ces résultats suggèrent que **le type de litière** est le principal facteur contrôlant les besoins en carbone par rapport aux besoins en nutriments, alors que **les propriétés physico-chimiques du sol** est le facteur principal contrôlant les besoins en azote par rapport aux besoins en phosphore. Ainsi, **évaluer l'importance de chaque facteur lors du processus de décomposition et les hiérarchiser** apparaît être comme la prochaine étape logique afin d'améliorer notre compréhension du couplage entre cycle du carbone et des nutriments au sein des écosystèmes terrestres (Bradford *et al.* 2016).

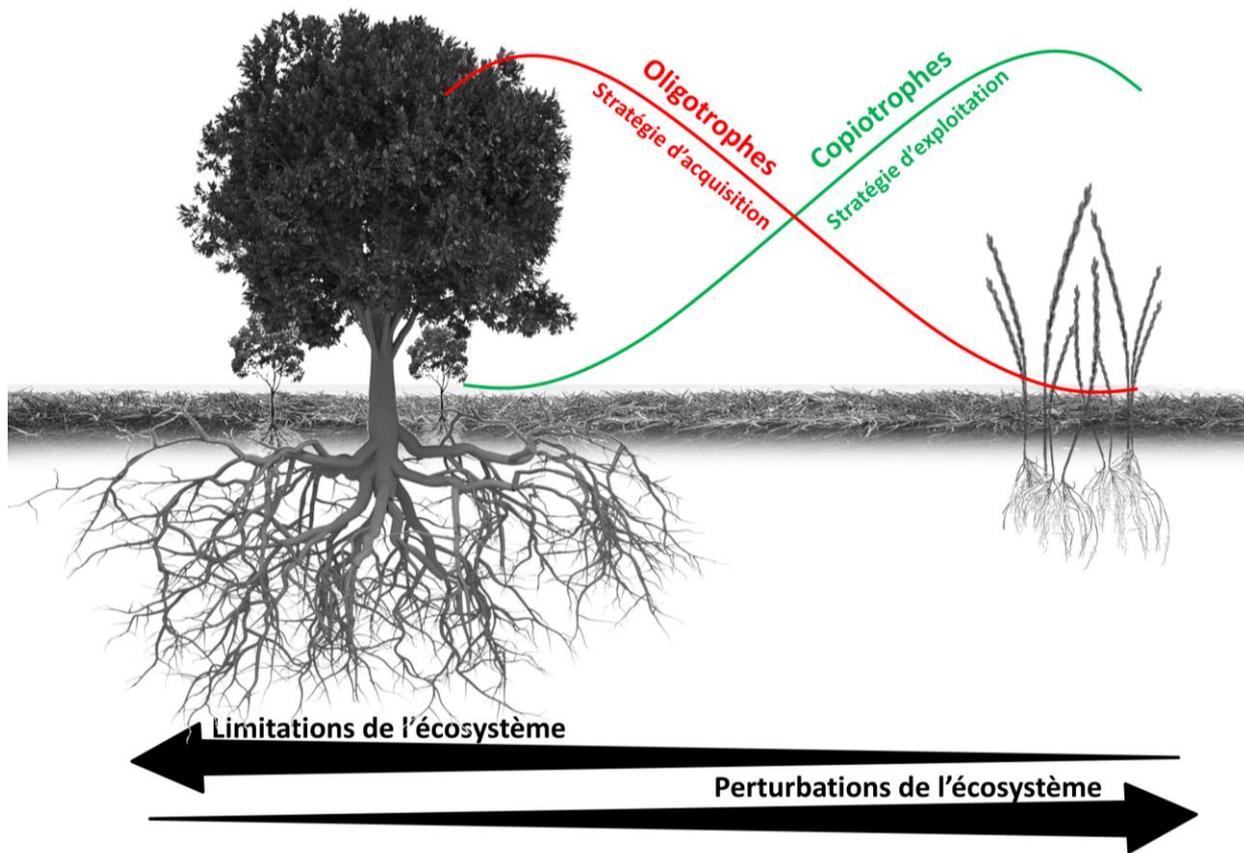


Figure 12 – Schéma théorique des communautés microbiennes et stratégies attendues entre écosystèmes forestiers et cultivés. Les proportions de copiotrophes et d’oligotrophes en lien à des stratégies d’exploitation et d’acquisition des ressources devraient dépendre des limitations en carbone et nutriments et des fréquences de perturbation.

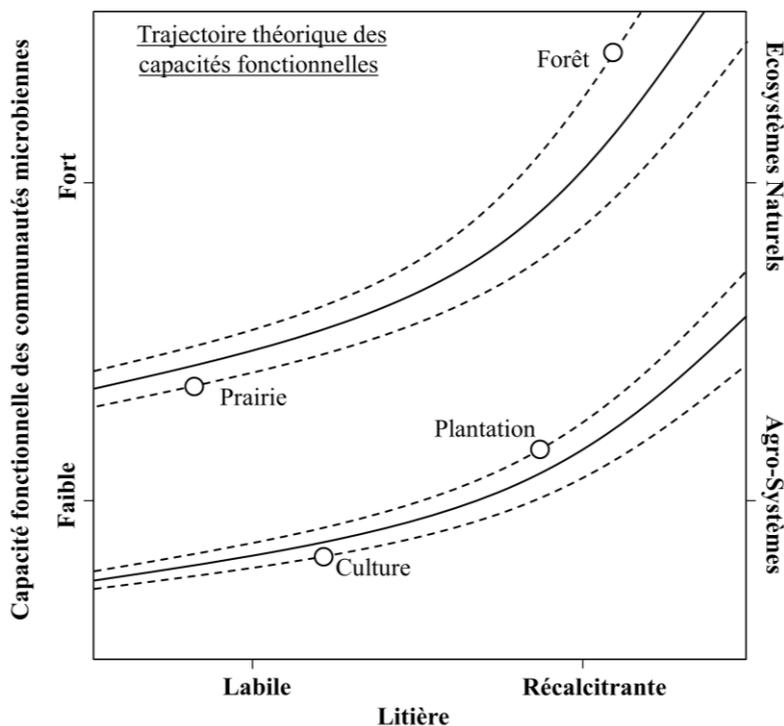


Figure 13 - Trajectoires théoriques de la capacité fonctionnelle des communautés microbiennes en fonction de la litière, de l'environnement et de l'utilisation des terres.

Les deux lignes noires indiquent deux trajectoires potentielles des capacités à décomposer un large éventail de substrats, et les lignes en pointillés indiquent la variation autour des courbes de capacité. Les trajectoires sont une manière dynamique d’illustrer que la capacité fonctionnelle d’une communauté donnée peut se déplacer d’un point à un autre au cours de la succession végétale ou de l’impact des perturbations humaines. Les lignes en pointillés représentent le fait que nous pouvons trouver de multiples trajectoires dans l’environnement qui sont influencées par une multitude de facteurs locaux qui peuvent modifier les trajectoires initiales des capacités fonctionnelles. Adapté d’après Fanin *et al.* (2016c).

1.9 Impact de l'usage des terres lors du processus de décomposition (AXE 2 : Habitat)

L'un des moyens les plus efficaces d'évaluer le rôle de l'habitat **sur la fonctionnalité des communautés microbiennes** est l'approche comparative entre écosystèmes. En particulier, de nombreuses études ont démontré des variations dans les proportions de **champignons et bactéries** en fonction de l'**usage des terres** (Jangid *et al.* 2008 ; Jésus *et al.* 2009 ; Strickland & Rousk 2010 ; Fanin *et al.* 2016b). Par exemple, l'effet des fertilisations répétées et l'**ouverture des cycles N et P** couplé à une **déstructuration physique des hyphes mycéliens** en milieu agricole favorisent le développement de bactéries à croissance rapide en lien à des **stratégies d'exploitation** (cf. § 1.2) (Fierer *et al.* 2003 ; Kramer & Gleixner 2008 ; Fanin *et al.* 2014). A l'inverse, un **appauvrissement progressif en nutriments** couplé à un **ralentissement des taux de processus** en milieu forestier favorisent le développement de **champignons ectomycorhiziens et lignolytiques** à croissance plus lente en lien à des **stratégies d'acquisition** (Lindahl & Tunlid 2015 ; Shah *et al.* 2016 ; Averill *et al.* 2016). Bien entendu, l'attribution d'un caractère copiotrophe aux bactéries ou oligotrophe aux champignons ne reflète pas la variabilité de l'**état métabolique et des traits physiologiques** de tous les **taxons microbiens** au sein de ces groupes et doit être prise avec précaution (Rousk & Frey 2015, Fanin *et al.* 2016b). Néanmoins, si les écosystèmes cultivés **perdent des fonctions de dégradation** (p. ex., décomposition formes carbonés complexes) et/ou **diminuent l'efficacité d'utilisation des nutriments** (p. ex., *via* la production d'enzymes oxydatives) en comparaison des écosystèmes forestiers apparaît comme une question fondamentale afin d'évaluer le rôle fonctionnel des communautés microbienne un **lors du recyclage du carbone et des nutriments** (Figure 12).

Hypothèse 5 : L'intensification d'usage des terres diminue la diversité fonctionnelle des microorganismes et leur capacité à dégrader une large gamme de litières.

Au-delà de l'effet direct des perturbations anthropiques, la question de l'effet **l'intensification de l'usage des terres** sur la fonctionnalité des communautés microbiennes du sol n'a été que trop peu étudiée en dépit de ses conséquences potentielles sur le **cycle des nutriments** et le **stockage du carbone**. En particulier, la question de savoir si les écosystèmes cultivés (culture, plantation) ne possèdent pas les mêmes capacités fonctionnelles à décomposer différentes qualités de litières en comparaison des écosystèmes moins perturbés (forêt, prairie) pourrait avoir d'importantes répercussions sur nos prédictions des flux de nutriments lors du processus de décomposition (Figure 13). En effet, les communautés de décomposeurs issues **de milieux pauvres** pourraient avoir une **capacité plus grande à décomposer** une large gamme de litières que les communautés issues **de milieux plus riches** (Keiser *et al.* 2014 ; Fanin *et al.* 2016c). Cette hypothèse 'd'**amplitude fonctionnelle**' ('functional breadth hypothesis') serait liée à l'**adaptation locale** des communautés ainsi qu'à l'**abondance et la disponibilité des ressources** dans l'environnement (Gholz *et al.* 2000). Cette hypothèse pourrait servir de liant entre départements EFPA et EA afin de développer une action commune entre différents départements de l'INRA face à des questions d'actualité en **écologie fonctionnelle et agroécologie** (p. ex., 4 pour 1000).

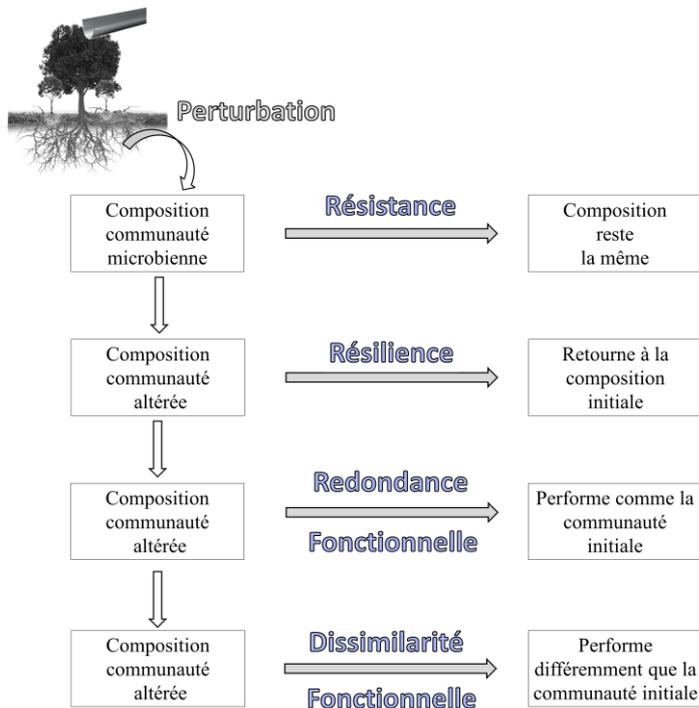


Figure 14 - Schéma théorique montrant comment la perturbation peut modifier ou non la fonctionnalité des communautés. Une perturbation n'affectera pas les processus de l'écosystème si les communautés sont résistantes, résilientes, ou fonctionnellement similaires. Adapté d'après Allison & Martiny (2008).

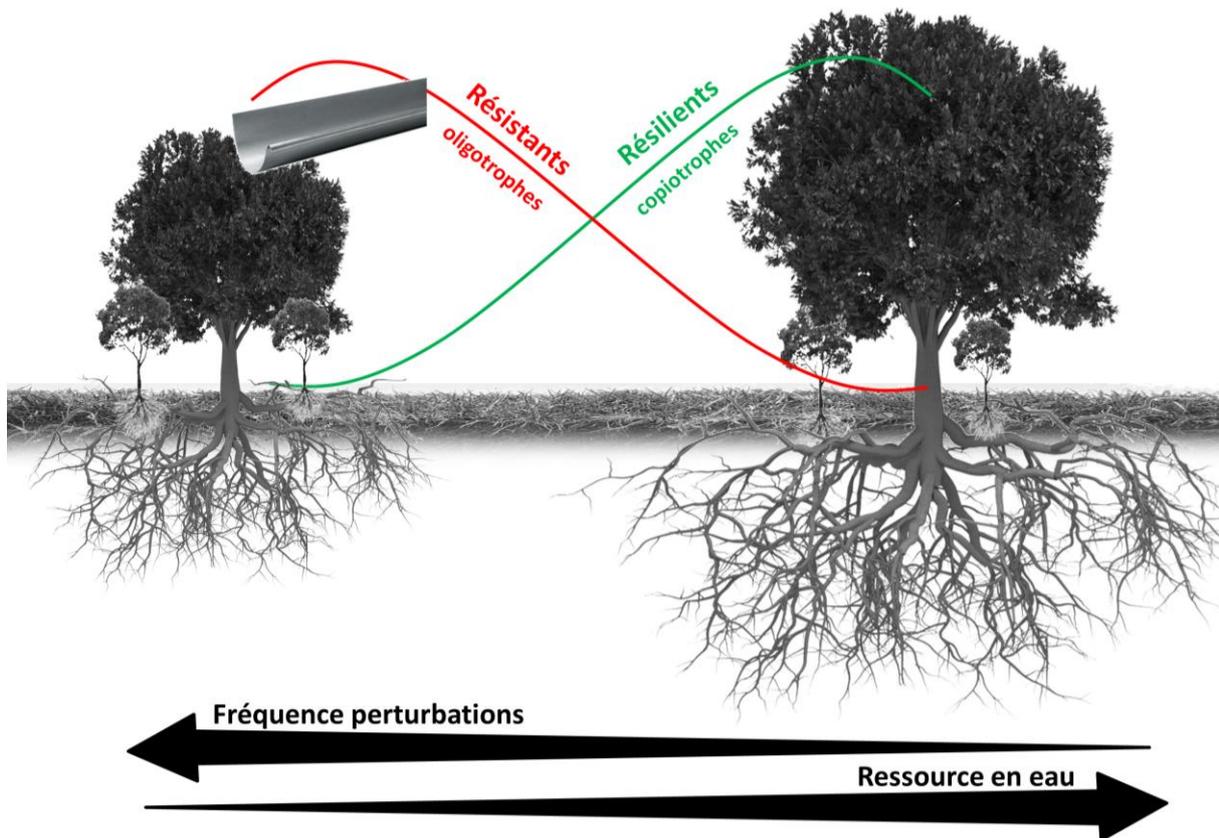


Figure 15 - Schéma théorique de la stabilité attendue des communautés microbiennes en lien aux modifications du climat. Les proportions d'oligotrophes et de copiotrophes influencent la résistance et ou la résilience des communautés, respectivement.

1.10 Nécessité de prendre compte les changements climatiques pour appréhender la stabilité des communautés microbiennes (AXE 3 : Climat)

Outre les approches impliquant la **biodiversité** (cf. § 1.5, 1.6, 1.7) et l'**habitat** (cf. § 1.8, 1.9), un troisième type de démarche pour évaluer la fonctionnalité des communautés microbiennes est basé sur l'axe du **climat**. En particulier, les **événements de sécheresse** vont très certainement augmenter dans le futur à l'échelle globale, et particulièrement sous le **climat méditerranéen** (Breshears *et al.* 2005). Cependant, si les perturbations des **régimes de précipitations** influencent les **capacités fonctionnelles** des communautés, ou si à l'inverse, ces dernières sont **fonctionnellement équivalentes** est une question centrale dans le cadre des changements climatiques. Selon Allison et Martiny (2008), trois cas de figures peuvent être évoqués pour étayer l'hypothèse selon laquelle les communautés microbiennes sont équivalentes. Après une perturbation, (p. ex., sécheresse), les communautés microbiennes du sol peuvent être (i) **résistantes** et ne pas changer ; (ii) **résilientes** et retourner rapidement à la composition initiale ; ou (iii) **fonctionnellement similaires**, signifiant que les processus de de l'écosystème ne sont pas modifiées par des changements dans la composition des communautés. Si aucune de ces conditions n'est respectée, alors des modifications de la structure des communautés microbiennes auront un impact sur les fonctions écologiques comme la décomposition des litières et la minéralisation des nutriments (Figure 14). Pourtant, on ne sait encore que très peu de chose sur la **stabilité** des communautés du sol après sécheresse et si ces dernières sont capables de conserver leurs capacités fonctionnelles lors de la décomposition de la MO.

Hypothèse 6 : La stabilité des communautés du sol permet de conserver les capacités fonctionnelles à recycler la MO.

En particulier, la **survie** et la **propagation** sont des aspects essentiels des stratégies mises en place par les communautés microbiennes dans un environnement changeant. Par exemple, les copiotrophes présentent **une plus grande capacité de dispersion** en lien à des taux de croissance élevés (Lindström & Langenheder 2012), alors qu'à l'inverse les oligotrophes présentent une **importante capacité de résistance face perturbations répétées** en dépit de taux de croissance plus faibles (Klappenbach *et al.* 2000 ; Fierer *et al.* 2007). En particulier, il existe de nombreuses preuves issues de l'écologie végétale et du sol montrant que les *K*-stratégistes sont plus **résistants**, mais moins **résilients**, face aux perturbations que les *r*-stratégistes (Figure 15) (Grime 2006 ; Haddad *et al.* 2008 ; Bapiri *et al.* 2010 ; De Vries *et al.* 2012). Pourtant, de telles théories n'ont que trop rarement été évaluées à l'échelle des communautés microbiennes, et on se encore quasiment rien sur les mécanismes mis en place pour maintenir les capacités fonctionnelles après perturbations vis-à-vis du cycle du carbone d'une part, et des cycles des nutriments d'autre part.

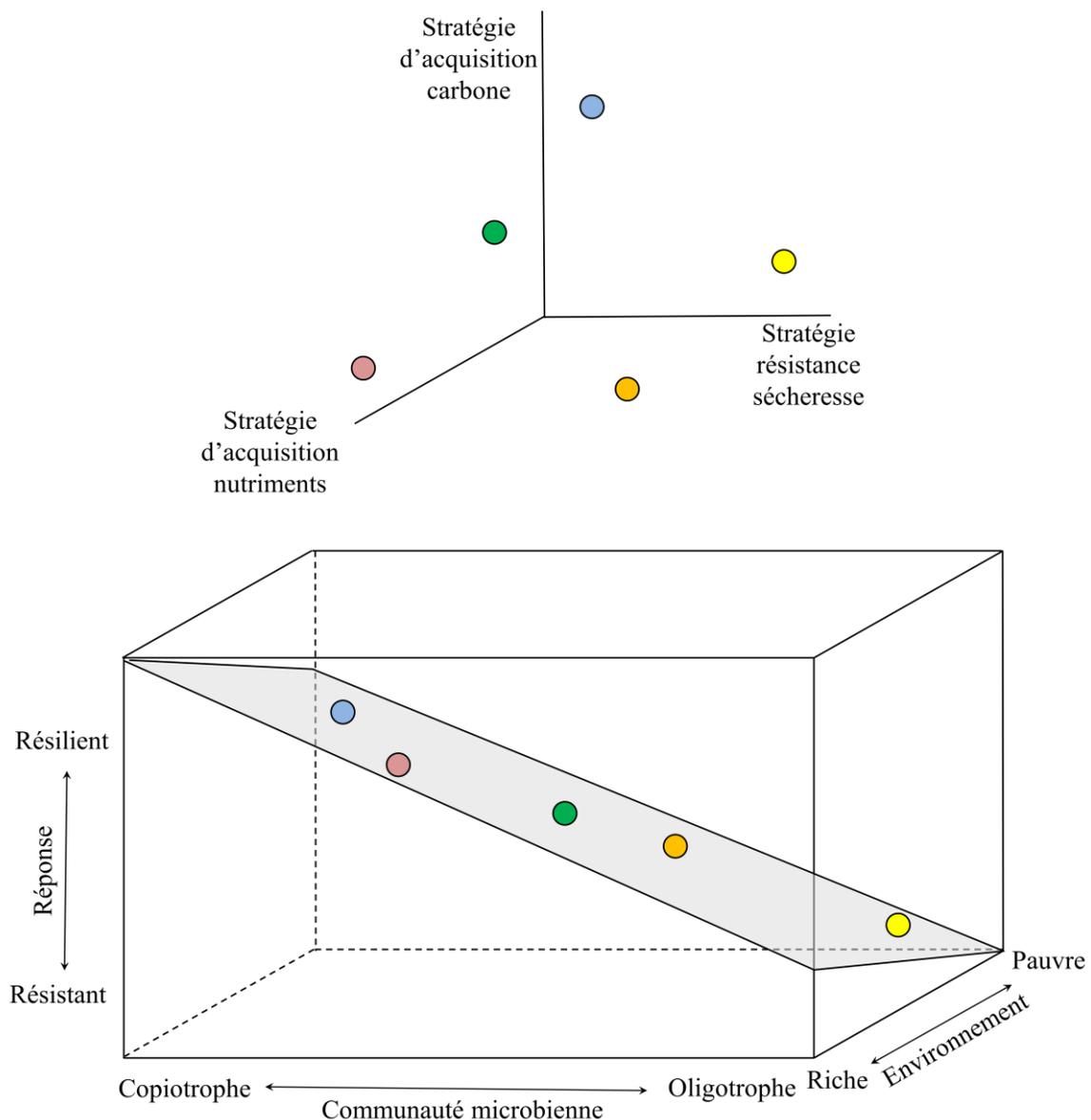


Figure 16 - Cadre théorique pour prédire la réponse des communautés microbiennes face aux perturbations. La partie supérieure représente les stratégies d'acquisition du carbone, de l'azote et de résistance/résilience des communautés dans un espace multidimensionnel. La partie inférieure de la figure indique les réponses théoriques (résistance, résilience) de la communauté face aux changements climatiques, en lien avec la communauté microbienne (proportion relative de copiotrophes et d'oligotrophes) et l'environnement (riche ou pauvre). Une communauté microbienne dominée par les oligotrophes dans un environnement pauvre en nutriments est susceptible d'être plus résistante, tandis qu'une communauté dominée par les copiotrophes dans un environnement riche en nutriments est susceptible d'être plus résiliente. Adapté d'après De Vries *et al.* (2013).

1.11 Vers une meilleure prise en compte de la stabilité des communautés pour prédire leurs réponses face aux changements climatiques (AXE 3 : Climat)

En plus d'évaluer l'impact du climat sur le rôle fonctionnel des communautés, il paraît important d'évaluer si la stabilité, définie comme **la capacité d'une communauté à se remettre des perturbations** (Worm & Duffy 2003 ; Shade *et al.* 2012), dépend des stratégies d'utilisation du carbone et des nutriments. En particulier, les organismes résilients à turnover rapides sont généralement caractérisés par une faible efficacité d'utilisation des nutriments et une importante biomasse (souvent qualifiés de 'communauté **gaspilleuse**', '**waster**') alors que les organismes résistant à turnover lent sont généralement caractérisés par une forte efficacité d'utilisation des nutriments et une faible biomasse (souvent qualifiés de 'communauté **économe**', '**frugal**'). Par conséquent, il a été proposé que les stratégies mises en place pour répondre aux perturbations pourraient dépendre de la richesse en ressources du milieu et à l'utilisation de ces dernières par les communautés du sol (Figure 16) (De Vries *et al.* 2013). Dans ce contexte, les **compromis entre stabilité des communautés et utilisation des ressources** apparaît comme un **axe supplémentaire** qu'il est indispensable de traiter pour pleinement comprendre la fonctionnalité des organismes du sol et leur rôle sur les cycles biogéochimiques CNP (Figure 14).

Hypothèse 7 : La stabilité des communautés de décomposeurs (résistance, résilience) dépend des stratégies d'utilisation des ressources.

Les compromis fondamentaux entre richesse des ressources et efficacité d'utilisation des ressources pourraient en partie expliquer la capacité des communautés microbiennes à répondre aux **perturbations** (Schimel *et al.* 2007 ; Wallenstein & Hall 2012). En particulier, il est probable que le rôle du **climat** soit prépondérant dans les **milieux perturbés** alors que la **ressource** soit le facteur principal dans les milieux **peu perturbés**. Cependant, cette hypothèse n'a encore jamais été évaluée et on ne sait encore que très peu chose sur les **trade-offs** existants **entre climat et ressource** sur les communautés du sol, et retour, sur leur fonctionnalité au sein des écosystèmes forestiers. Dans ce contexte, la réalisation des **processus écosystémiques** pourrait dépendre étroitement de la **stabilité** des communautés microbiennes face aux changements du climat, mais également à **leur capacité à se maintenir** et à **fonctionner** dans un environnement changeant. De nouvelles études prenant en compte simultanément le rôle : (i) l'habitat (riche ou pauvre), (ii) les stratégies de vies (copiotrophe ou oligotrophe), et (iii) la stabilité des communautés (résistant ou résilient) (Figure 14) apparaissent plus que jamais nécessaires afin de prendre en compte la fonctionnalité des communautés du sol dans le cadre des cycles biogéochimiques.

2. Objectifs et axes du programme de recherche

Mon programme de recherche vise à mieux appréhender le rôle de la diversité **fonctionnelle des communautés microbiennes**. Ce projet s'articule autour de ces **trois axes** interconnectés ((**Axe 1**) **biodiversité**, (**Axe 2**) **habitat**, et (**Axe 3**) **climat**) pouvant fortement contraindre la fonctionnalité des microorganismes du sol, et en retour, le (dé)couplage entre **cycles biogéochimiques**.

Axe 1. En premier lieu sur le court terme (2018-2022), je souhaite mettre en évidence **le rôle de la biodiversité des plantes** sur la fonctionnalité des communautés microbiennes au travers de sa **composante souterraine**. En particulier, la complémentarité entre espèce semble être une hypothèse plausible pour expliquer l'influence de la biodiversité végétale sur le fonctionnement du sol (cf. §1.5). Cependant, cette hypothèse n'a été mise en évidence que pour **les parties aériennes** des végétaux (c.-à-d., feuilles), et de **nombreuses inconnues** subsistent sur ce qu'il se passe **dans le sol sous-jacent** (c.-à-d., racines) . Au-delà de l'aspect diversité des végétaux, la **biodiversité** peut être également considérée en terme feuilles au sein des mélanges de litière. Jusqu'à présent, la plupart des études se sont focalisées sur des espèces seules en raison de la difficulté à séparer **les aspects fonctionnels** des communautés des **effets de diversité** lorsque plusieurs litières sont en mélange (p. ex., effets **synergiques** ou **antagonistes**). Dans ce cadre, je souhaite franchir un cap dans la compréhension de **la complexité des mélanges de litières** en évaluant les interactions entre qualité moyenne de la matrice et communautés de décomposeurs le long de gradients de diversité (cf. §1.6). Bien que l'hypothèse de '**l'avantage du terrain**' ('home field advantage') ait été présentée comme un mécanisme important pouvant expliquer l'augmentation des taux de décomposition localement, de nombreuses études remettent en cause l'**universalité** de cette théorie. Une meilleure prise en compte de la diversité des ressources sur la fonctionnalité des communautés microbiennes est primordial pour mieux prédire les effets de diversité au sein des écosystèmes naturels. Par ailleurs, il paraît indispensable d'étudier **la diversité des groupes fonctionnels de plantes** sur **la diversité des organismes du sol**, et en retour, sur **les interactions entre groupes fonctionnels de champignons** (cf. §1.7). En particulier, on ne sait que très peu de choses sur les interactions entre **champignons mycorhiziens** (éricoïdes et ectomycorhizes) alors que les forêts landaises de pins maritimes présentent un sous-bois très souvent dominés par des buissons *Ericaceae*. Une meilleure prise en compte des interactions entre guildes fongiques permettra de mieux intégrer le rôle des communautés lors du couplage entre cycle du carbone et des nutriments.

Axe 2. En second lieu sur le moyen terme (2022-2026), je souhaite mettre en lumière **le rôle clé de l'habitat** sur la fonctionnalité des communautés microbiennes. Jusqu'à présent, la plupart des études entre écosystèmes contrastés comparent des flux d'éléments et des taux de processus **sans évaluation mécaniste** des contraintes influençant ces processus. Dans cette perspective, il me semble pertinent de prendre en compte **les ressources du milieu** (quantité et disponibilité) afin de mieux prédire les besoins nutritionnels des microorganismes lors du recyclage de la MO, et ainsi les **limitations** contrôlant le couplage entre cycle du C et ceux des nutriments (cf. §1.8). Il semble par ailleurs que certains écosystèmes cultivés perdent des fonctions de dégradation en raison de la gestion intensive de ces milieux comparés aux écosystèmes naturels (Fanin *et al.* 2016a). Ainsi, en utilisant des approches comparatives et de transplantations réciproques de litières, nous étudierons l'importance de l'habitat sur les communautés microbiennes, et en retour sur leur rôle lors de : (i) **la minéralisation des nutriments**, (ii) **la dégradation de la MO** (cf. §1.9). A travers cet axe, je chercherai à évaluer sur le moyen terme le rôle de l'usage des terres et/ou du type de sol sur **les cycles des éléments** et les **services écosystémiques** fournis par ces écosystèmes. Il me sera ainsi possible de quantifier et d'utiliser des paramètres fonctionnels calculés sur la perte en masse de litières entre communautés de décomposeurs comme d'un outil permettant d'évaluer le rôle de la gestion des écosystèmes (p. ex., fertilisation) sur le **(dé)couplage** entre cycles biogéochimiques CNP.

Axe 3. Enfin sur le long terme (2022-2030), je souhaite mettre en évidence **le rôle du climat sur les compromis entre acquisition des ressources et stabilité des communautés de décomposeurs**. La question de savoir si les changements climatiques affectent directement ou indirectement la fonctionnalité des communautés du sol et leurs stratégies d'histoire de vie est essentielle pour évaluer les processus et les fonctions d'un écosystème face à des **perturbations environnementales**. Jusqu'à présent, les théories liées aux perturbations climatiques et celles liées aux stratégies trophiques n'ont que trop rarement été couplées pour pleinement appréhender le rôle fonctionnel des communautés de décomposeurs lors de la décomposition des litières. Dans ce contexte, il me semble nécessaire de développer un nouvel axe incorporant les stratégies des communautés microbiennes face aux perturbations au travers de l'évaluation : (i) **de la résistante-résilience des communautés après perturbation** (cf. § 1.10), (ii) **des compromis entre survie et stratégie alimentaire** (cf. § 1.11). En effet, bien qu'il soit probable que le climat soit le principal facteur pour expliquer la fonctionnalité des organismes dans les milieux perturbés, et la ressource le principal facteur dans les milieux peu perturbés, cette hypothèse n'a jamais été testée expérimentalement *via* la manipulation de variables environnementales (eau et température). En développant un cadre conceptuel multidimensionnel incorporant les diverses stratégies d'acquisition du carbone et des nutriments aux stratégies de résistance à la sécheresse, il me sera possible de hiérarchiser et de quantifier l'importance relative de la ressource et du climat sur l'activité et la fonctionnalité des communautés de microorganismes du sol.

3. Originalité du programme de recherche

L'originalité de ces travaux menés dans le cadre du couplage entre cycles du carbone et des nutriments porte sur trois points principaux :

(i) Tout d'abord, bien que ce projet vise à étudier **la fonctionnalité des communautés** lors de la minéralisation de la MO sur **le court terme** (de l'ordre du jour au mois), il permettra également d'en étudier l'impact sur les fonctions du sol à **plus long terme** en utilisant des approches comparatives (de l'ordre de l'année à la décennie). En effet, les retombées prévues de ce projet sont **diverses**, comme une **meilleure évaluation des services écosystémiques** ou encore une **meilleure gestion des forêts de production**. En particulier, dans le cadre des politiques environnementales actuelles comme le **4 pour 1000** afin de réduire la quantité de carbone de l'atmosphère, ou l'essor de **l'agroécologie** afin de réduire les intrants et pesticides, comprendre le rôle fonctionnel des communautés lors du couplage entre cycles du carbone et des nutriments apparaît comme indispensable en ce début de 21^{ème} siècle.

(ii) Ensuite, ce projet intègre l'idée que **diversité fonctionnelle des communautés influencent les capacités cataboliques lors du recyclage des nutriments et de la MO**. Plus qu'un catalogue d'espèces ou des mesures d'abondance, **l'aspect innovant** de cette démarche est de **prendre en compte le rôle fonctionnel** des communautés. Coupler des approches de comparaison entre écosystèmes et des approches de diversité permettra de mieux prédire et de quantifier le rôle des microorganismes lors de la décomposition des litières et de la minéralisation des nutriments. En particulier, il est nécessaire d'évaluer si la multifonctionnalité des écosystèmes forestiers dépend directement des communautés microbiennes du sol.

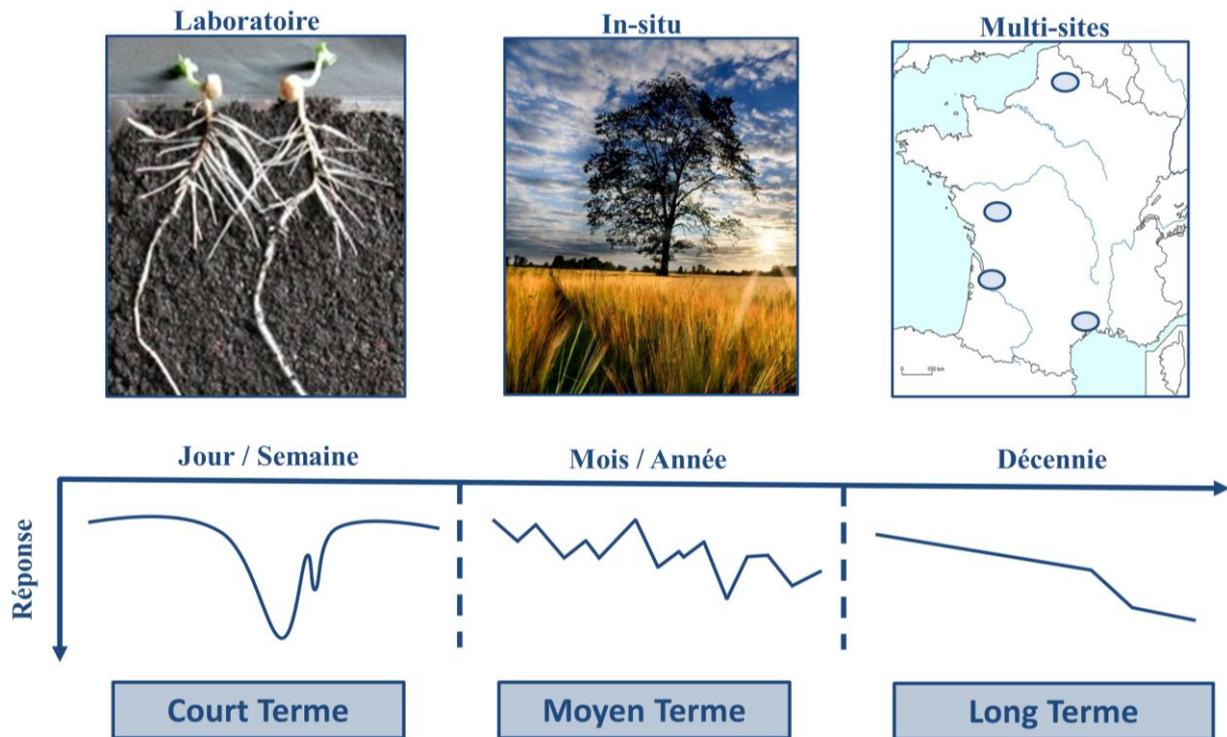


Figure 17 – Intégration des différentes échelles spatio-temporelles. Ce projet INRA propose des expériences de laboratoire et/ou en serres jusqu’au terrain à des temps plus ou moins long et à différentes échelles spatiales afin de pleinement évaluer la fonctionnalité des organismes sur les cycles du carbone et des nutriments.



Figure 18 – Exemples de dispositifs expérimentaux permettant d’évaluer les questions de ce projet de recherche. Le dispositif ORPHEE est composée de 8 blocs (4 irrigués/4 conditions normales) chacun composé de mélange de 1 à 5 espèces d’arbres dans toutes les combinaisons possibles (seules des combinaisons jusqu’à 3 espèce seront évaluées dans le cadre de ce projet). Le dispositif BIOPROFOR est composé de plusieurs sites le long d’un gradient altitudinal, chacun composé d’un triplet de placettes composé de deux placettes avec des peuplements monospécifiques et une placette avec un peuplement mélangé.

(iii) Enfin, ce programme de recherche propose de prendre en considération les compromis indispensables pour faire face aux perturbations extérieures. En effet, ce projet propose l'idée que **la fonctionnalité des communautés d'organismes dépend non-seulement du statut trophique de la communauté mais aussi de sa stabilité**. Une telle démarche visant une **caractérisation multidimensionnelle** incorporant les réponses des communautés **face aux changements climatiques** est une étape compliquée mais essentielle pour mieux **prédire le (dé)couplage potentiel entre cycles biogéochimique dans un environnement changeant**.

4. Mise en œuvre du programme de recherche

La mise en œuvre et les idées expérimentales décrites dans cette section sont à titre indicatif et en lien aux discussions ayant eues lieu après mon arrivée en décembre 2016 au sein de l'équipe Bionut d'ISPA. D'autres idées et expériences viendront enrichir et/ou étoffer le programme au fur et à mesure de l'avancement de ce projet de recherche (5 à 10 ans après le commencement du projet).

4.2 Axe 1 – Biodiversité et fonctionnalité des communautés du sol

Dans le premier axe de ce projet de recherche, l'objectif sera d'évaluer **si le fonctionnement des communautés du sol dépend de la qualité moyenne de la matrice** lorsque le milieu est diversifié. Pour cela, des expérimentations de terrain et de laboratoire seront mises en place afin de nous permettre de tester « **l'hypothèse 1** » (cf. §1.5) à savoir si la partition de niche entre systèmes racinaires le long du profil de sol augmente la fonctionnalité des communautés microbiennes, « **l'hypothèse 2** » (cf. §1.6) à savoir si la diversité des litières en mélange augmente la fonctionnalité des communautés du sol et leur capacité à recycler la MO, et « **l'hypothèse 3** » (cf. §1.7) à savoir si les interactions horizontales entre champignons ectomycorhiziens et éricoïdes réduisent la disponibilité en nutriments et le recyclage de la MO.

La première expérience sera mise en place le long d'un **gradient latitudinal** de sites forestiers entre Provence et Alpes du Nord (mis en place dans le cadre du projet *Bioprofor* en 2012), et sur le dispositif **de diversité ORPHEE** à Bordeaux (voir Annexe 1). Pour le gradient latitudinal, chaque site comprend un triplet de placettes composé de deux placettes avec des **peuplements monospécifiques** et une placette avec un **peuplement mélangé**. Le hêtre est présent tout au long du dispositif en association au pin à basse altitude ou au sapin à haute altitude. Pour le dispositif ORPHEE, des parcelles plantées à 1, 2 ou 3 espèces comprenant, le pin, le bouleau ou le sapin dans toutes les combinaisons possibles ont été mises en place en 2009 afin d'évaluer le rôle de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. A chaque étage du gradient et/ou de diversité d'essences, des **sacs de litières** (feuilles et racines) seront placées en monoculture ou en mélange et collectées au bout d'un an ou deux afin d'obtenir une dynamique de décomposition. En parallèle, des **sacs de sables** pour étudier les mycorhizes et **des résines** pour évaluer les flux de N et de P seront déployés afin d'avoir une idée plus précise des organismes et des nutriments du milieu. La faisabilité de ce projet est assurée par le projet DIPTICC ('**D**iversité et **P**roductivité des forêts **I**mpactées par le **C**hangement **C**limatique', porté par Hervé Jactel - Biogeco) en collaboration avec l'équipe Bionut d'ISPA. Ce dispositif permettra entre autre d'évaluer s'il existe des **effets de diversité** lors de la décomposition de la litière. En particulier, les **effets non-additifs** lors de la perte en masse des litières seront mis directement en

relation avec les communautés du sol. Cette approche permettra de mettre en évidence si les effets antagonistes ou synergiques sont directement liés à la variabilité des activités des communautés microbiennes et de la disponibilité en nutriments. Dans un second temps, l'objectif sera de quantifier si ces effets de diversité peuvent différer selon la qualité moyenne du mélange. Ainsi, en plus des effets de diversité des litières au sein des mélanges, ce dispositif permettra d'estimer s'il existe un effet de l'identité et de la diversité des espèces d'arbres sur le processus de décomposition de la litière.

Le second type d'expérimentation sur le moyen terme sera réalisé **en serres** dans un objectif fondamental de **comprendre les interactions entre champignons mycorhiziens**. Selon un design comprenant du pin, de la bruyère et de la molinie en association avec des champignons ectomycorhiziens, éricoïdes ou arbusculaires respectivement, l'objectif sera de visualiser les transferts potentiels de carbone et de nutriments en utilisant du **marquage isotopique**. L'idée est ici de placer dans un même pot deux plantes séparées par une grille ne laissant passer que **les hyphes ou les racines**, et de marquer l'une des plantes pour évaluer un signal potentiel au sein de la seconde plante. La faisabilité de ce projet est actuellement en cours de discussion et pourrait faire partie d'un appel à projet innovant de type 'pari scientifique' ou 'Ec2co'. Si le transfert entre plante est démontré, de nombreuses implications pourraient être développées dans le cadre de la modélisation et du management des écosystèmes forestiers. Bien que cette approche est relativement risquée en terme de résultats attendus, des questions annexes de type décomposition de litière au sein des pots pourraient permettre de sécuriser les sorties de cette expérimentation innovante.

4.3 Axe 2 – Etude du type de sols de petite à large échelle

Dans le second axe de ce projet, l'objectif est d'évaluer **si le fonctionnement des communautés du sol est similaire entre type d'habitats** malgré de larges différences dans les ressources de sol ou la gestion plus ou moins intensive des écosystèmes naturels et cultivés. Pour cela, des expérimentations complémentaires de laboratoire et de terrain à différentes échelles de temps (Figure 17) seront mises en place afin de tester « **l'hypothèse 4** » (cf. §1.8) à savoir si la décomposition des litières dépend des ressources du milieu et des capacités fonctionnelles des communautés microbiennes associées, et « **l'hypothèse 5** » (cf. §1.9) afin d'évaluer si l'intensification d'usage des terres diminue la diversité fonctionnelle des microorganismes et leur capacité à dégrader une large gamme de litières.

Un premier type d'expérimentation sera réalisé **sur le terrain** dans un **objectif fondamental** d'évaluer le rôle des ressources du sol sur la décomposition de sachets de thés. Dans le cadre du projet <http://www.teatime4science.org/> et en partenariat avec l'ONF et le réseau [RENECOFOR](#), des sachets de **thé vert et rouge** seront disposés **en surface et en profondeur** dans 102 sites forestiers en France pendant **trois mois** (Annexe 2). En couplant des données de pédologie et de chimie du sol, nous identifierons les principaux paramètres influençant la décomposition de substrats standardisés afin de mieux comprendre **le rôle du type de sol** sur le processus de décomposition. Ce projet est d'ores et déjà en cours, et les premières données devraient être disponibles en décembre 2017.

Le second type d'expérimentation sur le moyen terme sera **une analyse de couples d'échantillons 'sol cultivé-sol forestier' à plus large échelle**. L'objectif sera ici de recueillir des échantillons provenant de différents sites et de caractériser la disponibilité des éléments CNP et la capacité fonctionnelle des communautés en caractérisant les activités enzymatiques en lien au carbone, à l'azote ou au phosphore et/ou

en leur mettant à décomposer une large variété de substrats *via* la méthode *Microresp* (carbohydrates, amines, acides aminés, acides carboxyliques et acides phénoliques) en laboratoire. La faisabilité de ce projet est en cours de réflexion et devra être murie au cours des premières années après le démarrage du projet de recherche. Les **couples d'échantillons 'sol cultivé-sol forestier'** seront recueillis au travers de **réseaux collaboratifs** en science du sol à l'échelle du territoire français, incluant des terrains d'études potentiels à Toulouse, Montpellier, Lusignan, Dijon, Rouen, Grignon, Reims ou encore Mons. L'analyse des capacités cataboliques et des activités enzymatiques des communautés du sol permettra de quantifier les différences de dégradation de substrats entre écosystèmes naturels et cultivés et d'identifier **d'éventuelles pertes de fonctions**. Cette approche permettra également d'évaluer l'effet des fertilisations répétées sur un **découplage potentiel entre cycle du carbone et des nutriments**. Dans un second temps et selon les premiers résultats, ce type d'expérience pourra être étendu à l'échelle internationale en considérant le réseau de sites extérieurs de l'INRA ou en collaboration direct avec des universités étrangères (p. ex., le réseau de sites SLU en Suède).

4.4 **Axe 3 – Manipulation de l'exclusion de pluies et stabilité des communautés du sol**

Dans le troisième axe de ce projet de recherche, l'objectif est d'évaluer **si les perturbations climatiques comme la sécheresse influencent le fonctionnement des communautés du sol**. Pour cela, une expérimentation en interaction à la section sur la biodiversité sera mise en place sur le terrain, ce qui nous permettra de tester « **l'hypothèse 6** » (cf. § 1.10) de ce projet de recherche à savoir si la stabilité des communautés du sol permet de conserver les capacités fonctionnelles à recycler la MO. Sur le plus long terme, une réflexion plus mûrie devra permettre de développer des expériences et partenariats afin de répondre à « **l'hypothèse 7** » (cf. §1.11) de savoir si la stabilité des communautés de décomposeurs (résistance, résilience) dépend des stratégies d'utilisation des ressources.

En parallèle de l'expérience 1 de l'**Axe 1** portant sur la biodiversité sur le terrain, des **manipulations des précipitations** ont été mises place à l'aide de **mini-toits** disposés le long du gradient latitudinal et au travers d'**arrosage automatique** sur le dispositif ORPHEE de Bordeaux. Les mêmes sacs de litière en monoculture ou en mélange, sacs de sables et résines seront construits et disposés sur les différentes parcelles du dispositif. Ainsi les litières seront exposées à deux conditions d'humidité (normal et humide), ce qui permettra de **tester l'interaction entre l'effet du climat et l'effet de la diversité lors de la décomposition des litières**. Il sera par ailleurs possible d'évaluer si les communautés ici des mélanges sont plus stables que les communautés issues de monoculture. Des analyses de flux d'éléments, de décomposition, de microresp et d'activités enzymatiques permettront **d'établir si la sécheresse impacte directement le fonctionnement des communautés sur le court terme** en lien à leur efficacité d'utilisation des nutriments. La faisabilité de ce projet est assurée par le projet DIPTICC ('**D**iversité et **P**roductivité des forêts **I**mpactées par le **C**hangement **C**limatique', porté par Hervé Jactel - Biogeco) en collaboration avec l'équipe Bionut d'ISPA. De plus, un projet BEnEFIC ('**B**iodivErsité **E**cosystème **F**orestIer et **C**limat', porté par Nicolas Fanin - ISPA) vient d'être déposé au département EFPA afin d'évaluer si **une meilleure répartition des systèmes racinaires** entre espèces peut permettre de maintenir **le fonctionnement du sol** en cas de fluctuations climatiques.

5. Parcours professionnel et faisabilité

Mon projet professionnel orienté sur les **cycles biogéochimiques** des éléments nutritifs et du carbone dans les écosystèmes terrestres a démarré lors de mon parcours universitaire à l'Université de Nice Sophia Antipolis (UNSA) puis à l'Université de Montpellier II (UM2). Ces trois premières années d'études m'ont fait prendre conscience de **l'importance des organismes vivants** (faune, plante et microorganisme) sur la **fertilité minérale** des sols et en retour sur le **fonctionnement des écosystèmes terrestres** : j'ai été particulièrement sensible à l'importance de la diversité des organismes vivants pour les **services écosystémiques**, et en particulier sous l'effet des **changements climatiques** et de **l'usage des terres**. J'ai également pris conscience de la difficulté de concilier les différentes fonctions des écosystèmes (**économiques, sociales et écologiques**) afin d'en assurer la **durabilité**.

C'est donc en toute logique que j'ai souhaité approfondir mes connaissances en **sciences du sol** et sur les **relations sol-plante** au sein du Master 'fonctionnement des écosystèmes naturels et cultivés'. Après un stage de première année porté sur le rôle des paramètres physico-chimiques sur le développement d'essences forestières, j'ai eu l'opportunité d'étudier l'importance de **la qualité de la litière** sur le fonctionnement des **décomposeurs hétérotrophes** en forêt tropicale lors de mon stage de seconde année. Cette dernière expérience m'a permis d'aborder l'importance de la ressource sur le processus de décomposition *via* **l'activité des microorganismes**. Au travers de l'application de différentes approches pour étudier les cycles biogéochimiques, j'ai pu également appréhender les limites des connaissances sur la **fonctionnalité des organismes du sol**. J'ai par conséquent souhaité prolonger ce travail au cours de ma thèse de doctorat au CNRS afin d'étudier plus en détail les **limitations nutritives** des microorganismes, et en particulier de lever ce verrou **en manipulant directement les éléments nutritifs** par apport externe. En plus de l'approche de terrain, j'ai décidé de tester et d'appliquer des concepts issus de l'écologie marine aux écosystèmes terrestres, comme par exemple *via* **l'écologie stœchiométrique**, dans le cadre d'expérimentations en conditions contrôlées de laboratoire.

Ces différentes expériences professionnelles m'ont profondément passionné et motivé à l'étude de grandes hypothèses en **écologie fonctionnelle et science du sol**. En effet, j'ai eu l'occasion de designer et de mettre en place au cours de mon premier post-doctorat à l'INRA de Reims une vaste expérimentation de **comparaison d'écosystèmes** afin de tester de nouvelles hypothèses comme **l'amplitude fonctionnelle, l'avantage du terrain ou le priming effect** lors de la minéralisation des litières. Avec l'objectif d'élargir mes champs d'investigations et de diversifier mes connaissances, j'ai par la suite décidé d'étudier avec plus de précisions les **champignons mycorhiziens** et leur rôle sur **l'acquisition des nutriments et le stockage du carbone**. Au travers de mon second post-doctorat à l'Université d'Umeå en Suède, j'ai en effet étudié une chronoséquence d'îles boréales de plusieurs milliers d'années sur laquelle une expérimentation de suppression d'espèces végétales et de groupes fonctionnels a été mise en place et maintenue depuis 20 ans. En plus de l'aspect innovant d'un tel projet, j'ai pu acquérir de nouvelles compétences en **biologie moléculaire** et je souhaite à présent vivement continuer dans cette voie pour mes futurs projets afin de mieux comprendre la fonctionnalité des microorganismes sur le couplage entre cycle des éléments. Plus d'informations sur les principaux résultats de chaque expérience professionnelle est disponible en Annexe 3.

La faisabilité opérationnelle de ce projet de recherche est tout d'abord assurée par mon expérience en **écologie microbienne** et en **écologie fonctionnelle**. En particulier, je maîtrise l'ensemble des techniques et

méthodes proposées dans le cadre du projet de recherche. La faisabilité technique sera ensuite garantie par l'existence **d'infrastructures d'excellence** comme les sites expérimentaux d'ORPHEE (INRA –Pierroton) ou BIOPROFOR (CEFE - CNRS - Montpellier). Le financement de ces installations est assuré sur le moyen terme et sont actuellement inclus dans plusieurs consortiums français (GIP ECOFOR, OSU OREME, F-ORE-T) et européens (ICOS, ExpeER). La mise en place des expérimentations sera facilitée par le fait que ces sites sont gérés au travers de différents programmes en collaboration avec l'équipe Bionut d'ISPA (p. ex., DIPTICC). Je prévois aussi de rechercher des fonds externes à la fois du niveau national sur le court terme (département EFPA, pari scientifique, EC2CO, ANR jeune chercheur) et au niveau international sur le plus long terme (Marie-Curie, ERC) pour assurer la mise en place de futures expériences dans le cadre de mon projet de recherche. Enfin, le travail en amont et **l'évaluation de ce projet avec de multiples personnalités scientifiques** permet d'avoir un certain recul sur la réalisation et les limitations inhérentes à mes travaux de recherche.

6. Perspectives

A long terme, plusieurs perspectives possibles pourront compléter ce programme de recherche :

(i) Tout d'abord, la plupart des théories écologiques qui décrivent les liens entre stratégie des espèces et processus de l'écosystème considère la plante comme un organisme homogène représenté par sa composante foliaire. Cependant, **des différences majeures existent lors de la décomposition des différents organes** (Silver & Miya 2001 ; Hobbie *et al.* 2010). En particulier, **les feuilles décomposent en général plus rapidement que les racines** parce que : (1) les traits fonctionnels varient fortement entre organes d'une même plante, (2) ces mêmes traits ne sont pas nécessairement responsables à niveau égal lors de la décomposition de différents tissus végétaux, (3) les fonctions des différents organes de la plante sont à l'origine de nombreuses spécificités dans leurs processus de décomposition (Birouste *et al.* 2012 ; Freschet *et al.* 2012b ; Freschet *et al.* 2013). Ainsi, parce que les processus de décomposition des litières racinaires et aériennes peuvent différer fortement, il paraît évident de considérer également le rôle de la composante souterraine de la plante sur la fonctionnalité des organismes du sol afin d'obtenir une meilleure estimation sur la minéralisation des nutriments et l'accumulation de la MO au sein des écosystèmes terrestres

(ii) Ensuite, **la faune joue un rôle majeur et pourtant encore relativement sous-évalué sur les processus du sol** au travers : (1) d'effets indirects *via* la fragmentation et la transformation chimique dans les fèces, (2) d'effets directs *via* la pression de prédation (Scheu & Wolters 1991 ; Hunter *et al.* 2003). Par exemple, les microarthropodes, comme les nématodes, peuvent fortement stimuler les activités microbiennes et le recyclage des nutriments par le biais de leurs activités de broutage (Lussenhop 1992 ; A'Bear *et al.* 2014) ; tandis que la macrofaune, comme les vers de terre, augmentent généralement la perte en masse des litières broyage et bioturbation (Lavelle *et al.* 1997; Bertrand *et al.* 2015). Ainsi, en plus des axes portant sur les stratégies d'acquisition des ressources et de perturbations, un nouvel 'axe faune' pourrait aussi être créé afin de mieux appréhender le système dans son ensemble et les différents facteurs pouvant influencer la fonctionnalité des décomposeurs.

(iii) Finalement lors du processus de décomposition, **en plus de l'accumulation de la MO au sein des sols il faut également considérer les pertes pour obtenir un bilan complet des flux de carbone** au sein des écosystèmes terrestres. Plus que la simple vision que les microorganismes vont utiliser uniquement les composés carbonés issus des litières, **l'ajout de matière organique fraîche (MOF) peut également**

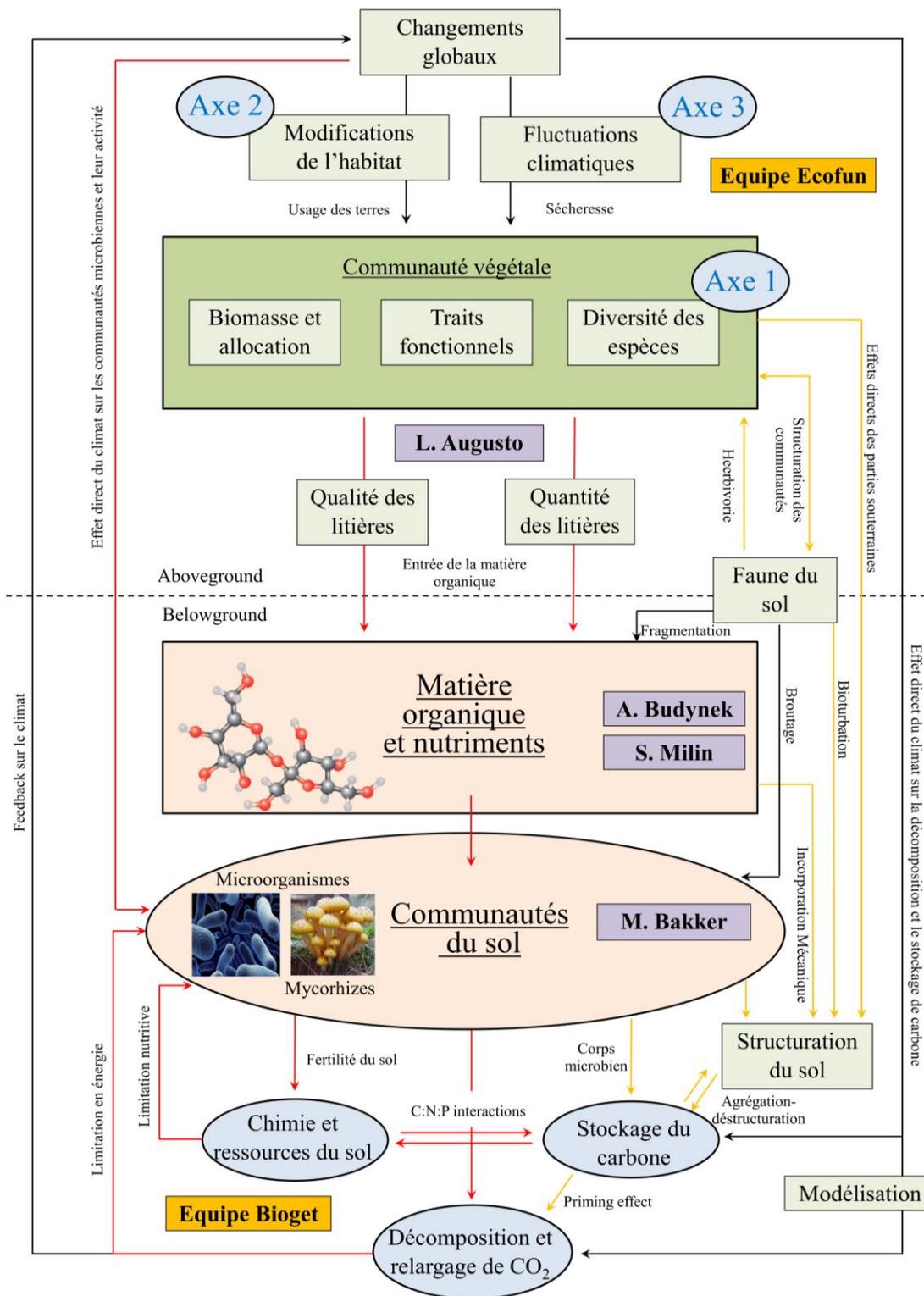


Figure 17 - Cadre théorique dans lequel s'insère mon projet présentant l'intégration au sein de l'équipe 'Bionut' (cases violettes) ainsi que les collaborations au sein du laboratoire 'ISPA' (cases oranges). Trois aspects influençant l'importance fonctionnelle des communautés microbiennes seront particulièrement étudiés : le rôle de la diversité (Axe 1) le rôle de l'habitat, (Axe 2), et le rôle du climat (Axe 3). Les flèches rouges indiquent les relations qui seront étudiées au cours de ce projet de recherche. Les flèches jaunes indiquent les relations extérieures au projet recherche.

amorcer la décomposition de la matière organique plus ancienne du sol (MOS) en réponse à une disponibilité accrue en carbone disponible. Ainsi, en raison de cette stimulation supplémentaire du métabolisme hétérotrophe ou ‘**priming effect**’ (PE) (Kuzyakov *et al.* 2000), une multitude de théories ont émergé pour expliquer cette minéralisation supplémentaire du carbone, avec par exemple (et de manière non-exhaustive): (1) ‘l’utilisation préférentielle du substrat’ où la décomposition de la MOF ou de la MOS dépendent de la disponibilité N du milieu (Cheng 1999), (2) le ‘co-métabolisme’ de la MOF et de la MOS lors du processus de décomposition (Kuzyakov *et al.* 2000), (3) la ‘compétition microbienne’ entre microorganismes se nourrissant sur différentes sources de carbone entre MOF et MOS (Fontaine *et al.* 2003), (4) la ‘mobilisation indirecte’ au travers de la libération de composés organiques protégés par cohésion minérale suite à l’ajout de MOS (Keiluweit *et al.* 2015), (5) ‘le N-mining’ où la décomposition de la MOS est directement influencée par les besoins en éléments nutritifs (Moorhead & Sinsabaugh 2006), et (6) la ‘théorie de décomposition stœchiométrique’ générée par l’équilibre entre le substrat et la stœchiométrie de la biomasse (Hessen *et al.* 2004). Bien que toutes ces hypothèses ne soient pas exclusives et apparaissent parfois contradictoires au premier abord, elles peuvent interagir ensemble à différentes échelles temporelles pour expliquer le PE. Cependant, il est encore rarement question de savoir si la fonctionnalité des communautés microbiennes peut aussi influencer la magnitude du PE et si elle peut jouer un rôle significatif sur le stockage de carbone entre différents types d’écosystèmes. En particulier, la proportion relative de copiotrophes et d’oligotrophes au sein de la communauté pourrait avoir un effet non négligeable sur le temps de résidence de la MO, et une plus ample vision au travers de l’utilisation de l’isotopie est nécessaire pour évaluer le rôle de la fonctionnalité des communautés sur le PE.

7. Intégration au laboratoire d’accueil ISPA

Le projet présenté sera mis en application au sein du laboratoire ISPA de Bordeaux (dans le cadre du département EFPA) au sein de l’équipe **Biogéochimie des Nutriments** (BioNut; responsable : Mark Bakker). Mon projet s’inscrit de manière innovante par rapport aux principales thématiques de l’équipe : **l’analyse du rôle communautés microbiennes dans le cadre des cycles biogéochimiques CNP face à des changements de la biodiversité et des changements globaux** (Figure 17).

En plus des approches méthodologiques et expérimentales proposées dans mon projet, l’équipe BioNut utilise des approches d’isotopie et de flux d’éléments à différentes échelles spatiales et de temps. Mes compétences seront ainsi renforcées par une collaboration avec Anne Budynek (IE) et Christian Morel (IR) pour le développement d’idées et de méthodes en lien à la biomasse microbienne CNP et la manipulation d’isotopes. Mark Bakker (IR) apportera ses connaissances sur les champignons mycorhiziens dans le but de visualiser non seulement l’effet des plantes sur les communautés du sol, mais également comment en retour les communautés du sol peuvent influencer les flux d’éléments et la croissance des plantes. Concernant le volet sur l’importance de diversité et du fonctionnement des forêts mixtes, je bénéficierai du soutien de Laurent Augusto (DR). En particulier, son expertise sur **le rôle de la diversité des espèces et des changements climatiques au sein des écosystèmes forestiers** sera d’une importance capitale pour la mise en place des expérimentations de terrain et servira de socle solide à mon implantation au sein de l’équipe *Bionut*. Sylvain Pellerin (DR), Alain Mollier (CR) et Pascal Denoroy (IR) apporteront une vision plus large des cycles biogéochimiques et leur expertise sur la modélisation des flux d’éléments à différentes échelles

spatio-temporelles. Enfin, l'appui des techniciens et assistants ingénieurs comme Nathalie Gallegos (TR) et Sylvie Milin (AI), ainsi que la formation de futurs étudiants (master et thèse), sera nécessaire au développement méthodologique et expérimental afin d'évaluer en laboratoire et sur le terrain la fonctionnalité des communautés du sol sur les cycles biogéochimiques CNP.

Au sein de cette équipe, mon positionnement à l'interface entre les composantes aériennes et souterraines des processus de décomposition des matières organiques permettra (i) **de développer l'écologie microbienne** au sein de l'équipe et du département EFPA pour une meilleure prise en compte du rôle des microorganismes au sein des écosystèmes naturels et anthropisés, (ii) de **renforcer l'étude du fonctionnement du sol** et de son importance sur les cycles biogéochimiques au sein des écosystèmes terrestres, (iii) **d'élargir les compétences de l'équipe sur l'étude des communautés de microorganismes** au travers de l'étude des stratégies développées par les bactéries (copiotrophe, oligotrophe) et les champignons (saprotrophe, mycorhize).

A l'échelle du laboratoire, mon projet présente de nombreux points de synergie avec les travaux de l'équipe *Ecofun (Relations hydriques et fonctionnement des écosystèmes)*. Plus particulièrement, mon projet sera enrichi de discussions avec Lisa Wingate (CR) sur les aspects touchant au cycle de l'eau et aux compromis avec les stratégies d'acquisition des nutriments ou avec Jean-Christophe Domec (CR) sur des questions relatives à l'écophysiologie. Au sein de l'équipe *Bioget (Biogéochimie des éléments traces)*, Laurence Denaix (DR), Jean-Yves Cornu (CR) et Valérie Sappin-Didier (CR) apporteront leur expertise sur **les effets des éléments traces et de métaux** sur la qualité de la MO des plantes, et en retour, sur le fonctionnement du sol. Leur participation aux discussions autour de mon projet de recherche est un des maillons important de mon intégration et favorisera l'interdisciplinarité de ces projets grâce aux multiples compétences du laboratoire.

8. Collaborations extérieures

A l'échelon local, de nombreux laboratoires (UMR Biogeco ; UMR SAVE ; UMR BFP ; UMR ISVV) développent des programmes de recherche incluant la science du sol et des approches d'écologie fonctionnelle au sein des écosystèmes naturels et cultivés. La ville de **Bordeaux offre ainsi un cadre de recherche idéal** favorisant un ensemble d'interactions possibles sur les relations sol-plante. En particulier, j'entretiens d'excellentes relations professionnelles avec l'UMR Biogeco et plus particulièrement avec Corinne Vacher (CR) avec qui je souhaite continuer à échanger et éventuellement collaborer au cours de futurs projets sur les aspects de mon projet lié **aux communautés microbiennes et aux changements climatiques**.

A l'échelon national, je pourrai m'appuyer à Montpellier sur Stephan Hättenschwiler (CNRS – DR - CEFE) et Nathalie Fromin (CNRS - CR - CEFE) sur tous les aspects liés à la **décomposition des litières** et les **effets de diversité**. Je pourrai également compter sur Isabelle Bertrand (INRA - CR - Eco&Sols) sur les aspects de mon projet lié à **l'acquisition des nutriments** (et activités enzymatiques) et sur Philippe Hinsinger (INRA - DR - Eco&Sols) pour son expertise sur **les racines et le cycle du phosphore**. Par ailleurs grâce au réseau Montpelliérain, mes connexions de longue date avec Alain Brauman (IRD - DR - Eco&Sols) et Jean Trapp (IRD - CR - Eco&Sols) me permettront d'avoir accès à une diversité de sites à l'international (p. ex., Martinique, Madagascar, Brésil...) afin de mieux comprendre **l'impact de**

l'agriculture et du type d'habitats sur les communautés du sol *via* des comparaisons entre milieu agricole et milieu naturel dans le cadre de futurs projets sur les cycles CNP à l'échelle globale. Des collaborations à Reims avec Sylvie Recous (INRA – DR - FARE) et Gwenaëlle Lashermes (INRA - CR - FARE) pourraient être mises en œuvre afin d'étudier avec plus de précision les **flux d'éléments** *via* **l'analyse isotopique** et la **déconstruction des lignocelluloses** à l'aide de méthodes spécifiques (p. ex., *via* la méthode Dionex, voir Fanin *et al.* 2016c). Par ailleurs, d'autres projets en lien à l'utilisation de litières marquées ^{13}C et ^{15}N pour évaluer le **priming effect** et le stockage du carbone en fonction du type d'écosystème pourrait être aussi envisagé avec le soutien de Gonzague Alavoine (INRA - IE - FARE). En fonction des besoins au sein de futurs projets proposés, les supports de Pierre-Alain Maron à Dijon (INRA - CR - AGROECOLOGIE) et Marc Buée à Nancy (INRA - DR - IAM) pourrai permettre une **analyse plus fine des communautés bactériennes et fongiques** grâce aux méthodes de séquençage haut débit mise en place au sein des différentes plateformes INRA. Finalement, les nombreuses discussions qui ont été poursuivi au cours de ma carrière avec Michaël Aubert (INRA - PR - Ecodiv), Matthieu Chauvat (INRA - PR - Ecodiv) et Naoise Nunan (INRA- CR1 - ÉcoSys) me conforte dans l'idée de renforcer l'axe Nord-Sud en collaboration sur les cycles biogéochimiques en lien aux organismes du sol au travers de multiples climats et systèmes d'études.

A l'échelon international, je bénéficie d'un réseau de collaborations professionnelles diversifié. En particulier, j'ai le support de David Wardle (PR, Umeå-Suède), professeur et spécialiste reconnu mondialement sur les couplages '**aboveground-belowground**' (Wardle *et al.* 2003 ; Wardle *et al.* 2004 ; Wardle & Zackrisson 2005 ; Wardle *et al.* 2012), mais également de Paul Kardol (CR, Umeå-Suède) spécialiste des **nématodes et de la faune du sol** (Kardol *et al.* 2006 ; Kardol & Wardle 2010), Marie-Charlotte Nilsson (PR, Umeå-Suède) professeur sur la **régénération des forêts** (DeLuca *et al.* 2002 ; Nilsson & Wardle 2005), et Michael Gundale (CR, Umeå-Suède) spécialiste de **l'écologie des communautés de plantes** (Gundale *et al.* 2014a ; Gundale *et al.* 2014b). Sur l'aspect communauté microbienne, j'ai également développé d'excellentes relations lors de mes séjours à Uppsala avec Karina Clemmensen (CR, Uppsala-Suède) et Björn Lindahl (PR, Uppsala-Suède) tous deux spécialistes reconnus des **communautés fongiques** et de leur rôle sur le fonctionnement des écosystèmes (Clemmensen *et al.* 2013 ; Clemmensen *et al.* 2015). Sur l'aspect **modélisation**, je suis en étroite contact avec Daryl Moorhead (PR, Toledo-USA), avec qui nous travaillons actuellement sur un projet de modifications du modèle GDM (Moorhead *et al.* 2013 ; Moorhead *et al.* 2015), en plus du projet sur l'approche vectorielle des activités enzymatiques qui est en cours (Fanin *et al.* 2016c). J'ai pu également tisser des liens amicaux et professionnels avec Etienne Laliberté (Pr, Montréal-Canada), professeur en **écologie des plantes** et spécialiste des communautés fongiques (Laliberté *et al.* 2010 ; Laliberté *et al.* 2014), ainsi qu'avec Mark Farrell (CR, Glen Osmond-Australie), spécialiste de la **qualité de la matière organique** avec qui un projet sur la caractérisation des formes de carbone *via* spectres NMR est actuellement en cours sur mes données de Suède (Farrell *et al.* 2011 ; Farrell *et al.* 2013). Finalement, j'ai développé un contact professionnel avec Nico Eisenhauer (PR, Leipzig-Germany) lors de l'écriture d'un projet Marie-Curie, et de nouveaux projets sur **la décomposition des litières en interaction aux changements climatiques** pourraient être envisagés dans le futur (Eisenhauer *et al.* 2010 ; Eisenhauer *et al.* 2012).

9. Bibliographie

- A'Bear, A. D., T. H. Jones and L. Boddy (2014). "Size matters: What have we learnt from microcosm studies of decomposer fungus–invertebrate interactions?" *Soil Biology and Biochemistry* **78**: 274-283.
- Aber, J. D., J. M. Melillo and C. A. McLaugherty (1990). "Predicting long-term of mass-loss, nitrogen dynamics, and soil organic-matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems." *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* **68**(10): 2201-2208.
- Aerts, R. (1997). "Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship." *Oikos* **79**(3): 439-449.
- Allison, S. D. (2012). "A trait-based approach for modelling microbial litter decomposition." *Ecology letters* **15**(9): 1058-1070.
- Allison, S. D. and J. B. Martiny (2008). "Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities." *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**(Supplement 1): 11512-11519.
- Austin, A. T., L. Vivanco, A. González-Arzac and L. I. Pérez (2014). "There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter–decomposer affinity in terrestrial ecosystems." *New Phytologist* **204**(2): 307-314.
- Ayres, E., K. M. Dromph and R. D. Bardgett (2006). "Do plant species encourage soil biota that specialise in the rapid decomposition of their litter?" *Soil Biology and Biochemistry* **38**(1): 183-186.
- Bapiri, A., E. Bååth and J. Rousk (2010). "Drying–rewetting cycles affect fungal and bacterial growth differently in an arable soil." *Microbial ecology* **60**(2): 419-428.
- Baptist, F. (2008). Impact de la durée d'enneigement sur les cycles biogéochimiques dans les écosystèmes alpins. Grenoble I, *Université Joseph Fourier*. **Thèse**: 263.
- Berg, B., M. P. Berg, P. Bottner, E. Box, A. Breymeyer, R. C. Deanta, M. Couteaux, A. Escudero, A. Gallardo, W. Kratz, M. Madeira, E. Malkonen, C. McLaugherty, V. Meentemeyer, F. Munoz, P. Piussi, J. Remale and A. V. Desanto (1993). "Litter mass-loss rates in pine forests of Europe and eastern United States - some relationships with climate and litter quality." *Biogeochemistry* **20**(3): 127-159.
- Bernard-Verdier, M., M. L. Navas, M. Vellend, C. Violle, A. Fayolle and E. Garnier (2012). "Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland." *Journal of Ecology* **100**(6): 1422-1433.
- Bertrand, M., S. Barot, M. Blouin, J. Whalen, T. de Oliveira and J. Roger-Estrade (2015). "Earthworm services for cropping systems. A review." *Agronomy for Sustainable Development* **35**(2): 553-567.
- Birouste, M., E. Kazakou, A. Blanchard and C. Roumet (2011). "Plant traits and decomposition: are the relationships for roots comparable to those for leaves?" *Annals of Botany*: mcr297.
- Breshears, D. D., N. S. Cobb, P. M. Rich, K. P. Price, C. D. Allen, R. G. Balice, W. H. Romme, J. H. Kastens, M. L. Floyd and J. Belnap (2005). "Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**(42): 15144-15148.
- Cadisch, G. and K. E. Giller (1997). Driven by nature: plant litter quality and decomposition, *CAB International, Wallingford*.
- Chapin, F. S., M. S. Bret-Harte, S. E. Hobbie and H. Zhong (1996). "Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change." *Journal of Vegetation Science* **7**(3): 347-358.
- Cheng, W. (1999). "Rhizosphere feedbacks in elevated CO₂." *Tree physiology* **19**(4-5): 313-320.
- Clemente, J. S., A. J. Simpson and M. J. Simpson (2011). "Association of specific organic matter compounds in size fractions of soils under different environmental controls." *Organic Geochemistry* **42**(10): 1169-1180.
- Clemmensen, K., A. Bahr, O. Ovaskainen, A. Dahlberg, A. Ekblad, H. Wallander, J. Stenlid, R. Finlay, D. Wardle and B. Lindahl (2013). "Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest." *Science* **339**(6127): 1615-1618.

- Clemmensen, K. E., R. D. Finlay, A. Dahlberg, J. Stenlid, D. A. Wardle and B. D. Lindahl (2015). "Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests." *New Phytologist* **205**(4): 1525-1536.
- Cornwell, W. K., J. H. Cornelissen, K. Amatangelo, E. Dorrepaal, V. T. Eviner, O. Godoy, S. E. Hobbie, B. Hoorens, H. Kurokawa and N. Pérez-Harguindeguy (2008). "Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide." *Ecology letters* **11**(10): 1065-1071.
- Cotrufo, M. F., J. L. Soong, A. J. Horton, E. E. Campbell, M. L. Haddix, D. H. Wall and W. J. Parton (2015). "Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss." *Nature Geoscience*.
- Cotrufo, M. F., M. D. Wallenstein, C. M. Boot, K. Denef and E. Paul (2013). "The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter?" *Global Change Biology* **19**(4): 988-995.
- Coûteaux, M.-M., P. Bottner and B. Berg (1995). "Litter decomposition, climate and litter quality." *Trends in Ecology & Evolution* **10**(2): 63-66.
- de Boer, W., L. B. Folman, R. C. Summerbell and L. Boddy (2005). "Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development." *Fems Microbiology Reviews* **29**(4): 795-811.
- De Deyn, G. B. and W. H. Van der Putten (2005). "Linking aboveground and belowground diversity." *Trends in Ecology & Evolution* **20**(11): 625-633.
- de Toledo Castanho, C. and A. A. de Oliveira (2008). "Relative effect of litter quality, forest type and their interaction on leaf decomposition in south-east Brazilian forests." *Journal of Tropical Ecology* **24**(02): 149-156.
- De Vries, F. T., M. E. Liiri, L. Bjørnlund, M. A. Bowker, S. Christensen, H. M. Setälä and R. D. Bardgett (2012). "Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought." *Nature Climate Change* **2**(4): 276-280.
- De Vries, F. T. and A. Shade (2013). "Controls on soil microbial community stability under climate change." *Frontiers in microbiology* **4**.
- Drenovsky, R. E., K. L. Steenwerth, L. E. Jackson and K. M. Scow (2010). "Land use and climatic factors structure regional patterns in soil microbial communities." *Global Ecology and Biogeography* **19**(1): 27-39.
- Dümig, A., W. Häusler, M. Steffens and I. Kögel-Knabner (2012). "Clay fractions from a soil chronosequence after glacier retreat reveal the initial evolution of organo-mineral associations." *Geochimica et Cosmochimica Acta* **85**: 1-18.
- Eisenhauer, N., H. Beßler, C. Engels, G. Gleixner, M. Habekost, A. Milcu, S. Partsch, A. Sabais, C. Scherber and S. Steinbeiss (2010). "Plant diversity effects on soil microorganisms support the singular hypothesis." *Ecology* **91**(2): 485-496.
- Eisenhauer, N., S. Cesarz, R. Koller, K. Worm and P. B. Reich (2012). "Global change belowground: impacts of elevated CO₂, nitrogen, and summer drought on soil food webs and biodiversity." *Global Change Biology* **18**(2): 435-447.
- Ekschmitt, K., E. Kandeler, C. Poll, A. Brune, F. Buscot, M. Friedrich, G. Gleixner, A. Hartmann, M. Kastner and S. Marhan (2008). "Soil-carbon preservation through habitat constraints and biological limitations on decomposer activity." *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **171**(1): 27.
- Fanin, N., Fromin, N., Barantal, S., and S. Hättenschwiler (2017) Stoichiometric plasticity of microbial communities is similar between litter and soil in a tropical rainforest. *Scientific Reports*, accepted 14 September 2017.
- Fanin, N., D. Moorhead, and I. Bertrand. (2016a). Eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors reveal differential C, N, P dynamics in decaying litter along a land-use gradient. *Biogeochemistry* **129**:21-36.
- Fanin, N., and I. Bertrand. (2016b). Aboveground litter quality is a better predictor than belowground microbial communities when estimating carbon mineralization along a land-use gradient. *Soil Biology and Biochemistry* **94**:48-60.
- Fanin, N., N. Fromin, and I. Bertrand. (2016c). Functional breadth and home-field advantage generate functional differences among soil microbial decomposers. *Ecology* **97**:1023-1037.

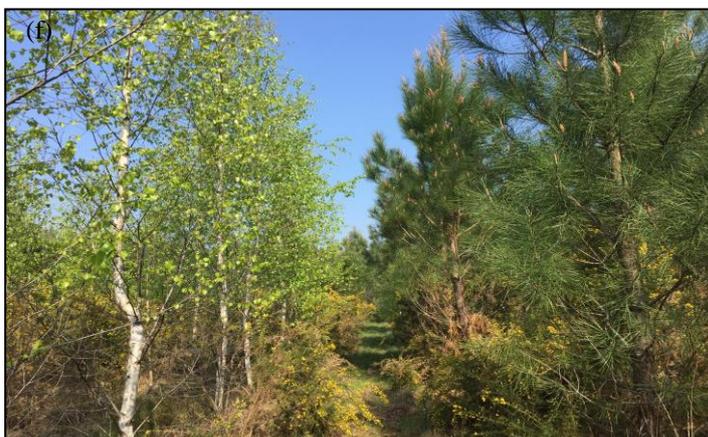
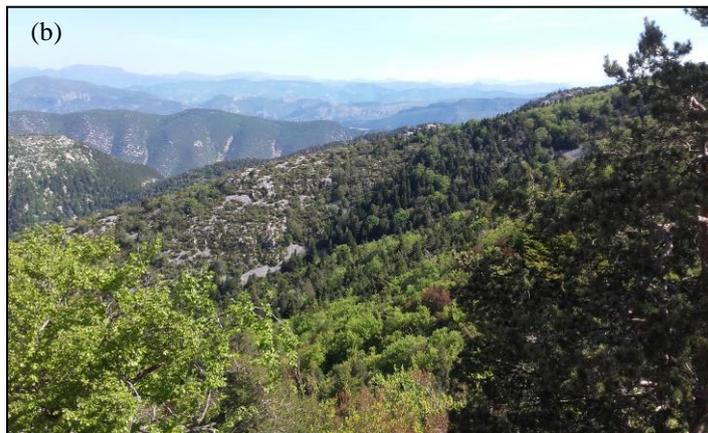
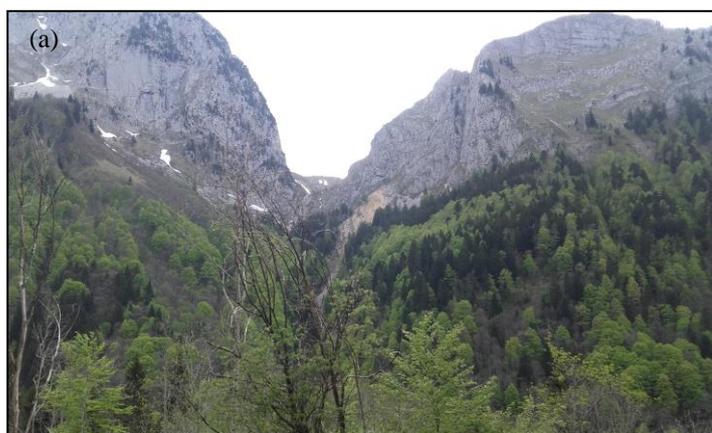
- Fanin, N., Hättenschwiler, S., Soria, P.F.C. and Fromin, N. (2016d). (A)synchronous availabilities of N and P regulate the activity and structure of the microbial decomposer community. *Frontiers in microbiology*, 6.
- Fanin, N., S. Hättenschwiler and N. Fromin (2014). Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. *Plant and soil* **379**(1-2): 79-91.
- Farrell, M., P. W. Hill, J. Farrar, R. D. Bardgett and D. L. Jones (2011). "Seasonal variation in soluble soil carbon and nitrogen across a grassland productivity gradient." *Soil Biology and Biochemistry* **43**(4): 835-844.
- Farrell, M., T. K. Kuhn, L. M. Macdonald, T. M. Maddern, D. V. Murphy, P. A. Hall, B. P. Singh, K. Baumann, E. S. Krull and J. A. Baldock (2013). "Microbial utilisation of biochar-derived carbon." *Science of The Total Environment* **465**: 288-297.
- Fernandez, C. W. and P. G. Kennedy (2015). "Moving beyond the black-box: fungal traits, community structure, and carbon sequestration in forest soils." *New Phytologist* **205**(4): 1378-1380.
- Fierer, N., M. A. Bradford and R. B. Jackson (2007). "Toward an ecological classification of soil bacteria." *Ecology* **88**(6): 1354-1364.
- Fierer, N., J. P. Schimel and P. A. Holden (2003). "Variations in microbial community composition through two soil depth profiles." *Soil Biology & Biochemistry* **35**(1): 167-176.
- Fontaine, S., A. Mariotti and L. Abbadie (2003). "The priming effect of organic matter: a question of microbial competition?" *Soil Biology and Biochemistry* **35**(6): 837-843.
- Freschet, G. T., R. Aerts and J. H. Cornelissen (2012). "Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis." *Journal of Ecology* **100**(3): 619-630.
- Freschet, G. T., R. Aerts and J. H. Cornelissen (2012). "A plant economics spectrum of litter decomposability." *Functional ecology* **26**(1): 56-65.
- Freschet, G. T., W. K. Cornwell, D. A. Wardle, T. G. Elumeeva, W. Liu, B. G. Jackson, V. G. Onipchenko, N. A. Soudzilovskaia, J. Tao and J. H. Cornelissen (2013). "Linking litter decomposition of above-and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide." *Journal of Ecology* **101**(4): 943-952.
- Galiano, L., J. Martínez-Vilalta and F. Lloret (2010). "Drought-induced multifactor decline of Scots pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring oak species." *Ecosystems* **13**(7): 978-991.
- García-Palacios, P., I. Prieto, J. M. Ourcival and S. Hättenschwiler (in press). "Disentangling the litter quality and soil microbial contribution to leaf and fine root litter decomposition responses to reduced rainfall." *Ecosystems*.
- Gholz, H. L., D. A. Wedin, S. M. Smitherman, M. E. Harmon and W. J. Parton (2000). "Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition." *Global Change Biology* **6**(7): 751-765.
- Gießelmann, U. C., K. G. Martins, M. Brändle, M. Schädler, R. Marques and R. Brandl (2011). "Lack of home-field advantage in the decomposition of leaf litter in the Atlantic Rainforest of Brazil." *Applied Soil Ecology* **49**: 5-10.
- Gobat, J.-M., M. Aragno and W. Matthey (2003). *Le sol vivant*. Lausanne, *Presses polytechniques et universitaires romandes*.
- Grime, J. P. (2006). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*, John Wiley & Sons.
- Gundale, M. J., F. From, L. H. Bach and A. Nordin (2014). "Anthropogenic nitrogen deposition in boreal forests has a minor impact on the global carbon cycle." *Global Change Biology* **20**(1): 276-286.
- Gundale, M. J., P. Kardol, M. C. Nilsson, U. Nilsson, R. W. Lucas and D. A. Wardle (2014). "Interactions with soil biota shift from negative to positive when a tree species is moved outside its native range." *New Phytologist* **202**(2): 415-421.
- Haddad, N. M., M. Holyoak, T. M. Mata, K. F. Davies, B. A. Melbourne and K. Preston (2008). "Species' traits predict the effects of disturbance and productivity on diversity." *Ecology letters* **11**(4): 348-356.
- Hall, E. K., A. R. Dzialowski, S. M. Stoxen and J. B. Cotner (2009). "The effect of temperature on the coupling between phosphorus and growth in lacustrine bacterioplankton communities." *Limnol. Oceanogr.* **54**(3): 880-889.

- Hessen, D. O., G. I. Ågren, T. R. Anderson, J. J. Elser and P. C. de Ruiter (2004). "Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry." *Ecology* **85**(5): 1179-1192.
- Higgins, D. and J. Dworkin (2012). "Recent progress in *Bacillus subtilis* sporulation." *Fems Microbiology Reviews* **36**(1): 131-148.
- Hodgson, J., P. Wilson, R. Hunt, J. Grime and K. Thompson (1999). "Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem." *Oikos*: 282-294.
- Hooper, D. U., F. Chapin III, J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. Lawton, D. Lodge, M. Loreau and S. Naem (2005). "Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge." *Ecological monographs* **75**(1): 3-35.
- Hunter, M. D., S. Adl, C. M. Pringle and D. C. Coleman (2003). "Relative effects of macro invertebrates and habitat on the chemistry of litter during decomposition." *Pedobiologia* **47**(2): 101-115.
- Jangid, K., M. A. Williams, A. J. Franzluebbers, T. M. Schmidt, D. C. Coleman and W. B. Whitman (2011). "Land-use history has a stronger impact on soil microbial community composition than aboveground vegetation and soil properties." *Soil Biology and Biochemistry* **43**(10): 2184-2193.
- Jesus, E., T. L. Marsh, J. M. Tiedje and F. M. de S Moreira (2009). "Changes in land use alter the structure of bacterial communities in Western Amazon soils." *The ISME journal* **3**(9): 1004-1011.
- John, M. G. S., K. H. Orwin and I. A. Dickie (2011). "No 'home' versus 'away' effects of decomposition found in a grassland-forest reciprocal litter transplant study." *Soil Biology and Biochemistry* **43**(7): 1482-1489.
- Kardol, P., T. Martijn Bezemer and W. H. van der Putten (2006). "Temporal variation in plant-soil feedback controls succession." *Ecology letters* **9**(9): 1080-1088.
- Kardol, P. and D. A. Wardle (2010). "How understanding aboveground-belowground linkages can assist restoration ecology." *Trends in Ecology & Evolution* **25**(11): 670-679.
- Keiluweit, M., J. J. Bougoure, P. S. Nico, J. Pett-Ridge, P. K. Weber and M. Kleber (2015). "Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates." *Nature Climate Change*.
- Keiser, A., M. Strickland, N. Fierer and M. Bradford (2011). "The effect of resource history on the functioning of soil microbial communities is maintained across time." *Biogeosciences*.
- Keiser, A. D., D. A. Keiser, M. S. Strickland and M. A. Bradford (2014). "Disentangling the mechanisms underlying functional differences among decomposer communities." *Journal of Ecology* **102**(3): 603-609.
- Klappenbach, J. A., J. M. Dunbar and T. M. Schmidt (2000). "rRNA operon copy number reflects ecological strategies of bacteria." *Applied and environmental microbiology* **66**(4): 1328-1333.
- Kramer, C. and G. Gleixner (2008). "Soil organic matter in soil depth profiles: Distinct carbon preferences of microbial groups during carbon transformation." *Soil Biology & Biochemistry* **40**(2): 425-433.
- Kuzyakov, Y., J. Friedel and K. Stahr (2000). "Review of mechanisms and quantification of priming effects." *Soil Biology and Biochemistry* **32**(11): 1485-1498.
- Laliberte, E., J. A. Wells, F. DeClerck, D. J. Metcalfe, C. P. Catterall, C. Queiroz, I. Aubin, S. P. Bonser, Y. Ding and J. M. Fraterrigo (2010). "Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities." *Ecology letters* **13**(1): 76-86.
- Laliberté, E., G. Zemunik and B. L. Turner (2014). "Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients." *Science* **345**(6204): 1602-1605.
- Lavorel, S. and E. Garnier (2002). "Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail." *Functional ecology* **16**(5): 545-556.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg and T. Forbes (1997). "Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance." *Trends in Ecology & Evolution* **12**(12): 474-478.
- Lindahl, B. D. and A. Tunlid (2015). "Ectomycorrhizal fungi-potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs." *New Phytologist* **205**(4): 1443-1447.
- Lindström, E. S. and S. Langenheder (2012). "Local and regional factors influencing bacterial community assembly." *Environmental Microbiology Reports* **4**(1): 1-9.
- Lussenhop, J. (1992). Mechanisms of microarthropod-microbial interactions in soil, *Academic Press*.
- Makkonen, M., M. P. Berg, I. T. Handa, S. Hättenschwiler, J. Ruijven, P. M. Bodegom and R. Aerts (2012). "Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient." *Ecology letters* **15**(9): 1033-1041.

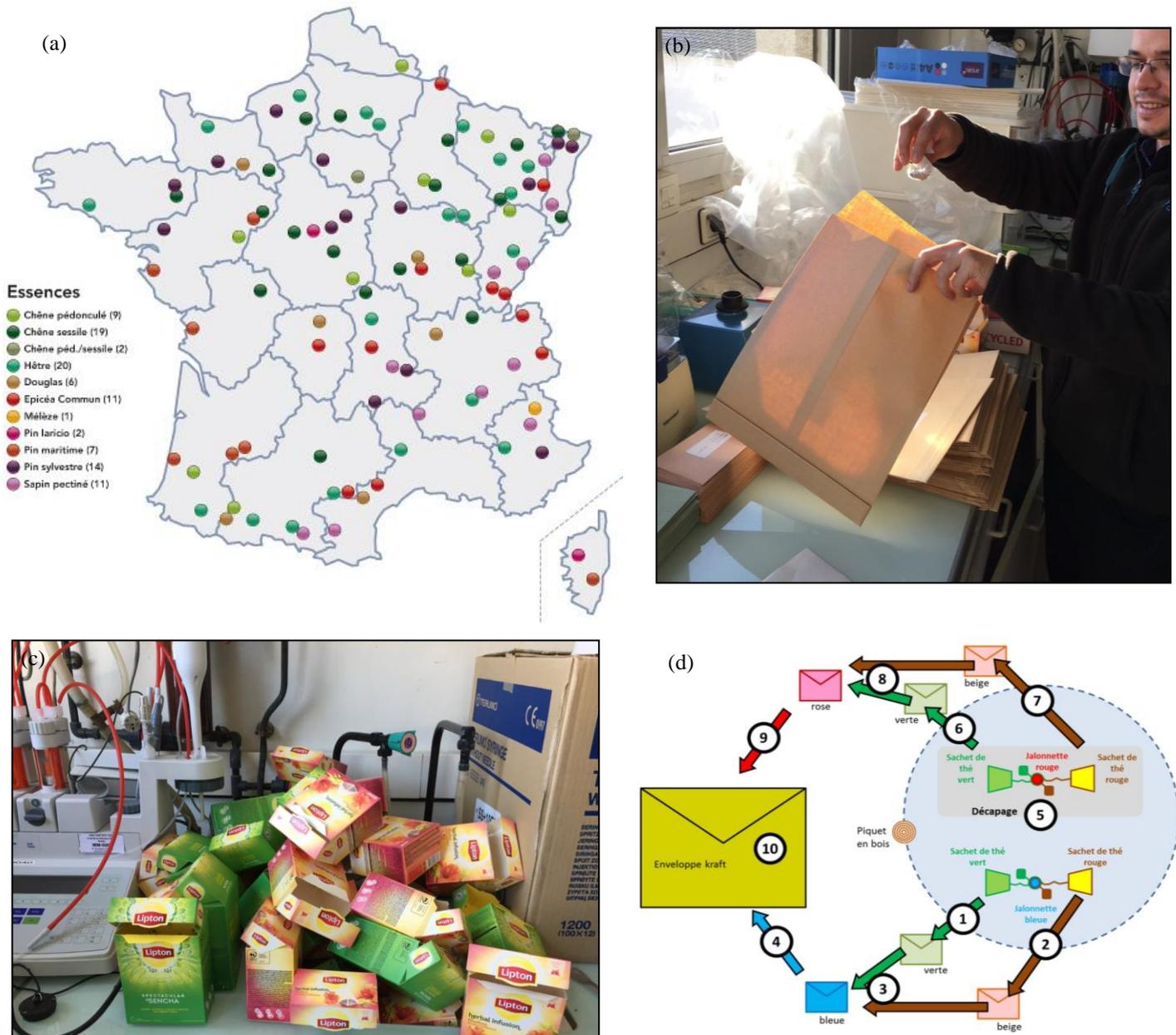
- Mambelli, S., J. A. Bird, G. Gleixner, T. E. Dawson and M. S. Torn (2011). "Relative contribution of foliar and fine root pine litter to the molecular composition of soil organic matter after in situ degradation." *Organic Geochemistry* **42**(9): 1099-1108.
- McGuire, K. L., E. Bent, J. Borneman, A. Majumder, S. D. Allison and K. K. Treseder (2010). "Functional diversity in resource use by fungi." *Ecology* **91**(8): 2324-2332.
- Meentemeyer, V. (1978). "Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates." *Ecology* **59**(3): 465-472.
- Moorhead, D., G. Lashermes, S. Recous and I. Bertrand (2014). "Interacting Microbe and Litter Quality Controls on Litter Decomposition: A Modeling Analysis."
- Moorhead, D. L. and R. L. Sinsabaugh (2006). "A theoretical model of litter decay and microbial interaction." *Ecological monographs* **76**(2): 151-174.
- Moorhead, D. L., R. L. Sinsabaugh, B. H. Hill and M. N. Weintraub (2016). "Vector analysis of coenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics." *Soil Biology and Biochemistry* **93**: 1-7.
- Mueller, R. C., C. M. Scudder, M. E. Porter, R. Talbot Trotter, C. A. Gehring and T. G. Whitham (2005). "Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts." *Journal of Ecology* **93**(6): 1085-1093.
- Nilsson, M.-C. and D. A. Wardle (2005). "Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest." *Frontiers in Ecology and the Environment* **3**(8): 421-428.
- Poll, C., S. Marhan, J. Ingwersen and E. Kandeler (2008). "Dynamics of litter carbon turnover and microbial abundance in a rye detritusphere." *Soil Biology & Biochemistry* **40**(6): 1306-1321.
- Rawlins, A. J., I. D. Bull, N. Poirier, P. Ineson and R. P. Evershed (2006). "The biochemical transformation of oak (*Quercus robur*) leaf litter consumed by the pill millipede (*Glomeris marginata*)." *Soil Biology and Biochemistry* **38**(5): 1063-1076.
- Reyer, C. P., S. Leuzinger, A. Rammig, A. Wolf, R. P. Bartholomeus, A. Bonfante, F. de Lorenzi, M. Dury, P. Gloning and R. Abou Jaoudé (2013). "A plant's perspective of extremes: terrestrial plant responses to changing climatic variability." *Global Change Biology* **19**(1): 75-89.
- Rousk, J. and S. D. Frey (2015). "Revisiting the hypothesis that fungal-to-bacterial dominance characterises turnover of soil organic matter and nutrients." *Ecology*.
- Scheu, S. and V. Wolters (1991). "Buffering of the effect of acid-rain on decomposition of C-14-Labeled beech leaf litter by saprophagous invertebrates." *Biology and Fertility of Soils* **11**(4): 285-289.
- Schimel, J., T. C. Balser and M. Wallenstein (2007). "Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function." *Ecology* **88**(6): 1386-1394.
- Shade, A., H. Peter, S. D. Allison, D. L. Baho, M. Berga, H. Bürgmann, D. H. Huber, S. Langenheder, J. T. Lennon and J. B. Martiny (2012). "Fundamentals of microbial community resistance and resilience." *Frontiers in microbiology* **3**.
- Shah, F., C. Nicolás, J. Bentzer, M. Ellström, M. Smits, F. Rineau, B. Canbäck, D. Floudas, R. Carleer and G. Lackner (2016). "Ectomycorrhizal fungi decompose soil organic matter using oxidative mechanisms adapted from saprotrophic ancestors." *New Phytologist*.
- Strickland, M. S., C. Lauber, N. Fierer and M. A. Bradford (2009). "Testing the functional significance of microbial community composition." *Ecology* **90**(2): 441-451.
- Strickland, M. S. and J. Rousk (2010). "Considering fungal:bacterial dominance in soils - Methods, controls, and ecosystem implications." *Soil Biology & Biochemistry* **42**(9): 1385-1395.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie and E. Siemann (1997). "The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes." *Science* **277**(5330): 1300-1302.
- Treseder, K. K., T. C. Balser, M. A. Bradford, E. L. Brodie, E. A. Dubinsky, V. T. Eviner, K. S. Hofmockel, J. T. Lennon, U. Y. Levine and B. J. MacGregor (2012). "Integrating microbial ecology into ecosystem models: challenges and priorities." *Biogeochemistry* **109**(1-3): 7-18.
- Tuomela, M., M. Vikman, A. Hatakka and M. Itavaara (2000). "Biodegradation of lignin in a compost environment: a review." *Bioresource Technology* **72**(2): 169-183.
- Upchurch, R., C.-Y. Chiu, K. Everett, G. Dyszynski, D. C. Coleman and W. B. Whitman (2008). "Differences in the composition and diversity of bacterial communities from agricultural and forest soils." *Soil Biology and Biochemistry* **40**(6): 1294-1305.

- Veen, G. F., M. K. Sundqvist and D. A. Wardle (2015). "Environmental factors and traits that drive plant litter decomposition do not determine home-field advantage effects." *Functional ecology*.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel and E. Garnier (2007). "Let the concept of trait be functional!" *Oikos* **116**(5): 882-892.
- Vivanco, L. and A. T. Austin (2008). "Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina." *Journal of Ecology* **96**(4): 727-736.
- Wallenstein, M. D., M. L. Haddix, E. Ayres, H. Steltzer, K. A. Magrini-Bair and E. A. Paul (2013). "Litter chemistry changes more rapidly when decomposed at home but converges during decomposition–transformation." *Soil Biology and Biochemistry* **57**: 311-319.
- Wallenstein, M. D. and E. K. Hall (2012). "A trait-based framework for predicting when and where microbial adaptation to climate change will affect ecosystem functioning." *Biogeochemistry* **109**(1-3): 35-47.
- Wallenstein, M. D., A. M. Hess, M. R. Lewis, H. Steltzer and E. Ayres (2010). "Decomposition of aspen leaf litter results in unique metabolomes when decomposed under different tree species." *Soil Biology and Biochemistry* **42**(3): 484-490.
- Wardle, D. A. (2002). *Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components*, Princeton University Press.
- Wardle, D. A., R. D. Bardgett, J. N. Klironomos, H. Setälä, W. H. van der Putten and D. H. Wall (2004). "Ecological linkages between aboveground and belowground biota." *Science* **304**(5677): 1629-1633.
- Wardle, D. A., G. Hörnberg, O. Zackrisson, M. Kalela-Brundin and D. A. Coomes (2003). "Long-term effects of wildfire on ecosystem properties across an island area gradient." *Science* **300**(5621): 972-975.
- Wardle, D. A. and O. Zackrisson (2005). "Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties." *Nature* **435**(7043): 806-810.
- Weiher, E., A. Werf, K. Thompson, M. Roderick, E. Garnier and O. Eriksson (1999). "Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology." *Journal of Vegetation Science* **10**(5): 609-620.
- Wickings, K., A. S. Grandy, S. C. Reed and C. C. Cleveland (2012). "The origin of litter chemical complexity during decomposition." *Ecology letters* **15**(10): 1180-1188.
- Wieder, W., A. Grandy, C. Kallenbach, P. Taylor and G. Bonan (2015). "Representing life in the Earth system with soil microbial functional traits in the MIMICS model." *Geoscientific Model Development Discussions* **8**(2): 2011-2052.
- Woodward, F. I. and W. Cramer (1996). "Plant functional types and climatic change: introduction." *Journal of Vegetation Science* **7**(3): 306-308.
- Worm, B. and J. E. Duffy (2003). "Biodiversity, productivity and stability in real food webs." *Trends in Ecology & Evolution* **18**(12): 628-632.

10. Annexes



Annexe 1 – Photos des sites visités dans le cadre de l’Axe 1 Biodiversité de ce programme de recherche. L’objectif de ce programme de recherche est d’évaluer le rôle de la diversité microbienne et des capacités fonctionnelles associées lors des couplages entre cycles du carbone, azote et phosphore. En particulier, étant donné que les cycles CNP soient principalement liés aux seins des formes organiques dans les écosystèmes forestiers (peu ou pas d’intrants sous forme de fertilisation minérale), il paraît essentiel d’évaluer le couple lors de la décomposition des litières, et si augmenter la diversité des ressources influencent la diversité fonctionnelle des communautés du sol. **(a)** Bauges (Annecy), **(b)** Mont Ventoux (Orange), **(c)** Vercors (Valence), **(d)** Sainte Baume (Aix en Provence), **(e)** Luberon (Avignon) et **(f)** dispositif ORPHEE (Bordeaux). **Photos** : N. Fanin et consortium DIPTICC.



Annexe 2 – Photos de mise en place du projet « tea time for science » de l’Axe 2 Habitat de ce programme de recherche. L’objectif de ce projet est d’évaluer le rôle de l’habitat (type de sol et ressources du milieu) sur la décomposition de sachets de thé au champ. En partenariat avec l’ONF et le réseau RENECOFOR, des sachets de **thé vert et rouge** ont été disposés **en surface et en profondeur** dans 102 sites forestiers (a) en France pendant **trois mois** (b, c). En couplant des données de pédologie et de chimie du sol, nous identifierons les principaux paramètres influençant la décomposition des sachets de thé afin de mieux comprendre **le rôle du type de sol** sur la fonctionnalité des communautés microbiennes lors du processus de décomposition. **Photos** : N. Fanin et protocole L. Augusto.

Annexe 3 – Description des principales questions et résultats de chaque expérience professionnelle de recherche.**Thèse de doctorat : Limitations nutritives des microorganismes décomposeurs du sol et de la litière en forêt tropicale.**

Les microorganismes hétérotrophes à la base des réseaux trophiques de décomposeurs dépendent principalement des ressources organiques qui varient de façon substantielle à petite échelle quant à la quantité et la contribution relative de certains éléments clés tels que le **carbone (C)**, l'**azote (N)** et le **phosphore (P)**. L'objectif de ma thèse était d'évaluer comment les variations de qualité et de stœchiométrie C:N:P de la ressource peuvent influencer l'activité, la biomasse, la stœchiométrie et la structure des communautés des décomposeurs microbiens et en retour d'évaluer leur importance lors du recyclage des nutriments et de la MO. L'hypothèse majeure de ces travaux est que **la disponibilité en C et nutriments contrôle la structure et l'activité des communautés microbiennes** lors du processus de décomposition. Ainsi les processus écosystémiques comme la décomposition, la respiration du sol et le recyclage des nutriments pourraient refléter les différentes **stratégies d'acquisition ou de conservation** mises en place par les microorganismes en fonction de la qualité de la ressource. Pour tester cette hypothèse, ce travail a été divisé en deux parties. Une **approche de fertilisation sur le terrain** permettant d'évaluer l'effet direct de C, N et P et leurs interactions sur les microorganismes du sol (**Partie 1**) et une **approche d'écologie stœchiométrique en laboratoire** étudiant le rôle des nutriments au sein des lessivâts et leur impact sur la stœchiométrie des maillons trophiques supérieurs (**Partie 2**).

Partie 1 - Questions: La **structure et la fonction des communautés microbiennes** dépendent-elles des **ajouts d'éléments externes** au champ? Des communautés microbiennes contrastées sont-elles **fonctionnellement similaires** *vis-à-vis* de la **dégradation du C**? Afin de répondre à ces questions, l'objectif de ces travaux visait à déterminer l'influence de l'ajout de C (cellulose) de N et de P (formes minérales) seuls ou en combinaison sur la biomasse, l'activité, la structure des communautés de décomposeurs (Figure 1). Pour se faire, des parcelles forestières ont été fertilisées deux fois par an selon l'un des traitements attribués dans le cadre d'une fertilisation factorielle complète (*control*, +C, +N, +P, +CN, +CP, +NP, +CNP).

Principaux résultats: Contrairement à l'ajout de P qui montrait un effet positif constant sur le processus de respiration que ce soit pour le sol ou la litière, l'ajout de N montrait un effet clairement négatif sur l'activité des microorganismes du sol. Ainsi, bien que la décomposition soit communément vue comme un continuum commençant par la dégradation de litière fraîche jusqu'à la libération de CO₂ ou la formation de MO dans le sol, nous avons conclu que **le processus de respiration microbienne présentait un effet différentiel face aux ajouts externes d'éléments**, et par conséquent qu'il est important de considérer séparément les limitations des communautés du sol et des litières. Les ajouts de P ont stimulé à la fois la biomasse bactérienne et fongique de manière significative. Cependant au sein des différents groupes bactériens, ces ajouts ont plutôt stimulés des bactéries Gram-négative en comparaison des bactéries Gram-positives. Ce résultat indique qu'en plus de la disponibilité en C disponible couramment admise comme facteur structurant des communautés copiotrophes et oligotrophes (Fierer *et al.* 2007), **la disponibilité en P**

structure les communautés vers des organismes à stratégie de croissance rapide. Finalement, nous avons démontré que la biomasse microbienne était le principal facteur expliquant la respiration potentielle du glucose ou la décomposition de papier de cellulose, suggérant que les communautés sont **équivalentes** d'un point de vue fonctionnel pour la décomposition de substrats simples impliquant un « **processus universel** ». Cependant au vu des capacités cataboliques, des structures de communautés contrastées impliquent des dégradations différentielles pour une large gamme de substrat (15 substrats carbonés allant d'acides aminés jusqu'à des composés phénoliques), suggérant que **ces mêmes communautés sont dissimilaires** face à une large diversité de substrats carbonés. En conclusion, ces travaux démontrent que **l'altération des ressources aura d'importantes implications pour le cycle du C au travers du fonctionnement différentiel des décomposeurs microbiens.**

Partie 2 - Questions: Les microorganismes décomposeurs sont-ils **homéostatiques** vis-à-vis de leur ressource? Est-ce que la **stœchiométrie de la ressource peut influencer le devenir de la MO** via le compartiment microbien? Afin de répondre à ces questions, nous avons mis en place une **expérience de laboratoire afin d'en contrôler l'ensemble des facteurs environnementaux** pour ne visualiser que l'effet principal du substrat (six espèces de qualité et stœchiométrie contrastées) et sur la structure et l'activité des communautés microbiennes des litières et du sol.

Principaux résultats: Tout d'abord, la gamme de variation stœchiométrique de la biomasse microbienne des litières variant de 77:7:1 à 175:13:1, additionné à l'hétérométrie dans le rapport des éléments vis-à-vis du P, et le fait que la stœchiométrie de la biomasse suive les variations de la stœchiométrie de la fraction soluble démontrent que **contrairement aux idées reçues, la stœchiométrie des communautés microbiennes n'est pas strictement homéostatique.** Ce résultat est d'une importance cruciale pour comprendre le recyclage des nutriments lors du processus de décomposition et indique qu'une certaine **plasticité stœchiométrique** est possible au sein des communautés de décomposeurs. Cependant, savoir si la plasticité observée était due à une modification de la stœchiométrie **des mêmes organismes au sein de la communauté ou à des changements de souches au sein de la communauté** n'avait encore jamais été testé au sein des écosystèmes terrestres. Nos résultats ont montré que les modifications de la stœchiométrie de la biomasse microbienne étaient clairement liées à **la proportion de champignons et de bactéries** en fonction de la quantité de P disponible entre ces deux groupes de microorganismes. En particulier, les bactéries apparaissent plus sensibles au manque de P, probablement à cause de leur turn-over rapide et leurs besoins importants en P pour le fonctionnement ribosomique. Concernant les communautés du sol, nous avons démontré que les **lessivâts, et en particulier des composés carbonés dissouts représentant un cocktail de formes simples facilement accessibles,** influençaient fortement l'activité, la biomasse et la structure **des communautés de décomposeurs.** La disponibilité en C influençait principalement certains groupes spécifiques de bactéries au travers de la modification du ratio Gram-positive:Gram-négative. **Ces shifts de groupes bactériens n'ont pas entraîné de modifications majeures de la stœchiométrie** de la biomasse microbienne dans son ensemble indiquant qu'il n'existe pas de larges différences stœchiométriques entre les différents groupes bactériens du sol. En conclusion, nos résultats démontrent que **les communautés des litières vivant dans un milieu riche en C sont particulièrement sensibles à la disponibilité des nutriments alors que les communautés du sol vivant dans un milieu où la stœchiométrie est plus proche de celle de la biomasse microbienne sont plus dépendantes de la disponibilité en C.**

Post-doctorat #1 : Fonctionnalité des communautés microbiennes le long d'un gradient d'usage des terres.

En plus de l'effet de la **qualité de la litière** sur la décomposition, de plus en plus d'études démontrent que la minéralisation du C peut être influencée par **l'histoire de la ressource passée**, principalement grâce à deux processus distincts: (i) les communautés de décomposeurs provenant de milieux récalcitrants peuvent avoir une capacité fonctionnelle plus large pour décomposer une large gamme d'espèces de litière que celles provenant de milieux plus riches, i.e. l'hypothèse **d'amplitude fonctionnelle** (Keiser *et al.* 2014); et/ou (ii) les communautés de décomposeurs peuvent être spécialisées envers la litière qu'elles rencontrent le plus souvent, i.e. l'hypothèse de **l'avantage du terrain** (Gholz *et al.* 2000). Par ailleurs le **priming effect** (PE), qui décrit la minéralisation additionnelle de la MO du sol suite à l'ajout d'un substrat exogène facilement décomposable, peut générer des flux supplémentaires de C et ainsi influencer notre évaluation des flux de carbone au sein des écosystèmes terrestres. L'objectif de ce post-doctorat était d'évaluer comment différentes communautés microbiennes issus de différents environnements peuvent influencer **la minéralisation et la formation de la MO au sein des sols**. L'hypothèse majeure de ces travaux est que **des communautés contrastées possèdent des capacités fonctionnelles différentes** selon qu'elles sont issues de milieux plus ou moins récalcitrants. Pour évaluer cette idée, ce post-doctorat a été divisé en deux parties. Une **approche de transplantation réciproque de litière et de sol** provenant de différents écosystèmes le long d'un gradient d'usage des terres (**Partie 1**) et une **approche isotopique** étudiant le rôle des nutriments et l'effet priming en utilisant des litières marquées ^{13}C (**Partie 2**).

Partie 1 - Questions: Les **différences fonctionnelles** entre communautés microbiennes contrastées sont-elles générées par l'amplitude fonctionnelle ou l'avantage du terrain? Quel est la contribution relative de ces deux mécanismes sur la minéralisation du C le long d'un gradient d'usage des terres? Afin de tester ces hypothèses, nous avons mené une expérience de décomposition en utilisant un dispositif composé de litière (**hêtre, fétuque, blé et robinier**) et de sol (**forêt, prairie, terres agricoles, plantation**) issus d'un gradient d'usage de terre à Paris-Grignon.

Principaux résultats: Les résultats ont montré des effets substantiels de la **qualité de la litière** sur la **minéralisation du C** (plus de deux-tiers de la variance expliquée), tandis que **la contribution du sol était assez faible** (moins d'un dixième), suggérant que **les communautés microbiennes ont joué un rôle seulement mineur dans la régulation des taux de décomposition**. Les estimations de l'amplitude fonctionnelle et de l'avantage du terrain calculées sur la perte en masse des sucres pariétaux étaient positivement corrélées avec celles calculées sur les activités enzymatiques, confirmant l'idée que **les interactions entre qualité des litières et structure des communautés microbiennes peuvent modifier la trajectoire de minéralisation du C via la synthèse enzymatique**. Lorsque l'on considère l'ensemble des paramètres microbiens au travers d'un modèle d'analyse de pistes, nos résultats montrent que **les traits fonctionnels des microorganismes par l'intermédiaire de leurs activités enzymatiques étaient plus pertinents que leur identité pour prédire la minéralisation du carbone**. Ces données mettent en avant que les informations **sur la fonctionnalité des communautés via leurs besoins élémentaires sont de bien**

meilleurs prédicteurs que la structure des communautés pour prédire la disponibilité N et P, probablement à cause d'une importante redondance fonctionnelle entre bactéries et champignons. En particulier, **l'efficacité enzymatique** (définie comme la quantité d'enzyme produite par unité de C minéralisé) différait entre litières mais pas entre types de sol, suggérant que le **threshold** entre croissance et acquisition dépend plus de la stratégie d'utilisation des ressources que de la structure initiale des communautés microbiennes. Finalement, en utilisant l'approche des vecteurs enzymatiques (Moorhead *et al.*, 2016), nous avons démontré que **bien que la limitation en N augmente plus rapidement que celle en P au cours du temps, la limitation en C prévaut sur celle en nutriments** au fur et à mesure que la décomposition se produit dans la plupart des écosystèmes. Le **type de sol** était le principal facteur contrôlant la limitation N vs P alors que le **type de litière** était le principal facteur contrôlant la limitation C vs nutriments. Globalement, nous avons conclu que l'utilisation des enzymes comme proxy des besoins nutritifs des communautés microbiennes améliorent notre compréhension de **l'efficacité d'utilisation du C**, des **évolutions temporelles des limitations en ressources**, et la **dynamique du C et des nutriments** entre différents écosystèmes.

Partie 2 - Questions: La qualité de la litière joue-t-elle un rôle moteur lors de **l'incorporation de la MO** dans différents types d'écosystème? **L'intensité du priming effect** varie-t-elle le long d'un gradient d'usage des terres? L'objectif principal de cette étude est d'évaluer de manière empirique si le PE varie selon le type d'écosystèmes (forêt, plantation, prairie et culture) et le type de litière marquée ^{13}C (labile ou récalcitrante) et d'étudier le devenir du carbone (DOC, biomasse microbienne, sol, atmosphère).

Principaux résultats: Nos résultats ont démontré que le PE associé à **la litière riche en éléments nutritifs et facilement dégradable** était **immédiat et en partie 'apparent'**, alors que le PE associé à **la litière pauvre en éléments nutritifs et plus récalcitrante** était **tardif et principalement 'réel'**. L'intensité du PE varie en fonction du type d'écosystème, du **statut en nutriments** et des **capacités des communautés microbiennes à acquérir N au sein de la MO**. Ces données confirment que **les microorganismes jouent un rôle central dans la dégradation de la MO ancienne du sol** au travers de leurs capacités à acquérir la ressource la plus limitante *via* le PE. Cependant, nous avons mis en évidence que même en omettant le ^{13}C présent dans la biomasse microbienne et dans la partie soluble, le **^{13}C incorporé dans la fraction dite 'stable' du sol surpasse les pertes observées *via* PE**. En particulier, l'incorporation de ^{13}C dans la MO était plus élevée pour la litière labile que pour la litière récalcitrante, **suggérant ainsi que les litières de bonnes qualités peuvent influencer la séquestration du carbone à un degré plus élevé que les litières récalcitrantes**. Bien que les disponibilités en C et N déterminent interactivement le PE au cours du temps générant des sorties supplémentaires de C vers l'atmosphère, nous avons conclu que **le rôle du PE sur le cycle du C terrestre peut être surestimé lorsque l'incorporation du substrat dans le sol n'est pas considéré à sa pleine mesure**. Il paraît par conséquent essentiel d'étudier **l'effet de contreponds** au travers de **l'incorporation de C dans le sol** qui peut contrebalancer les pertes observées *via* le PE.

**Post-doctorat #2: Relations ‘aboveground-belowground’
entre communautés végétales et organismes du sol.**

Au cours de la dernière décennie, la question de savoir si et comment les composantes aériennes et souterraines des écosystèmes terrestres sont reliées a attiré une attention considérable afin de mieux comprendre **l’association entre communautés végétales et communautés microbiennes du sol**. Les démonstrations les plus convaincantes des interactions ‘belowground-aboveground’ dans les écosystèmes naturels proviennent d’études de ‘chronoséquences rétrogrades’, démontrant généralement **des limitations en nutriments qui s’intensifient avec l’augmentation de l’âge des sols**. Ainsi, les traits des espèces végétales dominantes passent de ‘**traits d’acquisition**’ à des ‘**traits de conservation**’ des ressources et sont généralement **liés à une diminution de la productivité, de la décomposition et à un ralentissement de l’activité des microorganismes du sol**. Cependant, peu d’études ont utilisé une approche expérimentale lors d’une rétrogression afin d’évaluer si le rôle des espèces végétales sur **les communautés de champignons du sol** change au fur et à mesure que la rétrogression avance. En effet, en plus des décomposeurs hétérotrophes, **une grande diversité de souches de champignons est capable de créer des associations mycorhiziennes avec les racines des plantes** afin d’augmenter l’absorption des nutriments en échange de C disponible. L’hypothèse majeure de ces travaux est que **la diversité des plantes** (groupes fonctionnels et nombre d’espèces) influence fortement la structure du réseau mycorhizien, stimulant plus ou moins **la décomposition de la MO du sol et l’acquisition des nutriments** en fonction du contexte environnemental. Pour évaluer cette idée, ce post-doctorat a été divisé en deux parties. Une **approche de ‘suppression de groupe fonctionnels**’ permettant de regarder l’importance des mousses, des buissons et des arbres sur les communautés fongiques (**Partie 1**) et une ‘**approche trophique**’ étudiant le rôle de la diversité de la faune et des microorganismes sur le cycle des nutriments et le stockage de C (**Partie 2**).

Partie 1 - Questions: Est-ce que les variations des espèces hôtes **d’arbres et de buissons** contrôlent la séquestration du C *via* la diversité des champignons mycorhiziens? Quelle est **l’importance écologique de ses associations** le long d’une chronoséquence d’îles boréales? En utilisant un design factoriel de suppression de groupes fonctionnels (arbres, buissons et mousses) mis en place en 1996 le long d’un gradient d’îles boréales, l’objectif de cette étude est d’évaluer **l’importance de la biodiversité végétale sur les communautés fongiques (saprotrophes et champignons mycorhiziens)** tout en prenant en compte différentes échelles spatio-temporelles pour comprendre le cycle du C par le biais de la chronoséquence rétrograde.

Partie 2 - Questions: Quel est **le rôle de la diversité végétale** sur la structure du réseau trophique (bactérie, champignon, nématode, collembole)? Est-ce que le nombre d’espèce végétale est un paramètre important à considérer pour prédire les stocks de C en fonction du contexte environnemental? En plus de la suppression des groupes fonctionnels, notre design expérimental inclut **la suppression d’espèces de buissons** (0, 1, 2, et 3 espèces) le long du gradient d’îles boréales. L’objectif sera ici d’étudier l’impact de la biodiversité au sein d’un même groupe fonctionnel sur les cycles des nutriments et de la MO tout en considérant les différents maillons des réseaux trophiques.

Principaux résultats: Ce projet a démarré en Mai 2015 et est toujours en cours depuis lors. Environ 3000 carottes ont été prélevées le long de la chronoséquence d'îles boréales lors de l'été 2015 en Suède. Les analyses CNP, PLFAs et nématodes ont été achevées en Mars 2016, d'autres analyses NMR-FTIR sont prévues pour mi-2018 en collaboration avec des collègues en Australie. Des analyses de pyroséquençage ont été réalisées par mes soins à l'Université d'Uppsala en Octobre 2015 et pour lesquelles nous sommes en train d'analyser les données. Les premiers résultats devraient être disponibles pour l'été 2018.