Mémoire Pour le Diplôme d'Habilitation
à Diriger des Recherches

# 'Ecologie Microbienne Fonctionnelle' : Rôle des communautés microbiennes lors de la minéralisation de la matière organique et conséquences pour les cycles biogéochimiques

Présentée et soutenue publiquement par

**Dr. Nicolas Fanin**

le 25 Septembre 2026

**Jury:**

Mr Denis Angers, Professeur associé, Université Laval, Québec, Canada (Rapporteur)
Mme Edith Le Cadre, Professeure, Institut Agro Rennes-Angers (Rapporteure)
Mr Philippe Hinsinger, Directeur de Recherche, INRAE-Montpellier (Rapporteur)
Mme Gwenaelle Lashermes, Directrice de Recherche, INRAE-Reims (Examinatrice)
Mr Sylvain Coq, Maitre de Conférences, Université de Montpellier (Examinateur)
Mme Laurence Denaix, Directrice de Recherche, INRAE-Bordeaux (Examinatrice)

# 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, la prise en compte du rôle fonctionnel de certains groupes d'organismes, tels que les bactéries et les champignons, est nécessaire pour mieux comprendre les couplages entre les cycles du carbone (C), de l'azote (N) et du phosphore (P), ainsi que les mécanismes de rétroaction sol-plante.

Afin d'améliorer notre compréhension des interactions entre cycles biogéochimiques au sein des écosystèmes terrestres, ce programme de recherche 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. Quatre facteurs majeurs influençant la structure et les capacités fonctionnelles des communautés microbiennes seront particulièrement abordés dans ce rapport d'HDR : (i) le rôle des ressources au travers de la disponibilité des nutriments et de la qualité de la matière organique ; (ii) le rôle de l'habitat au travers des propriétés physico-chimiques des sols et des changements d'usage des terres ; (iii) le rôle des interactions biotiques et de la biodiversité, incluant les relations entre microorganismes, plantes et faune du sol ; et (iv) le rôle des changements globaux incluant le climat, les pollutions et les perturbations anthropiques. Ce programme fait l'hypothèse que les compromis entre stratégies d'acquisition-conservation des ressources, ainsi que l'adaptation locale des communautés à leur environnement 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.

# Abstract

Microorganisms are the primary drivers of organic matter recycling and therefore play a pivotal role in regulating matter and energy fluxes within terrestrial ecosystems. However, despite the substantial variability observed in microbial community composition across spatial and temporal scales, the causal relationship between community structure and ecosystem functioning remains subject to considerable uncertainty. A better understanding of the functional role of microbial communities, as well as the contribution of key microbial groups such as bacteria and fungi, is therefore essential for assessing the coupling between carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) cycles and, in turn, the soil-plant feedback mechanisms that regulate ecosystem functioning.

To improve our understanding of the interactions among biogeochemical cycles in terrestrial ecosystems, this research program aims to elucidate the functional role of soil microbial communities in organic matter decomposition and nutrient recycling. Four major factors influencing the structure and functional capacities of microbial communities are addressed in this HDR: (i) the role of resources through nutrient availability and organic matter quality ; (ii) the role of habitat through soil physicochemical properties and land-use changes ; (iii) the role of biotic interactions and biodiversity, including relationships among microorganisms, plants and soil fauna ; and (iv) the role of global change, including climate change, pollution and anthropogenic disturbances. This research program is based on the hypothesis that trade-offs between resource acquisition and conservation strategies, together with the local adaptation of microbial communities to their environment, govern the coupling among C, N and P cycles.

Assessing the functional role of soil microbial communities must be placed at the forefront of biogeochemical research in order to accurately evaluate the contribution of microorganisms to carbon sequestration, nutrient mineralization, and the trajectories of natural and managed ecosystems in response to environmental disturbances.

**Keywords:** Microbial community; carbon cycle; organic matter decomposition; functional diversity; plant–soil interactions; nutrient recycling.

# Avant-propos

Ce manuscrit d'HDR, déposé à l'École doctorale Sciences et Environnements de l'Université de Bordeaux, a été rédigé sous la forme d'un document structuré autour d'une présentation de mes travaux passés sous forme de ***Curriculum Vitae***, suivie d'une **analyse scientifique** détaillée et d'une **synthèse globale**. Il comprend une introduction générale en français, suivie de quatre axes scientifiques qui constituent le coeur de ce mémoire et reflètent la cohérence ainsi que l'**évolution** de **mes activités de recherche**, et d'une synthèse et perspectives. L'objectif de ce manuscrit est avant tout de proposer un **bilan** de mon **parcours scientifique**, mais également de mettre en perspective l'évolution et les enjeux de notre thématique de recherche en **écologie microbienne fonctionnelle**. Cette démarche, qui m'a pris plusieurs années de réflexion, vise à prendre du recul sur les connaissances acquises au cours des dernières décennies, à réexaminer les **concepts fondateurs** et les **fronts de sciences**, ainsi qu'à **identifier** les **nouvelles questions** et les **verrous scientifiques** qui structurent notre champ de recherche, dans le but de proposer une **analyse critique** et **personnelle** des avancées réalisées à ce jour. Au-delà de cet exercice, ce mémoire d'HDR a également pour ambition de proposer une **vision scientifique** et des **perspectives** pour les années à venir. Je considère en effet que ce temps de réflexion est aussi l'opportunité de discuter les **directions de recherche** susceptibles de faire progresser notre compréhension du rôle des microorganismes dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres et, plus largement, de contribuer à l'émergence d'**approches** plus **intégratives** et **prédictives** en **écologie microbienne**. J'espère sincèrement (mais modestement) que les personnes qui seront amenées à lire ce manuscrit trouveront des éléments qui les **inspireront** et les feront **réfléchir**, au-delà de la partie centrée sur mon parcours (en s'éloignant si possible du 'moi je, moi je' de la première partie du manuscrit).

En plus de la synthèse scientifique proposée, il est important de mentionner que ce manuscrit s'inscrit dans une démarche de réflexion sur les '**bonnes pratiques**' de recherche et les **responsabilités associées** à l'activité scientifique. Une attention particulière a été portée à la **limitation de l'empreinte environnementale** liée à la réalisation de ce rapport, notamment en privilégiant autant que possible les échanges dématérialisés et une gestion raisonnée des ressources mobilisées au cours de sa rédaction. Par ailleurs, l'utilisation récente des outils d'intelligence artificielle (IA) soulève des questions importantes en matière d'**intégrité scientifique** et de **responsabilité académique**. Dans le cadre de ce manuscrit, il me parait important de mentionner l'utilisation d'ARGO (INRAE) comme aide à la correction et à l'amélioration de la clarté des textes. Il me parait également important de souligner que l'ensemble des analyses, réflexions scientifiques et conclusions développées dans mon mémoire relève de **ma seule responsabilité**, et que l'IA n'a pas été utilisée pour produire de résultats scientifiques, ni pour émettre des idées ou pour interpréter mes résultats. Bien que cela ne soit pas obligatoire, je pense qu'il est maintenant nécessaire de mentionner cela afin de s'inscrire dans le respect des principes de **transparence** et de déontologie qui fondent la démarche scientifique.

# Remerciements

*E*n premier lieu, je tiens à remercier chaleureusement l'ensemble des personnes qui m'ont fait confiance pendant ma carrière. Je ne me risquerais pas à faire une liste exhaustive mais si vous lisez ces lignes, c'est probablement que vous avez (ou aurez dans un futur proche) porté attention à mon travail, et je vous remercie pour cela. Je sais d'avance que ces remerciements seront déjà beaucoup trop longs, tout comme l'est déjà mon mémoire HDR (et je m'excuse d'avance auprès du jury), mais on ne se refait pas, alors, je vais faire comme je le sens.

*M*on parcours scientifique s'inscrit dans une continuité thématique autour du rôle des microorganismes dans le fonctionnement des écosystèmes et les cycles biogéochimiques. J'ai été formé au CNRS, au sein du CEFE à Montpellier, où j'ai réalisé mon Master 2 puis ma thèse de doctorat sous la direction de Stephan Hättenschwiler et de Nathalie Fromin que je remercie énormément. Ces premières années ont forgé mon intérêt pour la science du sol et les communautés microbiennes, notamment en forêt tropicale où j'ai pris beaucoup de plaisir à travailler. Je remercie tous les collègues du CEFE de l'époque avec qui je garde de très bons souvenirs, particulièrement Patrick Schevin, Bruno Buatois, Raphaëlle Leclerc, Sylvain Coq, Isabelle Chouine, Sandra Barantal, Mathieu Coulis, F-X Joly et j'en passe au sein de l'équipe Bioflux et de la plateforme PACE. Je tiens également à remercier l'ensemble des collègues d'Eco&Sols et de l'AMAP, et notamment Claude Edelin, Alain Brauman, Eric Blanchart, Philippe Hinsinger et tant d'autres qui ont guidé mes premiers pas alors que je n'étais qu'un petit étudiant.

*J*'ai ensuite poursuivi ce parcours par deux post-doctorats, d'abord à l'INRAE de Reims au sein de l'UMR FARE, puis à la Swedish University of Agricultural Sciences (SLU) en Suède. Ces années de travail ont été vraiment très importantes pour moi et j'ai eu l'occasion de profiter de nouveaux environnements de vie qui ont forgé ma vie scientifique et ce que je suis devenu aujourd'hui. Je remercie bien entendu Isabelle Bertrand et David Wardle de m'avoir fait confiance et d'avoir encadré mes activités de jadis. Vous m'avez laissé toute la liberté de m'exprimer et c'est grâce à vous que j'ai donné mon meilleur. Mais également Sylvie Recous, Gwenaelle Lashermes, Gonzague Alavoine, Pascal Thiébaut, Olivier Delfosse, Sylvie Millon Marie Sauvadet, Angélique Claisse-Gainvors, Gabriel Paës et toutes les équipes de Reims, ainsi que Paul Kardol, Michael Gundale, Marie-Charlotte Nilson, Kelley Gundale, Clydecia Spitzer, Anne Kempel, Carol Frost et toutes les équipes de Umeå pour leur aide, leur temps et leur soutien. Je remercie tous les collègues et amis rencontrés lors de ces passages, notamment Nadia, Jordan et tant d'autres, vous vous reconnaitrez, j'ai peur d'en oublier tellement vous avez été nombreux à m'aider ou à partager un café et à discuter de la pluie et du beau temps et je vous en remercie.

*E*nsuite, j'ai eu la chance d'atterrir à ISPA, un laboratoire dans lequel je me suis immédiatement senti à ma place. J'y ai été très bien accueilli par Laurent Augusto et Mark Bakker, et je tiens à vous remercier sincèrement pour la confiance que vous m'avez accordée dès le départ. Vous m'avez soutenu dans toutes mes idées et projets, qu'ils soient éphémères ou inscrits sur le long terme. Je pense que cela dépasse largement le cadre strictement

professionnel, et j'y vois un lien fort et humain. Au plaisir de partager 'l'HDR liquide' avec vous, je suis déjà triste rien qu'à l'idée de penser que vous partirez un jour à la retraite. Au laboratoire, je remercie également et tout spécialement Sylvie Milin et Debora Milan, avec qui j'ai eu la chance de contribuer à pouvoir développer et structurer nos approches actuelles de biochimie et d'analyse des molécules organiques. À mon arrivée, ces thématiques étaient encore peu présentes au laboratoire, et c'est grâce à votre investissement, votre aide et votre motivation que ces méthodes se sont mises en place et consolidées, et je pense qu'elles ont fortement contribué au rayonnement de notre laboratoire (on place un peu plus Bordeaux sur la carte de l'écologie microbienne grâce à vous!). Au quotidien, j'ai la chance d'évoluer dans un environnement de travail à la fois stimulant et bienveillant. Merci à l'ensemble des collègues d'ISPA, et en particulier de l'équipe BioNet, pour les échanges scientifiques, les discussions informelles, l'entraide permanente et l'ambiance qui rend notre équipe si agréable : Noémie Janot, Cécile Bres, Jean-Yves Cornu, Laurence Denaix, Christophe Nguyen, Alain Mollier, Valérie Sappin-Didier, Pierre Trichet, Maya Gonzalez, Lionel Jordan-Meille (et les collègues de BSA). Merci également aux ingénieurs et techniciens qui m'ont donné un coup de main et plus encore : Cécile Coriou (la championne du monde du lancée de savates), Sylvie Bussière, Coralie Chesseron, Thierry Robert et Catherine Lambrot (bonne retraite!), Céline Gire, Sylvie Niollet ainsi qu'à nos gestionnaires d'unité Corinne Sert, Maylis Saint Hubert, Valérie Savornin et Patricia Braconnier sans qui aucun de nos projets ne serait possible. Merci également aux collègues des autres équipes également, J-P Wigneron, Lisa Wingate, Jérôme Ogée, J-C Domec, Alex Bosc, Christophe Chipeaux, Bruno Ringeval, Marie Charue, Denis Lousteau, Pietro Barbieri, Sylvain Pellerin, Thomas Nesme, Cyriane Garrigou, Marc Peaucelle et tous les membres du collectif ISPA.

Évidemment, je tiens à remercier très l'ensemble des étudiantes et étudiants qui m'ont fait confiance au fil des années pour encadrer, co-construire ou simplement accompagner leurs projets de recherche. Chacune et chacun d'entre vous a compté, non seulement pour les échanges, mais aussi pour les questionnements, les doutes partagés, les réussites parfois inattendues et les apprentissages mutuels qui font la richesse du métier de chercheur. Je remercie tout particulièrement Tania, Lucie et Lei de m'accepter comme co-encadrant de leurs projets de thèse, et avec qui j'ai eu la chance de développer des projets ambitieux, structurants et scientifiquement très stimulants. Vous êtes maintenant la relève de la recherche française (et/ou chinoise). Je suis beaucoup plus heureux de vos réussites que des miennes, je pense sincèrement que voir votre nom en haut de l'affiche m'apporte bien plus de joie que de voir le mien (sincèrement, je crois que je me fiche de plus en plus d'être reconnu pour ce que j'ai fait), et vous pouvez être fières de votre travail. Je vous souhaite une belle carrière et surtout plein de bonheur dans vos vies respectives. Je remercie également Audrey, Zhaobin et Bing qui m'ont accordé leur confiance pour accompagner leurs projets de post-doctorat. Vous êtes tous de brillant(e)s chercheurs, je vous remercie de m'avoir contacté pour que l'on puisse travailler ensemble. L'encadrement est différent, c'est plutôt de l'ordre du spirituel plutôt que de l'organisation du quotidien. Cela m'a également beaucoup appris et j'espère que vous avoir laissé assez de place et de liberté pour que vous puissiez exprimer vos idées et votre propre

sensibilité. Je garde aussi des souvenirs mémorables des stages et des CDD, souvent courts mais toujours intenses, qui ont rythmé la vie du laboratoire au cours de toutes ces années. Merci à Marion, Sophie, Adèle, Laura, Maëva, Léa, Maxence, Tessa, Noée, Cléa, Valentin, ainsi qu'à toutes celles et ceux que j'ai accompagnés au fil du temps. Ces petits moments passés à expliquer un protocole, bricoler une manip ou tout simplement discuter du futur autour d'un café font partie intégrante de mon parcours et ont largement contribué à façonner ma manière d'encadrer et de transmettre la passion de l'écologie du sol (du moins c'est ce que j'ose espérer). Les projets de master ont également occupé une place centrale dans mon activité. Merci à Paola, Jorge, Kathina, Clément, Pierre, Arsinoe, Jonathan, Amaia, Marie, Alexis, Mathilde, Alice et Lucille pour leur implication, leur curiosité et leur capacité à s'approprier des questions parfois complexes. Je sais que je suis très exigeant, parfois chiant sur l'aspect hypothèses et la démarche scientifique (disons-le, je n'aime pas les hypothèses 'molles'), mais j'ai toujours pris plaisir à discuter et à contribuer modestement à vos projets respectifs. Cela m'a fait également beaucoup de bien de discuter avec vous, et j'espère avoir pu vous aider à mon échelle dans votre parcours scientifique. Certains de ces travaux ont donné lieu à des publications, d'autres à des parcours de vie, mais tous ont été des expériences humaines marquantes et je vous remercie tous pour cela.

Merci à tous les collègues des labos nationaux et internationaux que ce soit ceux de Bordeaux (Bastien, Hervé, Céline, Virgil, Benjamin, Adrien, Brice, Gaëtane…), Nancy (Marc), Toulouse (Vincent), Moulis (Grégoire), Montpellier (F-X, Gabin, Jean, Marie, Phillippe, Alain, Isabelle…), Grenoble (Jérémy, Fanny…), Marseille (Mathieu, Virginie…), Rouen (Matthieu, Estèle, Ludovic, Michael…), Paris (Naoise…), Rennes (Delphine…), en Italie, au Canada, aux US, en Chine ou ailleurs. Je passerai plus de temps à citer vos noms qu'à rédiger mon HDR si je devais tous vous nommer, mais sachez que vous avez tous contribué au scientifique que je suis aujourd'hui et je vous en remercie profondément.

Enfin, merci à tous ceux que j'aime. Merci Claire d'avoir toujours été là pour moi depuis 2007, de tous les bons moments ou de toutes les difficultés, tu es l'amour de ma vie. J'aurais bientôt passé plus de temps avec toi que sans toi (et dire que l'on n'est toujours pas marié, je suis aussi rapide pour te demander en mariage que pour rédiger mon HDR). A mes enfants, Aline et Olivia, à qui j'espère avoir transmis les valeurs et l'amour de la nature. Je vous aime mes filles. A mes parents Michel et Sofia, mes grands-parents Marcel et Jeanette, Mimi et Avo (paix à votre âme à tous les 4, vous me manquez terriblement). Merci de m'avoir élevé dans le respect et la bienveillance vis-à-vis des plantes, des animaux et tout simplement de la nature et la vie. Merci à ma tante Edith, à mon frère Pierre, à ma belle famille, à tous mes neveux et nièces. Merci à tous mes amis de la vie courante Jay, Sat, le Pouks, Jeroen, Pev et les autres, merci à ma belle-famille qui fait maintenant partie intégrante de la mienne. Je vais m'arrêter là où on va croire à mon testament. Merci à tous.

Bordeaux, le 19/06/2026

# Table des matières

## Table des matières

**CURRICULUM VITAE** ..... **27**

**PROJETS DE RECHERCHE** ..... **28**

**ENCADREMENT SCIENTIFIQUE** ..... **30**

**PARTICIPATION JURYS ET COMITES** ..... **34**

**PRODUCTION SCIENTIFIQUE** ..... **36**

**ACTIVITES ET RESPONSABILITES COLLECTIVES** ..... **55**

**0. INTRODUCTION ET CONTEXTE SCIENTIFIQUE** ..... **65**

0.1 LE SOL AU SEIN DES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES: GENERALITES, FLUX ET PROCESSUS. ..... 65

*0.1.1 Le sol joue un rôle prépondérant pour le fonctionnement des écosystèmes terrestres* ..... *65*

*0.1.2 Le sol: un système complexe et vivant* ..... *67*

*0.1.3 Les liens entre sol et plante sont à la base du fonctionnement des écosystèmes terrestres* ..... *69*

*0.1.4 La décomposition des litières, un processus clé des écosystèmes terrestres* ..... *69*

0.2 COUPLAGE ENTRE CYCLES BIOGEOCHIMIQUES: QUELLE EST LA PLACE DES MICROORGANISMES ..... 70

*0.2.1 Dépasser les limites des approches biogéochimiques classiques : ouvrir la boîte noire microbienne* *70*

*0.2.2 Communautés microbiennes, principal verrou d'une vision intégrée du couplage entre cycles biogéochimiques au sein des écosystèmes terrestres* ..... *71*

0.3 L'ESSOR DE L'ECOLOGIE MICROBIENNE POUR COMPRENDRE LE FONCTIONNEMENT DU SOL ..... 73

*0.3.1 Aux origines de l'écologie microbienne* ..... *73*

*0.3.2 Révolution moléculaire et outils modernes* ..... *75*

*0.3.3 Vers une 'écologie microbienne fonctionnelle'* ..... *77*

0.4 POSITIONNEMENT GENERAL DU PROGRAMME DE RECHERCHE ..... 79

*0.4.1 Positionnement scientifique* ..... *79*

*0.4.2 Cadre conceptuel et principaux facteurs de contrôle* ..... *79*

0.5 APPROCHES ET OUTILS MOBILISES POUR L'ETUDE DES COMMUNAUTES MICROBIENNES ..... 81

*0.5.1 Approche isotopique* ..... *81*

*0.5.2 Approches microscopiques* ..... *81*

*0.5.3 Activités enzymatiques : investissement fonctionnel et limitations nutritives* ..... *83*

*0.5.4 Capacités cataboliques : diversité métabolique et plasticité* ..... *83*

*0.5.5 Biomasse microbienne : taille et dynamique du compartiment biologique* ..... *83*

*0.5.6 Nécromasse microbienne dans les sols* ..... *85*

*0.5.7 Diversité microbienne et guildes fonctionnelles* ... *85*
*0.5.8 Gènes fonctionnels et potentiel métabolique* ... *85*
0.5 MISE EN ŒUVRE DU PROGRAMME DE RECHERCHE : UN PARCOURS SUR PROJETS, QUELQUES EXEMPLES ... 87
0.6 ORGANISATION DU DOCUMENT DE TRAVAIL POUR LA SYNTHESE SCIENTIFIQUE ... 89
0.7 BIBLIOGRAPHIE DE L'INTRODUCTION ... 90

**AXE 1 : IMPORTANCE DE LA QUALITE DES RESSOURCES SUR LE FONCTIONNEMENT MICROBIEN DU SOL ... 103**

1.1 CONTEXTE GENERAL SUR LES RELATIONS ENTRE LES MICROORGANISMES ET LEURS RESSOURCES ... 103
1.2 LA QUALITE DES LITIERES ET LA DISPONIBILITE EN NUTRIMENTS DU SOL CONTROLENT L'EXPLOITATION MICROBIENNE DES RESSOURCES ... 107
1.3 LES BESOINS NUTRITIONNELS MICROBIENS REGULENT LA DECOMPOSITION ET LE COUPLAGE DES CYCLES C-N-P ... 113
*1.3.1 Contraintes stœchiométriques et utilisation des ressources* ... *113*
*1.3.2 Différences de besoins nutritionnels et plasticité stoechimétrique* ... *113*
*1.3.3 Contraintes nutritionnelles, activités enzymatiques et couplage de cycles biogéochimiques* ... *115*
*1.3.4 Contraintes nutritionnelles et priming effect* ... *117*
1.4 ALTERER LA DISPONIBILITE DES RESSOURCES MODIFIE DIVERSITE ET LA STRUCTURE DES COMMUNAUTES MICROBIENNES ... 123
*1.4.1 Enrichissement en ressources et perte de biodiversité microbienne des sols* ... *123*
*1.4.2 Changements de ressources et réorganisation des communautés microbiennes : bactéries, champignons et stratégies d'utilisation des substrats* ... *125*
*1.4.3 Qualité des ressources et structuration de la diversité microbienne à l'échelle taxonomique et fonctionnelle* ... *129*
*1.4.4 Changement de qualité des ressources le long de gradients : exemple sur la structuration des communautés fongiques* ... *131*
*1.4.5 Rétroactions plante-sol pilotées par les ressources et les communautés microbiennes* ... *133*
1.5 SYNTHESE DE L'AXE 1 - LA RESSOURCE COMME FILTRE ET MOTEUR DU FONCTIONNEMENT MICROBIEN DES SOLS ... 134
*1.5.1 Vers une écologie microbienne fonctionnelle centrée sur l'acquisition et l'utilisation des ressources* ... *135*
*1.5.2 Fonctionnalité centrée sur les communautés microbiennes : un triptyque biomasse-diversité-activité* ... *137*
*1.5.3 Ressources multipartites : partitionnement entre litière, sol et microorganismes pour comprendre le couplage entre cycles biogéochimiques* ... *139*
*1.5.4 Dépasser les cadres r/K et copiotrophes-oligotrophes pour décrire les stratégies microbiennes* ... *141*
1.6 BIBLIOGRAPHIE DE L'AXE 1 ... 144

**AXE 2 : ROLE DE L'HABITAT ET ADAPTATION LOCALE DES MICROORGANISMES ... 159**

2.1 L'HABITAT COMME FILTRE ECOLOGIQUE DES COMMUNAUTES MICROBIENNES ..... 159
2.2 LES CARACTERISTIQUES DE L'HABITAT CONTROLENT L'EXPLOITATION MICROBIENNE DES RESSOURCES . 161
*2.2.1 Gradients d'usage des terres ..... 161*
*2.2.2 Fertilité des sols et contraintes nutritives modifient l'exploitation du carbone ..... 161*
*2.2.3 Dynamiques temporelles de l'exploitation microbienne des ressources en fonction des besoins en ressources dans l'habitat ..... 163*
2.3 ADAPTATION LOCALE DES COMMUNAUTES MICROBIENNES AUX RESSOURCES ET A L'HABITAT..... 167
*2.3.1 Amplitude fonctionnelle des communautés microbiennes..... 169*
*2.3.2 Adaptation des communautés aux substrats locaux : l'hypothèse du home-field advantage ..... 171*
*2.3.3 Amplitude fonctionnelle et adaptation locale au substrat: un compromis à prendre en compte..... 175*
*2.3.4 Découplage entre composition taxonomique et fonctionnement des communautés microbiennes... 176*
2.4 ROLE DE LA VEGETATION DANS LA STRUCTURATION DE L'ENVIRONNEMENT LOCAL DE DECOMPOSITION. 177
*2.4.1 Le cadre MANE : symbioses mycorhiziennes et économie des nutriments des écosystèmes forestiers ..... 177*
*2.4.2 Décomposition forestière : rôle respectif des litières et de l'environnement du sol..... 179*
*2.4.3 Contrôle environnemental de la décomposition : qualité des substrats et position dans le sol..... 181*
2.5 SYNTHESE DE L'AXE 2 - L'HABITAT COMME FILTRE ET MODULATEUR DU FONCTIONNEMENT MICROBIEN DES SOLS ..... 184
*2.5.1 L'habitat comme filtre environnemental structurant les communautés..... 184*
*2.5.2 L'habitat comme régulateur du fonctionnement microbien ..... 187*
*2.5.3 Adaptation locale et plasticité fonctionnelle des communautés microbiennes..... 189*
*2.5.4 La phyllosphère des feuilles doit être prise en compte pour comprendre l'adaptation locale des communautés à leur substrat..... 191*
*2.5.5 Vers une écologie prédictive du fonctionnement microbien des sols..... 192*
2.6 BIBLIOGRAPHIE DE L'AXE 2 ..... 193

**AXE 3 : INTERACTIONS BIOTIQUES ENTRE ORGANISMES ET BIODIVERSITE..... 205**

3.1 CONTEXTE GENERAL SUR LA DIVERSITE VEGETALE ET STRUCTURATION BIOLOGIQUE DES SOLS ..... 205
3.2 DIVERSITE DES ARBRES ET FONCTIONNEMENT BIOLOGIQUE DES SOLS ..... 209
*3.2.1 Diversité des arbres et fonctionnement souterrain du sol..... 209*
*3.2.2 Rôle du sous-bois et des groupes fonctionnels végétaux ..... 213*
3.3 INTERACTIONS BIOTIQUES AU SEIN DES COMMUNAUTES MICROBIENNES..... 219
*3.3.1 Co-occurrence de microorganismes entre groupes fonctionnels de plantes..... 219*
*3.3.2 Interactions microorganismes-microorganismes..... 223*
*3.3.3 Rôle de la faune du sol dans la relation entre ressources et décomposition de la litière ..... 225*
*3.3.4 Interactions microorganismes-nématodes face à la perte de diversité végétale ..... 227*
*3.3.5 Structuration des réseaux biologiques et fonctionnement le long des gradients environnementaux 229*
3.4 SYNTHESE - BIODIVERSITE, INTERACTIONS ET FONCTIONNEMENT DES SOLS ..... 230
*3.4.1 Gestion des écosystèmes et fonctionnement du sol : vers des arbitrages explicites ..... 230*

*3.4.2 Couplage bottom-up du fonctionnement des sols : vers l'émergence de nouvelles théories* ..... *233*
*3.4.3 Couplage top-down du fonctionnement des sols : la biodiversité doit être considérée dans son ensemble* ..... *235*
*3.4.4 Couplage entre végétation, réseaux fongiques et fonctionnement biogéochimique des sols* ..... *237*
*3.4.5 Des espèces aux réseaux d'interactions : changer d'échelle pour comprendre le fonctionnement des sols* ..... *238*
*3.4.6 Vers une meilleure intégration de la biodiversité dans la dynamique du carbone des sols* ..... *239*
3.5 BIBLIOGRAPHIE DE L'AXE 3 ..... 240

**AXE 4 : CHANGEMENTS GLOBAUX ET IMPACT SUR LES COMMUNAUTES MICROBIENNES DU SOL ..... 253**

4.1 LES CHANGEMENTS GLOBAUX COMME NOUVEAUX DETERMINANTS DU FONCTIONNEMENT BIOLOGIQUE DES SOLS ..... 253
4.2 CHANGEMENT CLIMATIQUE : RECHAUFFEMENT ET MODIFICATION DES REGIMES HYDRIQUES ..... 255
*4.2.1 Découplage entre températures aérienne et édaphique et conséquences écologiques* ..... *255*
*4.2.2 Influence de la structure du sous-bois sur la dynamique thermique et hydrique du sol* ..... *257*
*4.2.3 Influence du réchauffement sur les enzymes et la dynamique du carbone du sol* ..... *259*
*4.2.4 Sécheresse et contrôle hydrique des processus microbiens* ..... *263*
*4.2.5 Variabilité saisonnière du fonctionnement microbien : l'hiver est meilleur que l'été* ..... *265*
4.3 POLLUTIONS ET CONTAMINANTS EMERGENTS ..... 267
*4.3.1 Contamination au plomb : biodisponibilité et restructuration communautaire* ..... *267*
*4.3.2 Contamination au cuivre : interactions avec la matière organique et gestion des sols* ..... *267*
*4.3.3 Microplastiques : modification physique et reconfiguration trophique* ..... *271*
4.4 INVASIONS BIOLOGIQUES ET RECONFIGURATION DES COMMUNAUTES MICROBIENNES DU SOL ..... 273
4.5 SYNTHESE - CHANGEMENTS GLOBAUX ET TRAJECTOIRES FONCTIONNELLES DES ECOSYSTEMES DU SOL .. 274
*4.5.1 Des filtres multiples mais des mécanismes convergents* ..... *274*
*4.5.2 Non-linéarités, seuils et dépendance au contexte environnemental* ..... *275*
*4.5.3 Trajectoires fonctionnelles microbiennes et dynamiques du carbone sous perturbations globales* . *279*
*4.5.4 Vers une écologie prédictive des sols sous changements globaux* ..... *280*
4.6 BIBLIOGRAPHIE DE L'AXE 4 ..... 282

**5. PERSPECTIVES SCIENTIFIQUES ..... 293**

5.1 SORTIR DE LA BOITE NOIRE MICROBIENNE : VERS UNE VISION MECANISTE DU FONCTIONNEMENT DES SOLS ..... 293
5.2 VERS UNE ECOLOGIE MICROBIENNE FONCTIONNELLE : LIMITES DE L'APPROCHE TAXONOMIQUE ..... 295
5.3 ASSEMBLER LES DIFFERENTES PIECES DU PUZZLE DANS UN ASSEMBLAGE MULTI-FONCTIONNEL POUR COMPRENDRE LE FONCTIONNEMENT MICROBIEN ..... 297
5.4 PERSPECTIVES METHODOLOGIQUES : ISOTOPIE, IMAGERIE ET NOUVELLES APPROCHES POUR RELIER MECANISMES MICROBIENS ET FONCTIONNEMENT DES SOLS ..... 298

5.5 VERS UNE MEILLEURE INTEGRATION MULTI-ECHELLES DES PROCESSUS MICROBIENS POUR UNE MEILLEURE PREDICTION DES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES ..... 299
5.6 BIBLIOGRAPHIE DE LA PARTIE 5 ..... 304

**6. PROJET PROFESSIONNEL ..... 314**

6.1. PROJET PROFESSIONNEL ET DEVELOPPEMENT SCIENTIFIQUE ..... 314
*6.1.1. Structuration scientifique et leadership au sein de l'unité ..... 314*
*6.1.2. Développement d'un laboratoire en écologie microbienne fonctionnelle ..... 315*
*6.1.3. Formation et encadrement de jeunes chercheurs ..... 316*
6.2. DEVELOPPEMENT D'UN RESEAU DU LOCAL AU NATIONAL ..... 319
*6.2.1. Développement et consolidation des collaborations nationales ..... 319*
*6.2.2. Développement et consolidation des collaborations internationales ..... 321*
6.3. CONTRIBUTION AUX ENJEUX SOCIETAUX ET VISION A LONG TERME ..... 325
6.4 CONCLUSIONS GENERALES ..... 326

# Table des illustrations

**Figure 1** - Liens entre Services d'origine écosystémique et bien-être de l'Homme.

**Figure 2** - Diversité des organismes du sol.

**Figure 3** - Les communautés « aboveground » sont influencées par des conséquences directes et indirectes des réseaux trophiques souterrains.

**Figure 4** - Approches 'omics' pour l'étude intégrée des communautés microbiennes du sol.

**Figure 5** - Identification des principaux verrous pour évaluer les couplages entre cycles CNP.

**Figure 6** - Localisation des enzymes dans les sols et leur importance pour le cycle du carbone et des nutriments.

**Figure 7** - Identification fonctionnelle de guildes fongiques.

**Figure 8** - Projets financés depuis le recrutement à INRAE.

**Figure 9** - Réseau des publications structurées autour des différents axes de recherche.

**Figure 10** - Traits de litière selon l'origine biogéographique des espèces.

**Figure 11** - Spectre fonctionnel des traits fonctionnels des plantes vasculaires.

**Figure 12** - Cadre conceptuel du spectre économique des racines (Root Economics Spectrum).

**Figure 13** - Schéma conceptuel des effets 'afterlife' des traits des litières foliaires et racinaires sur le cycle de l'azote du sol.

**Figure 14** - Relation entre activité enzymatique microbienne et dynamique de minéralisation du carbone lors de la décomposition de litières contrastées.

**Figure 15** - Effets de la fertilisation en fonction du carbone organique dissous des litières.

**Figure 16** - Effets de la fertilisation sur la biomasse microbienne, l'activité respiratoire et la décomposition de la cellulose.

**Figure 17** - Effets de la fertilisation en nutriments sur la respiration microbienne induite par la litière au cours de la décomposition.

**Figure 18** - Relations entre la stœchiométrie des litières, la fraction soluble et la stœchiométrie de la biomasse microbienne.

**Figure 19** - Effets de la fertilisation sur la stœchiométrie des communautés microbiennes.

**Figure 20** - Effets de l'apport d'azote sur les activités enzymatiques microbiennes et le stockage du carbone organique du sol.

**Figure 21** - Minéralisation cumulée du carbone et priming effect en réponse à l'apport de résidus végétaux.

**Figure 22** - Qualité des litières, activités enzymatiques et priming effect au cours de la décomposition.

**Figure 23** - Cadre conceptuel des mécanismes enzymatiques contrôlant le priming effect dans les sols.

**Figure 24** - Schéma conceptuel du priming abiotique de la matière organique associée aux minéraux.

**Figure 25** - Contrôle des plantes sur la dynamique de la matière organique du sol via les interactions plante-microorganismes.

**Figure 26** - Effets de l'enrichissement en nutriments sur la diversité du sol et la multifonctionnalité des écosystèmes.

**Figure 27** - Relation entre la stœchiométrie de la biomasse microbienne et la structure des communautés.

**Figure 28** - Effets interactifs des apports ou non en phosphore en interaction avec des autres éléments sur le fonctionnement et la structure des communautés microbiennes du sol en forêt tropicale de Guyane française.

**Figure 29** - Profils physiologiques des communautés microbiennes selon la qualité des litières.

**Figure 30** - Relations entre chimie de la matière organique et structure fonctionnelle des communautés microbiennes.

**Figure 31** - Réponses différentielles des communautés bactériennes et fongiques aux apports de résidus végétaux.

**Figure 32** - Effet de la suppression des arbustes sur la décomposition de la litière.

**Figure 33** - Effets des arbustes sur les communautés ectomycorhiziennes le long d'un gradient environnemental.

**Figure 34** - Spectre économique des racines fines et associations microbiennes.

**Figure 35** - Rétroactions plante–sol (plant–soil feedback) chez des espèces de toundra.

**Figure 36** - Fonctionnalité des communautés microbiennes : un cadre intégré biomasse - structure - activité.

**Figure 37** - Contrastes de limitations nutritionnelles entre plantes, litière et microorganismes du sol.

**Figure 38** - Importance de la résolution taxonomique pour décrire les stratégies de réponse microbienne.

**Figure 39** - Cadre conceptuel des stratégies de vie microbiennes.

**Figure 40** - Importance potentielle des communautés de décomposeurs lors de la minéralisation des nutriments.

**Figure 41** - Variabilité de la minéralisation du carbone entre écosystèmes.

**Figure 42** - Stœchiométrie enzymatique le long de gradients d'usage des terres.

**Figure 43** - Relations entre la minéralisation de l'azote et du phosphore et la quantité de carbone minéralisé au cours de la décomposition de litières contrastées.

**Figure 44** - Déséquilibres stœchiométriques entre les microorganismes et leurs ressources.

**Figure 45** - Interactions entre la qualité de la litière et les communautés microbiennes du sol au cours de la décomposition.

**Figure 46** - Estimations des paramètres de la minéralisation nette cumulée du carbone.

**Figure 47** - Effet de la suppression de la phyllosphère sur le home-field advantage.

**Figure 48** - Estimations du HFA pour des litières de qualité bonne (bambou) intermédiaire (feuillu) ou complexe (conifère).

**Figure 49** - Gradient de qualité de la litière, différenciation chimique des organes végétaux et dynamique temporelle du HFA.

**Figure 50** - Relations entre 'l'avantage du terrain' (HFA) et la 'largeur fonctionnelle' (FB).

**Figure 51** - Modèle conceptuel des économies en nutriments dans les forêts dominées par des mycorhizes arbusculaires (AM) et ectomycorhiziennes (ECM).

**Figure 52** - Effets de la composition fonctionnelle, du type mycorhizien et de la richesse en espèces sur les constantes de décomposition de la cellulose et du bois.

**Figure 53** - Influence du type de substrat, de la position dans le sol et des conditions environnementales sur la décomposition.

**Figure 54** - Déséquilibres stœchiométriques entre les microorganismes et leurs ressources.

**Figure 55** - Schéma conceptuel de la capacité fonctionnelle des communautés microbiennes le long d'un gradient de qualité de la litière.

**Figure 56** - Schéma conceptuel illustrant les effets respectifs des communautés de la phyllosphère et des communautés du sol au cours de la décomposition de la litière.

**Figure 57** - Facteurs contrôlant l'interaction entre champignons ectomycorhiziens et saprotrophes lors du processus de décomposition.

**Figure 58** - Bilan des mélanges pins-bouleaux sur les stocks et flux de carbone.

**Figure 59** - Distribution verticale des activités enzymatiques liées au carbone le long du profil de sol.

**Figure 60** - Distribution verticale des stocks de carbone organique du sol selon la composition des peuplements.

**Figure 61** - Organisation des guildes fongiques en lien avec la qualité de la matière organique du sol et la présence/absence de buissons.

**Figure 62** - Effets interactifs de la fertilisation et du retrait du sous-bois sur les stocks de carbone dans des landes humides et sèches.

**Figure 63** - Ordination des communautés de lichens selon la taille des îles et la présence d'arbustes.

**Figure 64** - Exemples de placettes illustrant la colonisation des lichens selon la présence/absence de la végétation de sous-bois.

**Figure 65** - Effets de la suppression d'espèces et de groupes fonctionnels de végétaux sur la multifonctionnalité des écosystèmes le long d'un gradient d'écosystèmes.

**Figure 66** - Importance relative de la diversité végétale, de la diversité fongique et du contexte environnemental sur le fonctionnement des écosystèmes.

**Figure 67** - Diagrammes circulaires illustrant les associations entre groupes fonctionnels de plantes et principales classes microbiennes dans la phyllosphère et la rhizosphère.

**Figure 68** - Co-occurrence des classes microbiennes communes entre la phyllosphère et la rhizosphère pour différents groupes fonctionnels végétaux (conifères, feuillus, arbustes et herbacées).

**Figure 69** - Heatmaps montrant les corrélations entre les traits des feuilles et les principales classes bactériennes associées à trois espèces de conifères.

**Figure 70** - Réseaux trophiques microbiens du sol le long d'un gradient de savanne à lisière forestière.

**Figure 71** - Effets de la faune du sol sur la relation entre stratégies des plantes et décomposition de la litière le long du 'leaf economics spectrum'.

**Figure 72** - Effet net de la fertilisation sur la perte de masse de litière selon la présence de la faune du sol.

**Figure 73** - Modèle d'équations structurelles décrivant les effets des suppressions de groupes fonctionnels de végétaux et de la taille des îles sur les communautés du sol et leurs fonctions associées.

**Figure 74** - Relations entre propriétés du sol, faune du sol et métabolisme microbien vis-à-vis du carbone au cours des successions écologiques.

**Figure 75** - Effets de la diversité végétale sur le fonctionnement des communautés du sol en cours de succession.

**Figure 76** - Rôle des nématodes dans la dynamique microbienne du carbone au cours de la succession écologique.

**Figure 77** - Évolution des interactions plantes–champignons et conséquences sur le cycle du carbone le long d'une chronoséquence.

**Figure 78** - Cadre conceptuel de la réponse des communautés microbiennes au changement climatique.

**Figure 79** - Variabilité spatiale de la température moyenne annuelle du sol à l'échelle globale.

**Figure 80** - Distribution spatiale des sites d'étude et variation de la perte de masse relative entre litières de qualité contrastée.

**Figure 81** - Dynamique saisonnière de la température et de l'humidité du sol dans deux types de landes.

**Figure 82** - Effets de la température à l'échelle enzymatique.

**Figure 83** - Effets de la température à l'échelle microbienne.

**Figure 84** - Effet de la composition en essences d'arbres et de la disponibilité en eau du sol sur les processus microbiens liés à l'azote.

**Figure 85** - Effet de l'irrigation sur la disponibilité en azote et les activités enzymatiques extracellulaires le long du profil de sol.

**Figure 86** - Variations saisonnières des activités enzymatiques liées au carbone selon le régime hydrique et la gestion du sous-bois le long du profil de sol.

**Figure 87** - Gradient de contamination en plomb et réponse des communautés bactériennes du sol.

**Figure 88** - Effet de l'incorporation de différentes litières sur l'activité enzymatique et la dynamique du cuivre dans un sol viticole contaminé.

**Figure 89** - Capacités cataboliques des communautés microbiennes selon le mode de gestion et les inter-rangs viticoles.

**Figure 90** - Relations entre propriétés de sols viticoles et activités enzymatiques liées à l'azote.

**Figure 91** - Effets directs et indirects de l'ajout de microplastiques sur la faune du sol et le fonctionnement microbien.

**Figure 92** - Dispositif expérimental et relations entre conditions locales et réponses enzymatiques sous invasion végétale par la Renouée du Japon.

**Figure 93** - Effet de la rénouée et des méthodes de restauration sur la faune du sol.

**Figure 94** - Cadre conceptuel de l'espace fonctionnel microbien face aux pressions environnementales multiples.

**Figure 95** - Effets de la température sur les stocks de carbone du sol à différentes échelles temporelles.

**Figure 96** - Approche multi-échelles des processus microbiens du sol.

**Figure 97** - Distribution globale des communautés microbiennes et du fonctionnement enzymatique associé.

**Figure 98** - Réseau national de collaborations scientifiques : partenariats en cours et en développement.

**Figure 99** - Réseau international de collaborations scientifiques.

**Figure 100** - Intégration de mon projet de recherche portant sur le rôle des organismes du sol dans les services écosystémiques et la gestion des écosystèmes en lien aux acteurs.

# Glossaire

**Communauté microbienne** : Ensemble des microorganismes coexistant dans un habitat donné et interagissant entre eux ainsi qu'avec leur environnement.

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

**Couplage biogéochimique** : Interdépendance entre deux ou plusieurs cycles élémentaires (par exemple C, N et P) résultant de mécanismes biologiques, chimiques ou physiques communs.

**Découplage biogéochimique** : Situation dans laquelle les cycles élémentaires deviennent partiellement indépendants en raison de limitations, contraintes ou mécanismes spécifiques affectant un élément plus qu'un autre.

**Diversité fonctionnelle** : Variabilité des traits fonctionnels présents au sein d'une communauté, reflétant la diversité des stratégies écologiques et des fonctions potentiellement réalisées.

**Efficience d'utilisation du carbone (CUE)** : Proportion du carbone assimilé par les microorganismes qui est incorporée dans la biomasse plutôt que perdue sous forme de $CO_2$ par respiration.

**Filtre environnemental** : Contrainte biotique ou abiotique sélectionnant certaines espèces ou stratégies fonctionnelles au sein d'une communauté.

**Fonction microbienne** : Processus biologique réalisé par les microorganismes contribuant au fonctionnement de l'écosystème (décomposition, nitrification, fixation d'azote, etc.).

**Groupe fonctionnel** : Ensemble des organismes qui contribuent directement à un processus fonctionnel particulier au sein d'un écosystème.

**Guilde fonctionnelle** : Ensemble d'organismes exploitant une même ressource ou réalisant une fonction écologique similaire, indépendamment de leur appartenance taxonomique.

**Immobilisation microbienne** : Incorporation temporaire d'éléments minéraux dans la biomasse microbienne, réduisant leur disponibilité immédiate pour les autres organismes.

**Minéralisation** : Transformation de composés organiques en formes minérales directement assimilables par les organismes.

**Nécromasse microbienne** : Ensemble des résidus issus de microorganismes morts contribuant à la formation et à la stabilisation de la matière organique du sol.

**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.

**Résilience** : Vitesse à laquelle la communauté microbienne retourne à sa composition ou à son processus initial après avoir été perturbée.

**Résistance** : Mesure dans laquelle la composition microbienne ou un processus reste inchangé face à une perturbation.

**Rhizosphère** : Zone du sol directement influencée par les racines vivantes et caractérisée par des interactions intenses entre plantes, microorganismes et sol.

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

**Stœchiométrie écologique** : Étude des relations quantitatives entre les éléments chimiques (notamment C, N et P) dans les organismes, les ressources et les écosystèmes.

**Taxon microbien** : Groupe de microorganismes phylogénétiquement liés.

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

*« The soil is the great connector of lives, the source and destination of all. It is the healer and restorer and resurrector, by which disease passes into health, age into youth, death into life. »*

*Wendell Berry, 1977*

*A papy* et *mamie,*
*A avô et mimi.*

# Curriculum Vitae

- **INFORMATIONS PERSONNELLES**

Name: Nicolas Fanin

ORCID: https://orcid.org/0000-0003-4195-855X - Google scholar

Né le 27 Novembre 1985 in Nice, France.

- **PROFIL DE RECHERCHE**

Chercheur en écologie et en science du sol, j'étudie comment les communautés microbiennes contribuent aux cycles biogéochimiques du carbone, de l'azote et du phosphore. Mes travaux visent à mieux comprendre comment les mécanismes biochimiques opérant à fine échelle spatiale se répercutent sur des processus à plus large échelle. Je m'intéresse particulièrement à la manière dont la perte de biodiversité, les changements climatiques ou les transformations d'usage des sols modulent le couplage entre cycles biogéochimiques. Pour répondre à ces questions, je combine approches expérimentales sur le terrain et en microcosmes en conditions contrôlées, le tout en employant des approches innovantes permettant de caractériser fonctionnalité des communautés microbiennes lors de la dégradation des matières organiques. L'objectif final de mes travaux est de produire des connaissances permettant de mieux prédire les rétroactions biogéochimiques des écosystèmes face aux changements globaux, d'accompagner la gestion durable des sols, et de contribuer à la compréhension et à l'optimisation de la multifonctionnalité des écosystèmes.

- **FORMATION**

• **2009-2013** - PhD, Université de Montpellier, CEFE (Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive), CNRS, Montpellier, France, Montpellier, France. Supervision: S. Hättenschwiler & N. Fromin.

**Thèse** : Limitations nutritionnelles des décomposeurs microbiens en forêt tropicale.

**Distinction** : Février 2013, mention très honorable avec les félicitations du jury. **Médaille d'argent 'Jeune Chercheur' de l'Académie d'Agriculture et d'Environnement de France** pour la meilleure thèse en écologie.

• **2008-2009** - Master 2, CNRS, Université de Montpellier, CEFE, Montpellier, France. Encadrement : N. Fromin.

**Mémoire** : Influence de la qualité de la litière sur le fonctionnement microbien.

**Distinction** : Juin 2009, **Major de promo (1er/21)**, **Mention très bien** (>16 de moyenne).

- **POSITIONS PRECEDENTES**

• **2015-2016** - Post doctorat. SLU - (Department Forest Ecology and Management), Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå, Suède. Supervision: D. Wardle.

**Projet** : Comment les effets de la perte de biodiversité sur le fonctionnement des sols sont-ils modulés par le contexte environnemental ? *Interview France Inter*, *Environmental Science in « La Tête au carré »*, *communication de presse INRAE sur la biodiversité*, *communication de presse INRAE sur la multifonctionnalité.*

• 2013-2015 - Post doctorat. UMR 0614 FARE (Fractionnement Agro-Ressources et Environnement), INRAE (Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'alimentation et l'Environnement), Reims, France. Supervision: I. Bertrand.

**Projet** : Importance fonctionnelle des décomposeurs microbiens durant la minéralisation de la litière.

- **POSITION ACTUELLE**

**2016 - Présent** - Chargé de Recherche (position permanente depuis décembre 2016). UMR 1391 ISPA (Interaction Sol Plante Atmosphère), INRAE, Bordeaux, France.

**Projet** : Couplage CNP dans les écosystèmes terrestres.

# Projets de Recherche

Depuis mon recrutement à INRAE, j'ai été fortement impliqué dans le montage, le dépôt et la conduite de nombreux projets de recherche financés à différentes échelles (ANR, PEPR, Biodiversa, Régions, INRAE, CNRS et programmes internationaux). J'ai assuré des rôles de coordinateur principal ou de responsable de work package dans plusieurs projets multi-instituts, portant notamment sur les interactions plantes-microorganismes, la biodiversité forestière, les cycles biogéochimiques du carbone et des nutriments, ainsi que les réponses des sols et des écosystèmes au changement climatique. Mon implication couvre l'ensemble de la chaîne d'un projet, allant depuis le développement des idées au montage des projets, le tout en incluant également l'animation de collectifs (incluant celui des étudiants en Master, Thèse ou Post-docs) au suivi scientifique et méthodologique des travaux en lien étroit avec des différents partenaires, qu'ils soient nationaux ou internationaux. La chronologie des projets pourra être retrouvée en Section 0.5 de l'introduction d'HDR.

**PROJETS FINANCES (depuis le recrutement à INRAE)**

[20] SolsVivants, 2026-2031 (221K€), PEPR SolsVivants, Interactions Racines-Microorganismes au sein des écosystèmes forestiers. **N. Fanin : contributeur WP**.

[19] DYNAVATAR (35K€), 2026-2028, programme EC2CO, Dynamique des communautés microbiennes sol-phyllosphère au cours de la décomposition de la litière forestière sur substrats biomimétiques. **N. Fanin : co-coordinateur de projet**.

[18] WP4-GPR (65K€), 2026-2028, financement GPR-2 Plant Science, Renouvelle du projet trade-offs plante-mycorhizes et co-évolution de traits génomiques, protéomiques et métaboliques. **N. Fanin : coordinateur WP**.

[17] MAIA (5.4M€), 2024-2027, projet Région Nouvelle-Aquitaine, Intensification agroécologique pour renforcer la résilience des systèmes agricoles et la sécurité alimentaire. **N. Fanin : contributeur sur 2 WPs**.

[16] CANETE (1.5M€), 2024-2027, projet national ANR-PEPR FairCarbon, Efficacité d'utilisation du carbone et des nutriments dans les sols gérés. **N. Fanin : contributeur**.

[15] COLLECT (25K€), 2020-2023, projet INRAE, Collecte et valorisation des litières en open science. **N. Fanin : contributeur**.

[14] IPEES (72K€), 2020-2021, financement AFB, Impacts des plantes exotiques envahissantes sur le fonctionnement du sol : évaluation et restauration. **N. Fanin : coordinateur, référent ISPA**.

[13] ENDLESS (165K€), 2021-2024, CIVB, Sols viticoles : effets des pratiques sur la biodiversité multi-taxa et le fonctionnement des sols. **N. Fanin : coordinateur, référent ISPA.**

[12] FOREADN (125K€), 2020-2024, Région Nouvelle-Aquitaine, Outils ADN d'évaluation de la biodiversité forestière. **N. Fanin : contributeur**.

[11] GesDiVar (128K€), 2020-2023, projet Région Nouvelle-Aquitaine, Gestion de la diversité des arbres et du sous-bois pour soutenir le mix énergétique régional. **N. Fanin : coordinateur principal du projet.**

[10] MixForChange (1.5M€), 2021-2024, projet Biodiversa, Forêts mélangées pour l'atténuation et l'adaptation au changement climatique. **N. Fanin : coordinateur WP, référent ISPA**.

[9] InTEGRaTE, 2020-2021 (7K€), programme PHC Campus France, Diversité des arbres et changement climatique : impacts sur les cycles biogéochimiques souterrains. **N. Fanin : contributeur, référent ISPA**.

[8] MacMicc (646K€), 2021-2024, projet ANR, Impact de la gestion forestière et du changement climatique sur le microclimat du sous-bois. **N. Fanin : référent mineur**.

[7] WP4-GPR (210K€), 2021-2024, financement GPR Plant Science, Trade-offs plante-mycorhizes et co-évolution de traits génomiques, protéomiques et métaboliques. **N. Fanin : contributeur**.

[6] FF, 2020-2024 (240K€), projet ARC (Australie – abandon COVID), Feast or Famine : rôle du phosphore dans la productivité des plantes australiennes. **N. Fanin : contributeur**.

[5] HFA-INTRA (23K€), 2019-2021, financement Université de Bordeaux, De la génétique des arbres à la décomposition : rôle des microbes et des défenses foliaires. **N. Fanin : coordinateur WP, référent ISPA**.

[4] INTRIGUE (16K€), 2020-2021, programme EC2CO, Interaction cuivre - matière organique du sol face au changement climatique. **N. Fanin : coordinateur WP**.

[3] CARTON (447K€), 2019-2023, projet national ANR, Carbone, traits fonctionnels associés et leur optimisation**. N. Fanin : coordinateur WP**.

[2] DIPTICC (647K€), 2017-2022, projet national ANR, Diversité et productivité des forêts impactées par le changement climatique. **N. Fanin : contributeur**.

[1] BEnEFIC (50K€), 2017-2020, Département Ecodiv, - Biodiversité écosystème forestier et climat. **N. Fanin : coordinateur principal du projet.**

**PROJETS NON-FINANCES**

En parallèle des projets financés, je pense qu'il est également important de souligner les échecs et le dépôt de nombreux projets non financés à des appels nationaux et internationaux (et notamment ANR, ERC, PEPR, Biodiversa et AAP privés). Ces projets témoignent du temps passé à développer un cadre scientifique et des idées spécifiques pour différents appels d'offres, mais cela n'en reste pas moins formateur par rapport à la suite à donner aux autres demandes de financement. Dans le cadre de ces projets non financés, j'y ai également occupé des rôles de coordinateur ou de responsable de work package, et il est important de souligner l'objectif de structurer certains consortiums interdisciplinaires et à faire émerger des idées et cadres conceptuels (notamment dans le cadre d'une ERC sur mon projet de prédilection) qui ont, pour certains, nourri des projets ultérieurs.

[12] BELOWSPACE, 2027-2031, projet Biodiversa, Restauration de la biodiversité du sol et du fonctionnement des écosystèmes dans les paysages agricoles. **N. Fanin : contributeur**.

[11] MIRACLE, 2025, AAP Roullier, Microbiote, interactions et analyse protéomique pour le fonctionnement des sols et des écosystèmes. **N. Fanin : coordinateur WP.**

[10] MARTY, 2025, AAP Roullier, Évaluation et transfert des pratiques innovantes de fertilisation organique en maraîchage : typologies des matières organiques et effets sur la fertilité et la santé des sols. **N. Fanin : contributeur.**

[9] EVONATIVES, 2024, projet national PEPR Forest, Gérer les voisinages évolutifs d'arbres pour maintenir les espèces locales sous changement climatique : performance, épigénome, holobionte et génotypes. Coord. : non spécifié ; **N. Fanin : coordinateur WP.**

[8] PROVIDE, 2024, projet PEPR FOREST, Diversification des plantations pour améliorer l'adaptation du réseau trophique du sol à la sécheresse. **N. Fanin : coordinateur WP**

[7] BIODIVERSE, 2023, projet Biodiversa, Impact de l'herbivorie et des pathogènes sur le fonctionnement des écosystèmes prairiaux. **N. Fanin : contributeur.**

[6] eGEN Diversity, 2022, projet Biodiversa, Quantification de la diversité adaptative des arbres et de la biodiversité du sol pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes forestiers et leur adaptation au changement climatique. **N. Fanin : coordinateur WP.**

[5] FORESIGHT, 2022, projet national ANR, Utiliser la diversité des arbres pour favoriser les interactions édaphiques impliquées dans l'adaptation des plantations forestières à la sécheresse**. N. Fanin : coordinateur WP.**

[4] RUSTIC, 2021, projet EC2CO, Rôle du sous-bois sur le fonctionnement microbien du sol en forêt. **N. Fanin : co-coordinateur de projet.**

[3] AMOR PLATONICUS, 2019, projet ERC, The secret life of trees : associations with mycorrhizal fungi allowing plants to trade nutrients. **N. Fanin : coordinateur de projet.**

[2] FORECAST, 2019, projet ANR, Forêts et intensification écologique des systèmes sous environnements contrastés. N. Fanin : contributeur. **N. Fanin : contributeur.**

[1] MultiBeech, 2018, projet national ANR, Modélisation de l'aire de répartition du hêtre : rôle de la variation intra-spécifique multi-traits. **N. Fanin : contributeur**.

# Encadrement Scientifique

Lors de ma carrière, j'ai contribué à l'accompagnement d'une **trentaine d'étudiants** de tous niveaux confondus catégorisés en BTS, Licence ou Ecole d'ingénieurs (< 3 ans d'étude), Master 1 ou 2 (4 à 5 ans d'études), doctorants ou post-doctorants (> 5 ans d'étude). Dans la plupart des projets cités ci-dessous, j'ai assuré l'encadrement ou le co-encadrement, prenant la **responsabilité principale** ou **partagée** du stage listé (les personnes assurant le co-encadrement sont mentionnées pour chaque projet). Dans d'autres, il s'agissait d'une **collaboration** où je n'étais pas encadrant principal, mais où j'ai apporté un soutien significatif grâce à mes compétences scientifiques ou techniques dans le but d'aider l'étudiant à réaliser son projet (les directeurs respectifs sont mentionnés pour chaque projet).

**BTS, LICENCE, ECOLE D'INGENIEUR**

[13] Elise Valet, 2026, 3 mois, Ecole d'ingénieurs, Analyse de la spéciation du cuivre et de son impact sur les communautés microbiennes du sol, **N. Fanin : Co-encadrant** (L. Denaix, N. Janot).

[12] Valentin Moro, 2026, 3 mois, BTS, Évaluation de l'activité enzymatique des sols sous différents niveaux de diversité d'essences sur le dispositif ORPHEE, **N. Fanin : Co-encadrant principal** (Dir. M. Bakker).

[11] Cléa Bodinhuyghe, 2025, 3 mois, BTS, Microresp et activités enzymatiques le long de gradients arbre-culture, Biotechnologies Bordeaux, **N. Fanin : Collaboration** (Dir. M. Bakker).

[10] Noée Soubiès, 2024, 3 mois, BTS, Agroforesterie et fonctionnement du sol : rôle de l'arbre sur l'activité microbienne du sol, Biotechnologies Bordeaux, **N. Fanin : Collaboration** (Dir. M. Bakker).

[9] Tessa Rinaldo, 2021, 3 mois, BTS, Impacts de la renouée asiatique sur la chimie du sol et l'activité enzymatique selon le contexte, Biotechnologies Bordeaux, **N. Fanin : Encadrant principal.**

[8] Maxence Kosica, 2021, 3 mois, BTS, Mesure de la respiration microbienne du sol avec la méthode Microresp, Biotechnologies Bordeaux, **N. Fanin : Encadrant principal.**

[7] Léa Daniès, 2020, 3 mois, BTS, Recyclage de la matière organique et flux de nutriments dans le système sol-plante, Biotechnologies Bordeaux, **N. Fanin : Encadrant principal.** **1 publication finalisée**.

[6] Léa Delmas, 2020, 3 mois, BTS, Mise en œuvre de la méthode de l'ergostérol, Biotechnologies Bordeaux, **N. Fanin : Encadrant principal.**

[5] Maëva Pastoret, 6 mois, 2020, Ingénieur, Relations entre les traits racinaires et le type de mycorhize dans différentes forêts européennes, Supagro Montpellier, **N. Fanin : Co-encadrant principal** (M. Bakker).

[4] Laura Scolan, 2019, 3 mois, Licence, Impact de la diversité des arbres sur les nutriments du sol analysés par la méthode Reason, Université de Bordeaux, **N. Fanin : Encadrant principal.**

[3] Adèle Courbineau, 2018, 3 mois, DUT, Disponibilité de l'azote et du phosphore le long du profil du sol, IUT Tours, **N. Fanin : Encadrant principal.** **1 publication finalisée**.

[2] Sophie Bezaud, 2017-2018, 6 mois, Ingénieur, Tea time for science : perte de masse de litière de thé vert et rouge, Ensat Toulouse, **N. Fanin : Co-encadrant** (L. Augusto). **1 publication finalisée**.

[1] Marion Jeantet, 2011, 3 mois, BTS, Implémentation de la méthode MicroResp, Analyses biologiques Montpellier, **N. Fanin : Co-encadrant** (N. Fromin).

**MASTER I ET MASTER II**

[15] Aline Bonnet, 2026, 3 mois, Étude des indicateurs de disponibilité du cuivre dans les sols du site de l'atelier BACCHUS. **N. Fanin : Collaboration** (L. Denaix, N. Janot).

[14] Lucille Pretceille, 2026, 6 mois, Effet des apports d'azote sur les activités enzymatiques et le recyclage des nutriments dans des sols sous gestion contrastée, Université de Bordeaux, **N. Fanin : Co-encadrant principal** (L. Augusto).

[13] Alice Bouvet, 2025, 3 mois, Master 1, Comparaison du fonctionnement du sol le long d'un gradient forêt-prairie-vignoble, Université de Bordeaux, **N. Fanin : Co-encadrant principal** (L. Denaix, N. Janot).

[12] Mathilde Bazureau, 2025, 3 mois, Master 1, Contamination par le cuivre et interaction avec la matière organique le long d'un gradient d'usage des sols, Université de Bordeaux, **N. Fanin : Co-encadrant** (L. Denaix, N. Janot).

[11] Alexis Rey, 2023, 6 mois, Master 2, Impact des différentes espèces d'arbres et de leurs partenaires mycorhiziens sur l'activité enzymatique et le cycle des nutriments du sol, Université de Bordeaux, **N. Fanin : Co-encadrant inter-équipe** (L. Wingate, T. Guzman).

[10] Marie Rouhaud, 2023, 3 mois, Master 1, Impact de la végétation sur le fonctionnement microbien du sol en forêt et en vigne, Bordeaux Sciences Agro, **N. Fanin : Encadrant principal.**

[9] Amaia Lako, 2021, 6 mois, Master 2, Effets indépendants et interactifs du génotype des plantes, de l'herbivorie par les insectes et de l'avantage du site d'origine sur la vitesse de décomposition des feuilles de chêne, Université de Bordeaux, **N. Fanin : Encadrant inter-laboratoire** (B. Castagneyrol - Bioegeco).

[8] Jonathan Gaudry, 2021, 6 mois, Master 2, Rôle de l'enlèvement des arbustes sur le fonctionnement microbien du sol, Université de Bourgogne, **N. Fanin : Co-encadrant principal** (L. Bon). **1 publication finalisée**.

[7] Arsinoe Loches, 2021, 6 mois, Master 2, Influence de l'identité des espèces d'arbres et des mycorhizes sur le fonctionnement du sol, Université de Bordeaux, **N. Fanin : Co-encadrant inter-équipe** (L. Wingate, T. Guzman).

[6] Pierre Pujos, 2020, 3 mois, Master 1, Effet de la disponibilité en eau sur l'absorption des nutriments en forêt mixte, Université de Bourgogne, **N. Fanin : Co-encadrant** (T. Maxwell).

[5] Clément Faucault, 2020, 6 mois, Master 2, Influence de la lumière sur la structure de la diversité microbienne du sol et conséquences sur les échanges de COS du sol, Université de Bordeaux, **N. Fanin : Co-encadrant inter-équipe** (L. Wingate).

[4] Lucie Bon, 2019, 6 mois, Master 2, Effet interactif de la diversité des arbres et du changement climatique sur le fonctionnement du sol, Université de Bordeaux, **N. Fanin : Encadrant principal. 6 publications finalisées**.

[3] Kathina Müssig, 2018, 4 mois, Master 1, Distribution verticale des racines et acquisition de nutriments en forêt, Université de Göttingen, **N. Fanin : Collaboration** (M. Bakker, L. Augusto).

[2] Jorge Lebrato Mejijas, 2014, 6 mois, Master 2, Effet du gradient d'usage des terres sur la minéralisation et la qualité du substrat, Université d'Extramadura (Espagne). **N. Fanin : Encadrant principal**.

[1] Paola Fabiola Chavez-Soria, 6 mois, 2012, Master 2, Influence des additions d'azote et de phosphore sur la décomposition de la litière et les communautés microbiennes, Université Paul Sabatier Toulouse. **N. Fanin : Co-encadrant** (Nathalie Fromin). **1 publication finalisée**.

**DOCTORANTS**

Au cours de mon activité d'encadrement, j'ai participé à la formation de plusieurs **doctorants** à l'interface entre écologie, biogéochimie et sciences du sol. Je n'ai pu être officiellement co-directeur que d'une seule thèse portant sur les interactions entre biodiversité des arbres et disponibilité en eau (**T. Maxwell**) en raison d'un changement des contraintes réglementaires liées à l'ADT au cours de l'encadrement de la seconde thèse sous ma direction (changement de 2 demis-ADT vers une seule ADT auprès de l'école doctorale Sciences et Environnements à Bordeaux en 2020). Cela étant dit, j'ai été à l'initiative de ce second projet doctoral que j'ai porté et fait financé auprès des institutions (ADEME + Région ; **L. Bon**) portant sur le rôle du sous-bois en forêt, qui est l'un de mes sujets de prédilection et pour lequel je considère avoir été moteur et co-encadrant principal au coté de L. Augusto. J'ai également accueilli une étudiante de thèse chinoise en co-direction (**L. Wang**) pendant un an sous ma direction au laboratoire ISPA, sur une thèse portant sur les interactions entre microorganismes de la phyllospère et la rhizosphère. Pour ces thèses, mon implication s'est exprimée aussi bien dans la **construction des questions de recherche** que dans le **suivi méthodologique**, les **analyses** et **l'interprétation des résultats**, la **lecture des rapports** ainsi que le suivi des **publications** de ces projets. Deux nouvelles thèses ont démarré en 2026, l'une avec **I. Zabalza** en écotoxicologie portant sur l'impact des métaux sur l'activité microbienne dans un projet Région, l'autre avec **A. Chassigneux** portant sur les traits racinaires en lien aux stratégies microbiennes en fonction du contexte environnemental dans un projet PEPR Sols Vivants.

[5] Itziar Zabalza, 2026-2029, Thèse : Effet des apports de matières organiques sur la dynamique et l'écotoxicité des éléments traces dans les sols agricoles, Université de Bordeaux. **N. Fanin : Co-directeur** (Laurence Denaix, Noémie Janot). **A démarrer**.

[4] Antoine Chassigneux, 2026-2029, Thèse : Interactions entre stratégies racinaires et microbiennes en fonction du contexte pédoclimatique: implications pour les cycles biogéochimiques du sol, Université de Bordeaux. **N. Fanin : Co-directeur** (Piton Gabin). **A démarrer**.

[3] Lei Wang, 2022-2025, Thèse : De la phyllosphère à la rhizosphère : interactions plante-sol-microbes, Northeast Forestry University (Chine). **N. Fanin : Co-encadrant** (Dir. Z. Liu). **2 publications finalisées**.

[2] Lucie Bon, 2020-2023, Thèse : Le rôle du sous-bois sur le fonctionnement microbien du sol en forêt, Université de Bordeaux. **N. Fanin : Co-encadrant** (Dir. L. Augusto). **6 publications finalisées**.

[1] Tania Maxwell, 2018-2021, Thèse : Interaction entre la diversité des espèces d'arbres et la ressource en eau sur le recyclage des nutriments en forêt, Université de Bordeaux. **N. Fanin : Co-directeur** (L. Augusto, A. Munson). **6 publications finalisées**.

Sans assurer formellement une fonction d'encadrement au quotidien, j'ai néanmoins collaboré étroitement avec plusieurs doctorants, le plus souvent sur un ou plusieurs volets spécifiques de leur projet de thèse liés à mes compétences en **écologie microbienne**. Je n'ai listé ici que les projets pour lesquels j'ai eu un véritable investissement pour l'encadrement sur un des chapitres de thèse de chacun des étudiants.

[5] Anne Janouaix, 2023-2026 (en cours), Thèse : Agroforesterie et viticulture : impact de l'arbre sur le microbiote racinaire de la vigne associée **N. Fanin : Collaboration** (V. Lauvergnat). **1 publication soumise**.

[4] Alois Fournier, 2023-2026 (en cours), Thèse : Identifier les interactions entre cultures et arbres sur leur nutrition hydrique et minérale respective et quantifier la contribution de ces interactions à la performance du système agroforestier, en conditions tempérées. **N. Fanin : Collaboration** (L. Jordan Meille et P. Barbieri). **1 publication soumise**.

[3] Pierre Blondel, 2021-2024, Impact des pratiques sur la biodiversité et le fonctionnement des sols en paysage. **N. Fanin : Collaboration** (B. Giffard). **1 publication finalisée**.

[2] Frédéric Ouedraogo, 2017-2020, Thèse : Evolution temporelle de la disponibilité du cuivre dans les sols en viticulture biologique. **N. Fanin : Collaboration** (L. Denaix, E. Parlanti). **1 publication finalisée**.

[1] Andreas Altinalmazis-Kondylis, 2017-2020, Thèse : La biodiversité dans les écosystèmes forestiers peut-elle modifier la production racinaire et la décomposition de la litière dans un contexte de changement climatique? **N. Fanin : Collaboration** (M. Bakker, S. Hättenschwiler). **3 publications finalisées**.

**POST-DOCTORANTS**

J'ai été (ou suis encore) l'encadrant principal de plusieurs post-doctorants. Ces projets ont porté sur le rôle des buissons éricacées dans la structuration des communautés microbiennes et le fonctionnement des sols forestiers (**Z. Song**), sur les interactions sols-plantes au cours de la décomposition en utilisant les grandes théories en écologie fonctionnelle comme le '*home-field advantage*' (**B. Li**), ou sur les effets de la diversité des arbres sur la décomposition des litières sur le réseau TreeDivNet (**A. Bourdin**). Pour chacun de ces projets, j'ai proposé ou co-développé avec eux des questions de recherche sur le recyclage de la MO ou en écologie microbienne. Contrairement à l'encadrement doctoral pour lequel le suivi est plus rapproché, j'ai volontairement laissé une plus grande autonomie aux post-doctorants dans la conduite de leurs travaux. Mon implication s'est principalement concentrée sur la définition du **cadre scientifique**, la discussion des **orientations stratégiques**, l'accompagnement dans **l'interprétation des résultats** et le **suivi des publications** issues de ces projets.

[3] Zhaobin Song, 2025-2028, Post-doctorat : Rôle des buissons éricacées sur la diversité microbienne et la multifonctionnalité des écosystèmes forestiers, **N. Fanin : Encadrant principal**. **1 publication finalisée**.

[2] Bing Li, 2025-2028, Post-doctorat: Interactions sols-plantes lors de la décomposition *via* l'utilisation de feuilles biomimétiques, **N. Fanin : Encadrant principal**. **2 publications finalisées**.

[1] Audrey Bourdin, 2023-2025, Post-doctorat : Effets de la diversité des arbres sur la décomposition de la litière, INRAE, **N. Fanin : Encadrant principal**. **1 publication finalisée**.

# Participation Jurys et Comités

J'ai été sollicité à plusieurs reprises pour participer à des **jurys de concours** et de **thèse** en lien à mon expertise scientifique en science de sol ou écologie microbienne. J'ai ainsi pris part à trois jurys de concours pour le **recrutement de chercheurs** et **enseignants-chercheurs** (INRAE et Université de Rouen), contribuant à l'évaluation des profils scientifiques et à la sélection de candidats lors des oraux finaux. Par ailleurs, j'ai participé à **trois jurys de thèse** en tant qu'**examinateur** ou **rapporteur**, en France et à l'international, couvrant des thématiques allant de la dynamique de la matière organique des sols aux interactions plantes-mycorhizes. Enfin, j'ai été membre de onze comités de suivi de thèse, en accompagnant de manière externe des doctorants au cours de leur parcours doctoral. Mon implication dans ces comités porte à la fois sur l'orientation scientifique des projets, le suivi méthodologique et analytique, mais aussi sur le bon déroulement des thèses et sur le côté humain. Cette participation régulière s'inscrit dans une volonté de contribuer activement à la formation par la recherche et à la qualité de l'encadrement doctoral.

**JURY DE CONCOURS (participation au recrutement)**

[3] Clémentine Chirol - Chargé de Recherche INRAE: Recrutement Laboratoire Ecosys-Paris (2022).

[2] Guillaume Humbert - Chargé de Recherche INRAE: Recrutement Laboratoire FARE-Reims (2022).

[1] Ludovic Henneron - Maitre de Conférences Université de Rouen : Recrutement Laboratoire Ecodiv (2019).

**JURY DE THESE**

[3] Nicolas Bonfanti - Examinateur. Thèse Université de Grenoble : Persistance de la matière organique dans les sols d'altitude : stabilisation et vulnérabilité climatiques https://theses.fr/s349410

[2] Gabin Piton - Examinateur. Thèse Université de Grenoble : Résilience des écosystèmes prairiaux aux stress climatiques selon l'intensité de gestion. Une approche par le concept de trait fonctionnel microbien (2019) http://www.theses.fr/2019GREAV070

[1] Alexis Carteron - Rapporteur. Thèse Université de Montréal : Canada (pas besoin d'HDR au Canada) : La dominance mycorhizienne en tant que facteur local déterminant des processus écologiques forestiers (2020) https://papyrus.bib.umontreal.ca/xmlui/handle/1866/25266

**COMITE DE THESE**

[12] Emna Stambouli - Université de Bordeaux - Modéliser et prédire les communautés microbiennes du sol à grande échelle spatiale via la réduction de dimension des données multi-omiques (2025-2028).

[11] Victor Baral - Université de Rouen - Impact des changements climatiques et des pratiques de gestion forestière sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers (2025-2028).

[10] Alan Fournioux - Université de Bordeaux - Le changement global dans les écosystèmes côtiers : évolution du compartiment particulaire (2024-2027).

[9] Marie le Geay - Université de Toulouse - À la découverte du monde caché des microorganismes des tourbières : étude des communautés microbiennes fixatrices de $CO_2$ et de leur rôle dans le cycle du carbone (2022-2025)

[8] Lisa Eichenlaub - Université de Bordeaux - Anticiper, comprendre et analyser les pathologies complexes et émergentes des chênes (2021-2024).

[7] Fadwa Khalfallah - Université de Nancy - Contribution des microorganismes dans la dynamique du carbone organique des sols sous différents couverts forestiers en Europe (2019-2022).

[6] Karen Marcellin - Université de Bordeaux - Plasticité métabolique et avantages écologiques d'être une espèce végétale à double mycorhize (2019-2020).

[5] Fréderic Ouedraogo - Université de Bordeaux - Evolution temporelle de la disponibilité du cuivre dans les sols en agriculture biologique (2018-2021).

[4] Gabin Piton - Université de Grenoble - Résilience des écosystèmes prairiaux aux stress climatiques selon l'intensité de gestion. Une approche par le concept de trait fonctionnel microbien (2018-2021).

[3] Andreas Altinalmazis-Kondylis - Université de Bordeaux - Tree diversity effects on root production, decomposition and nutrient cycling under global change (2018-2021).

[2] Thomas Guzman - Université de Bordeaux - Are leaf chemical and spectral traits integrators of mycorrhizal fungal-plant associations? (2018-2021).

[1] David Vidal - Université de Bordeaux - Evaluations de la production et du fonctionnement écologique d'un itinéraire sylvicole durable et innovant en forêt des Landes de Gascogne. (2017-2020).

## Enseignement

Mon expérience d'enseignement s'inscrit dans la continuité de mes thématiques de recherche, avec des interventions régulières en biogéochimie, fonctionnement des sols, écologie microbienne ou sur la biodiversité auprès d'étudiants de premier cycle dans plusieurs universités françaises ou école d'ingénieurs. Ces enseignements, complétés par l'encadrement de travaux pratiques de terrain en identification des champignons mycorhiziens, me permettent de transmettre une approche intégrée (et je l'espère passionnante) du fonctionnement des sols, articulant théorie, expérimentation et observation directe.

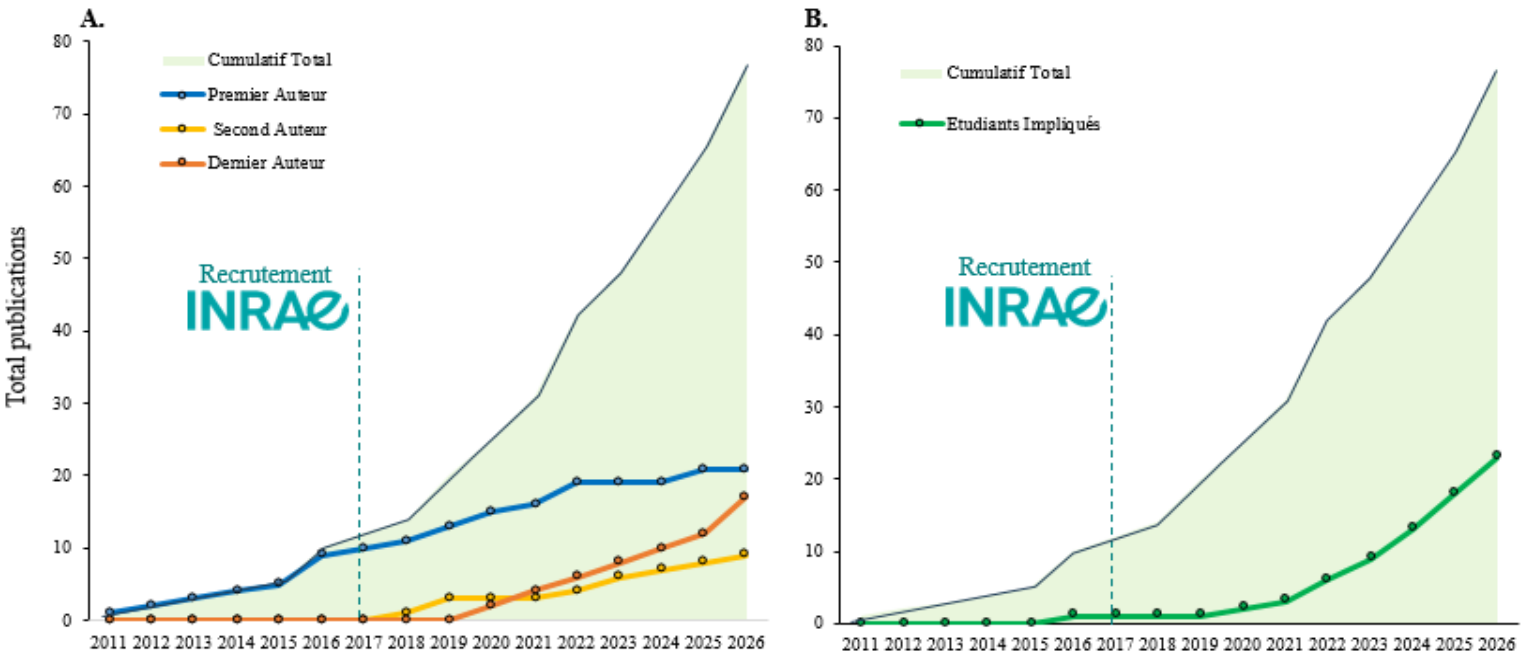
• Expérience d'enseignement universitaire et de travaux pratiques en écologie fonctionnelle, biogéochimie, fonctionnement des sols, écologie microbienne et biodiversité (6-12h par an en moyenne) pour des formations de premier cycle à l'Université de Montpellier (2009-2013), à l'Université de Rouen (2014) et à l'Université de Bordeaux (2017-présent).

• Expérience d'encadrement de travaux pratiques de terrain en écologie microbienne (3-6 h par an) et en identification des champignons mycorhiziens à Bordeaux Sciences Agro (2017-présent).

• Enseignement international sur la biodiversité des sols à l'Université d'Umeå, Suède (avril 2016) et conférence invité à l'Université Lund (2019).

# Production Scientifique

La production scientifique comprend **77 publications** dans des revues nationales et internationales à comité de lecture (**rang A**), témoignant d'une activité de recherche qui me passionne, ainsi que d'une insertion durable dans les réseaux scientifiques internationaux. Parmi ces travaux, **21 publications** sont réalisées en **premier auteur**, **9 en second auteur**, **30 en contributeur intermédiaire** et **17 en dernier auteur**, ce qui représente 62 % des publications en position d'auteur d'intérêt. L'évolution temporelle du cumul de publications jusqu'en 2025 montre également une croissance continue de la production avec **18 publications** impliquant **des étudiants encadrés ou co-encadrés**, avec une accélération notable au cours des dernières années. Cette dynamique s'accompagne d'une diversification des rôles d'auteur, illustrant une transition vers des fonctions de **pilotage scientifique de mes travaux** vers une position plutôt tournée sur du **portage de projet et de l'encadrement**.



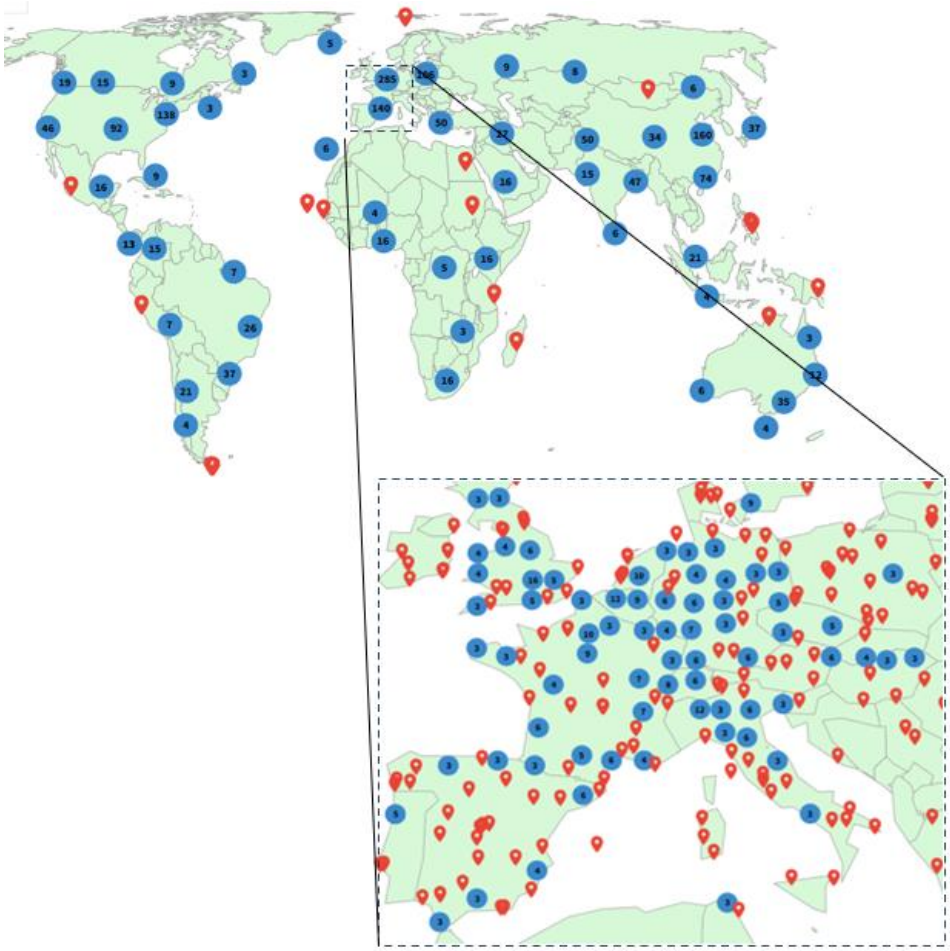

**Évolution temporelle de ma production scientifique au cours du temps.** (**A**) Nombre cumulé total de publications (zone verte) et contribution selon la position d'auteur (premier, second et dernier auteur) entre 2011 et 2025. (**B**) Focus sur les publications avec étudiants encadrés ou co-encadrés, montrant la progression cumulative sur la même période. La ligne verticale en pointillés indique la période de recrutement à INRAE.

Ma production scientifique se caractérise par un positionnement thématique clairement ancré en **écologie** et en **sciences du sol**, qui représentent les deux principaux domaines disciplinaires. Cette structuration reflète une approche centrée sur la compréhension du fonctionnement des écosystèmes terrestres, en particulier des processus liés aux interactions **sol-plantes-microorganismes** et à la **dynamique de la MO**. Les sciences végétales constituent un second pilier important, soulignant l'intérêt porté aux interactions entre traits des plantes, biodiversité et processus biogéochimiques. La répartition disciplinaire met également en évidence une ouverture vers des domaines connexes, tels que l'agronomie, les sciences de l'environnement, la microbiologie pure ou la biologie évolutive. Cette diversité thématique permet d'aborder les questions écologiques à différentes échelles et dans des contextes variés, tout en maintenant une cohérence scientifique autour des **mécanismes fonctionnels** contrôlant le **fonctionnement des sols** et des **écosystèmes**.

Sur le plan bibliométrique, la production scientifique présente une forte visibilité internationale, avec plus de **5900 citations** et un **h-index de 37** au 16 aout 2026. L'année 2025 constitue par ailleurs un jalon important, avec le dépassement pour la première fois du seuil de **1000 citations annuelles**, illustrant l'augmentation progressive des citations des travaux auquels je contribue au sein de la communauté scientifique. Je suis infieniement reconnaissant auprès de mes **collégues**, **étudiants** et **personnels techniques** pour cette dynamique collective et sans qui tout cela n'aurait pas été possible. J'espère que cela reflète tout autant la qualité des collaborations scientifiques et mon laboratoire d'acceuil (UMR 1391 ISPA), ainsi que d'un certain intérêt de nos résultats sur la thématique en '*écologie microbienne fonctionnelle*' dans la litérature scientifique.




**Répartition des publications scientifiques par domaine disciplinaire selon les catégories thématiques et nombre de citations.** La surface de chaque rectangle est proportionnelle au nombre de publications associées à chaque domaine. La production scientifique est principalement ancrée en écologie et en sciences du sol, tout en illustrant une diversification vers les sciences végétales, l'agronomie et d'autres disciplines connexes. Source: *Web of Science* et *Google Scholar*.



**Synthèse des indicateurs bibliométriques et de la répartition spatiale des études du co-authorship.** Localisation géographique des co-auteurs de mes travaux à l'échelle mondiale (carte principale) avec un zoom sur l'Europe. Les points indiquent études individuelles recensées ; la valeur associée correspond au nombre d'observations par localisation. Source : *Web of Science*.

La dimension géographique des études en 'co-authorship' illustre par ailleurs une approche résolument internationale de mes travaux de recherche. Mes collaborations basées sur la bibliographie couvrent l'ensemble des continents, avec des travaux co-signés principalement en **Europe** et en **Amérique du Nord** et mais également en **Asie** et **en Océanie** et dans une moindre mesure en Amérique du Sud et Afrique. Un zoom sur l'Europe révèle une forte densité de collaborations, indiquant un ancrage solide dans le réseau européen de recherche. Bien qu'il faille faire attention à ce genre de représentation, il est important de souligner que j'ai eu l'occasion de travailler dans **différents biomes**, depuis ma thèse en **forêt tropicale**, jusqu'aux chonoséquences d'**îles boréales** en suède. J'ai également pu employer de grandes infrastructure et réseaux de sites à l'international qui m'ont permis de rencontrer différents collègues et découvrir différents modes de fonctionnement à l'international. Cette diversité de collaborations sera explicitée spécifiquement dans la partie '**Projet de recherche**' de cette HDR.

**REVUES NATIONALES ET INTERNATIONALES A COMITE DE LECTURE**

| Revue | IF 2024 | Nb. publ. | Années |
|---|---|---|---|
| *Nature* | ~64.8 | 1 | 2018 |
| *Nature Ecology & Evolution* | ~18.6 | 1 | 2018 |
| *Nature Communications* | ~16.6 | 1 | 2024 |
| *Global Change Biology* | ~13.2 | 2 | 2022, 2026 |
| *Science of the Total Environment* | ~10.9 | 1 | 2017 |
| *Biological Reviews* | ~10.0 | 1 | 2025 |
| *Scientific Data* | ~9.8 | 1 | 2025 |
| *New Phytologist* | ~9.4 | 4 | 2020, 2021, 2021, 2022 |
| *Ecology Letters* | ~8.8 | 4 | 2013, 2019, 2024, 2025 |
| *Chemosphere* | ~8.8 | 1 | 2024 |
| *Methods in Ecology and Evolution* | ~7.8 | 1 | 2023 |
| *Journal of Ecology* | ~6.9 | 5 | 2020, 2021, 2024, 2026, 2026 |
| *Functional Ecology* | ~6.5 | 8 | 2015, 2019, 2022, 2022, 2022, 2023, 2023 2026 |
| *Geoderma* | ~6.1 | 3 | 2020, 2022, 2026 |
| *Soil Biology & Biochemistry* | ~5.9 | 8 | 2011, 2016, 2019, 2019, 2019, 2020, 2022, 2024 |
| *Proceedings of the Royal Society B* | ~5.4 | 1 | 2020 |
| *Annals of Botany* | ~5.3 | 1 | 2020 |
| *Frontiers in Microbiology* | ~5.2 | 1 | 2016 |
| *Ecology* | ~5.0 | 2 | 2016, 2026 |
| *Oikos* | ~5.0 | 1 | 2025 |
| *European Journal of Soil Science* | ~4.8 | 2 | 2022, 2023 |
| *Agriculture, Ecosystems & Environment* | ~4.7 | 2 | 2026, 2026 |
| *Ecosystems* | ~4.7 | 1 | 2020 |
| *Forest Ecology and Management* | ~4.5 | 1 | 2025 |
| *Forest Ecosystems* | ~4.5 | 1 | 2026 |
| *Mycorrhiza* | ~4.5 | 1 | 2024 |
| *Plant and Soil* | ~4.4 | 4 | 2014, 2019, 2021, 2025 |
| *Microbial Ecology* | ~4.2 | 1 | 2024 |
| *Frontiers in Ecology and Evolution* | ~4.1 | 1 | 2021 |
| *Applied Soil Ecology* | ~4.0 | 1 | 2016 |
| *Fungal Ecology* | ~4.0 | 1 | 2022 |
| *Biogeochemistry* | ~3.9 | 1 | 2016 |
| *Scientific Reports* | ~3.8 | 1 | 2017 |
| *PLoS ONE* | ~3.7 | 1 | 2012 |
| *European Journal of Forest Research* | ~3.5 | 1 | 2023 |
| *Pedobiologia* | ~3.5 | 2 | 2024, 2025 |
| *Journal of Plant Ecology* | ~3.3 | 1 | 2026 |
| *Ecology and Evolution* | ~3.0 | 1 | 2025 |
| *Sciences Eaux & Territoires* | - | 1 | 2023 |
| *Étude et Gestion des Sols* | - | 1 | 2022 |

**Répartition des publications scientifiques par revue et niveau de notoriété.** Ce tableau présente les revues scientifiques pour lesquelles j'ai contribué en tant qu'auteur, classées selon le nombre d'expertises réalisées et leur niveau de notoriété scientifique (analyse NORIA).

*L'implication des étudiants est soulignée en **gras et vert**.*

[77] Jassey, V. E. J., Lafont Rapnouil, T., Le Geay, M., Walcker, R., Gandois, L., Barret, M., **Fanin, N.**, Robroek, B. J. M., Lauga, B., Andrews, L. O., Badré Greuza, A., Bakker, M. R., Bertrand, G., Birkwald, T., Borges, P. A. V., Branfireun, B., Brearley, F. Q., Brousseau, C., Bu, Z.-J., Carrias, J.-F., Coffinet, S., Corbarra, B., Dias, E. M. F., Dorrepaal, E., Francez, A.-J., Fu, Y., Gabriel, M., Gabriel, R., Gerin, S., Gerlach, T., Gilbert, D., Gogo, S., Granath, G., Gray, E., Heffernan, L., Heger, T. J., Juutinen, S., Kardol, P., Karofeld, E., Klimkowska, A., Küttim, M., Küttim, L., Kuuri-Riutta, O., Lacourse, T., Lamentowicz, M., Le Roux, G., Lindo, Z., Mackenzie, R., Marcisz, K., Mazei, Y. A., Mazei, N. G., Mendes, C. M. F., Mitchell, E. A. D., Mora-Gomez, J., Müller, R., Pouliot, K., Purre, A.-H., Quaiser, A., Riquelme-del Río, B., Rober, A. R., Rochefort, L., Rodríguez, A. C., Sannel, A. B. K., Seemann, F., Servière, L., Strack, M., Swindles, G. T., Talbot, J., Tsyganov, A. N., Tuittila, E.-S., Tveit, A. T., Väliranta, M. M., Wyatt, K. H., Ylänne, H., Yu, Z., Zarov, E. A., & Hamard, S. (2026). Tipping points in bacterial richness amplify extracellular enzyme activities in northern peatlands. *Global Change Biology*. https://dx.doi.org/10.1111/gcb.inpress

[76] Liu, P., Zhou, J., Freeman, C., Megharaj, M., Min, K., Fang, L., Wang, G., Elsgaard, L., **Fanin, N.**, Kang, H., Mori, T., Li, J., Moorhead, D. L., Cui, Y., Li, Y., Wang, D., Jin, Z., Shi, X., & Chen, J. (2026). The responses of microbial extracellular enzyme activities to soil sample storage conditions across different soil types. Soil Ecology Letters, 8(6), 260480. https://dx.doi.org/10.1007/s42832-026-0480-x

[75] **Li, B.**, Fu, M., Jin, G., Song, F., Liu, Z., & **Fanin, N**. (2026). Balancing deterministic and stochastic assembly during needle aging shapes phyllosphere microbial community complexity and stability. Environmental Microbiome. https://dx.doi.org/10.1186/s40793-026-00922-7

[74] **Li, B.**, Cao, Y., Jin, G., Niinemets, Ü., Liu, Z., & **Fanin, N.** (2026). Scaling of phyllosphere epiphyllous bacterial diversity with tree size across temperate forests. *Forest Ecosystems*, 100483. https://dx.doi.org/10.1016/j.fecs.2026.100483, https://hal.inrae.fr/hal-05653322

[73] Jensen J., Blondeel H., MacLaren C., Ahmed I. U., Augusto L., Baeten L., Bakker M. R., Bauhus J., Baum C., Beyer F., Brancalion P., Bönisch E., Castro Sánchez-Bermejo P., Dietrich P., Eisenhauer N., **Fanin N.**, Felton A., Ferlian O., Fransson P., Fritsch E., Glynn C., Godbold D. L., Guillemot J., Haider S., Hajek P., Jactel H., Mereu S., Meredieu C., Muys B., Nordh N.-E., Ponette Q., Rewald B., Robin A., Saito D., Sandén H., Scherer-Lorenzen M., Serrano-León H., Steinparzer M., Verheyen K., Werner R., Yi H., Weih M. (2026). Tree species diversity drives above-ground carbon sequestration through light-related trait shifts. *Functional Ecology*, 20 p., https://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.70320, https://hal.inrae.fr/hal-05597760

[72] Liu P., Zhou J., Moorhead D. L., Mallavarapu M., Margenot A. J., Mori T., Wang X., **Fanin N.**, Ochoa-Hueso R., Wang D., Jin Z., Liu J., Liang G., Cui Y., Yang Y., Liu J., Li Y., Chen X., Shi X., Chen J. (2026). Effects of incubation temperatures on soil extracellular enzyme activity across different soil pH conditions. *Journal of Plant Ecology*, 102. https://dx.doi.org/10.1093/jpe/rtag102/8697816, https://hal.inrae.fr/hal-05653349

[71] Zhu M., Xu Z., **Fanin N.**, Zhang M., Ye J., Lin F., Mao Z., Wang X. (2026). Environmental filtering drives mycorrhizal tree dominance across a soil fertility gradient in a temperate forest. *Journal of Ecology*, 114 (3), https://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.70298, https://hal.inrae.fr/hal-05579000

[70] Cui H., Chen S., Liu Z., Song H., Chen J., Zhang A., Xiao S., Wang Y., Wang J., Li X., An L., Ding H., **Fanin N.** (2026). Multifunctionality changes with plant functional groups in Antarctica. *Ecology*, 107 (2), https://dx.doi.org/10.1002/ecy.70279, https://hal.inrae.fr/hal-05612122

[69] Zhou J., Liu S., van Groenigen K. J., Mueller C. W., Ochoa-Hueso R., **Fanin N.**, Ren Z., Zhang Y., Ma Y., Sun S., Hu J., Zhang Y., Yahdjian L., Wanek W., Olesen J. E., Kuzyakov Y., Liu J., Chen J. (2026). Contrasting responses of particulate and mineral-associated organic carbon stocks to grazing exclusion in an alpine meadow. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 400:110227. https://doi.org/10.1016/j.agee.2026.110227, https://hal.inrae.fr/hal-05612060

[68] **Bon L.**, **Fanin N.**, Bakker M. R., Bertrand I., Trichet P., Augusto L. (2026). Seasonal effects of soil microclimate on microbial activities depend on the understory in two forest ecosystems with contrasting water regimes. *Geoderma* 465, 117672. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2025.117672, https://hal.inrae.fr/hal-05612083

[67] Du L., Bol R., Tu C., Sun X., Luo R., Liu Q., Luo L., Zhan J., Yin C., Zhu B., Pang X., **Fanin N.** (2026). Micro-Faunal and Edaphic Controls on Microbial Carbon Cycling Across Primary and Secondary Successional Trajectories. *Global Change Biology* 31(12), e70642. https://dx.doi.org/10.1111/gcb.70642, https://hal.inrae.fr/hal-05424178

[66] **Bourdin A.**, Augusto L., Joly F.-X., Bres C., Chahine T., Guillemot J., Hajek P., Jactel H., Jensen J., Mereu S., Muys B., Ponette Q., Sandén H., Parker W. C., Paquette A., Messier C., Robin A., Scherer-Lorenzen M., Serrano-León H., Weih M., Castagneyrol B., Bakker M. R., **Fanin N**. (2026). Context dependency of tree diversity effects on standardized substrates decomposition: Role of tree functional composition, mycorrhizal type and climatic conditions. *Journal of Ecology*, 113(12), 3700-3716.https://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.70189, https://hal.inrae.fr/hal-05358193

[65] **Song Z.**, Zuo X., Wang H., Wang Z., Zhang X., Hu Y., Hao F., Ma X., **Fanin N.** (2026). Contrasting impacts of grazing and shrub encroachment on microbial resource limitation in arid grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 396:110013. https://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2025.110013, https://hal.inrae.fr/hal-05358195

[64] Kempel A., Adamidis G., Anadón J. D., Atkinson J., Auge H., Avtzis D., Bachelot B., Bashirzadeh M., Bota J. L., Classen A., Constantinou I., Crawley M., de Bellis T., Dostal P., Ebeling A., Eisenhauer N., Eldridge D. J., Encina G., Estrada C., Everingham S., **Fanin N.**, Feng Y., Gaspar M., Gooriah L., Graff P., Gusmán Montalván E., Gusmán Montalván P., Hartke T. R., Huang L., Jochum M., Kaljund K., Karmiris I., Koorem K., Korell L., Laine A. L., Le Provost G., Lessard J. P., Liu M., Liu X., Liu Y., Llancabure J., Loïez S., Loydi A., Marrero H., Gockel S., Montoya A., Münzbergová Z., Niu Y., Ott D., Oyarzabal M., Panitsa M., Papatheodorou E., Piper F. I., Püssa K., Rand K., Saiz H., Sanders N. J., Schädler M., Scherber C., Semchenko M., Sepp S. K., Shah M. A., Shaheen I., Stein C., Stewart J., Tang Z., Tschan G., van Nouhuys S., Vandegehuchte M. L., Vernon M., V. R. S., Wang J., Xiao Y., Xystrakis F., Yang J., Yang S., Zografou K., Allan E. (2025). The Bug-Network (BugNet): A global experimental network testing the effects of invertebrate herbivores and fungal pathogens on plant communities and ecosystem function in open ecosystems. *Ecology and Evolution*, 15 (10), https://dx.doi.org/10.1002/ece3.72111, https://hal.inrae.fr/hal-05325948

[63] van Galen L., Smith G. R., Margenot A. J., Waldrop M. P., Crowther T. W., Peay K. G., Jackson R. B., Yu K., Abrahão A., Ahmed T. A., Alatalo J. M., Anslan S., Anthony M. A., Araujo A. S. F., Ascher-Jenull J., Bach E. M., Bahram M., Baker C. C. M., Baldrian P., Bardgett R. D., Barrios-Garcia M. N., Bastida F., Beggi F., Benning L. G., Bragazza L., Broadbent A. A. D., Cano-Díaz C., Cates A. M., Cerri C. E. P., Cesarz S., Chen B., Classen A. T., Dahl M. B., Delgado-Baquerizo M., Eisenhauer N., Evgrafova S. Y., **Fanin N.**, Fornasier F., Francisco R., Franco A. L. C., Frey S. D., Fritze H., García C., García-Palacios P., Gómez-Brandón M., Gonzalez-Polo M., Gozalo B., Griffiths R., Guerra C., Hallama M., Hiiesalu I., Hossain M. Z., Hu Y., Insam H., Jassey V. E. J., Jiang L., Kandeler E., Kohout P., Kõljalg U., Krashevska V., Li X., Lu J.-Z., Lu X., Luo S., Lutz S., Mackie-Haas K. A., Maestre F. T., Malmivaara-Lämsä M., Mangelsdorf K., Manjarrez M., Marhan S., Martin A., Mason K. E., Mayor J., McCulley R. L., Moora M., Morais P. V., Muñoz-Rojas M., Murugan R., Nottingham A. T., Ochoa V., Ochoa-Hueso R., Oja J., Olsson P. A., Öpik M., Ostle N., Peltoniemi K., Pennanen T., Pescador D. S., Png G. K., Poll C., Põlme S., Potapov A. M., Priemé A., Pritchard W., Puissant J., Rocha S. M. B., Rosinger C., Ruess L., Sayer E. J., Scheu S., Sinsabaugh R. L., Slaughter L. C., Soudzilovskaia N. A., Sousa J. P., Stanish L., Sugiyama S., Tedersoo L., Trivedi P., Vahter T., Voriskova J., Wagner D., Wang C., Wardle D. A., Whitaker J., Yang Y., Zhong Z., Zhu K., Ziolkowski L. A., Zobel M. & van den Hoogen J. (2025). A global database of soil microbial phospholipid fatty acids and enzyme activities. *Scientific Data*, 12 (1), 1568, https://dx.doi.org/10.1038/s41597-025-05759-2, https://hal.inrae.fr/hal-05293951

[62] **Fanin N.**, Augusto L., **Altinalmazis-Kondylis A.**, **Bon L.**, **Bourdin A.**, Hättenschwiler S., Martin-Blangy S., **Maxwell T. L.**, Meredieu C., Morin X., Plat N., Toïgo M., Jactel H., Bakker M. R. (2025). Soil secrets and tree tales: An in-depth comparison of carbon storage in mixed and pure stands of pine and birch. *Forest Ecology and Management*, 592, 122827, https://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2025.122827, https://hal.inrae.fr/hal-05111798

[61] Sarneel J., Atkins J. W., Augusto L., Barel J. M., Duddigan S., **Fanin N.**, Hefting M., Lembrechts J. J., Marín C., McDaniel M. D., Montagnani L., Parkhurst T., Petit Bon M., Sofo A., Keuskamp J. A. (2025). The Assumptions of the Tea Bag Index and Their Implications: A Reply to Mori 2025. *Ecology Letters*, 28 (4), e70117, https://dx.doi.org/10.1111/ele.70117, https://hal.inrae.fr/hal-05074860

[60] **Fanin N.**, Asplund J., Gundale M., Kardol P., Nilsson M., Wardle D. (2025). Effects of boreal ground layer shrubs and bryophytes on the diversity, biomass and composition of lichen communities across contrasting ecosystems. *Oikos*, https://dx.doi.org/10.1002/oik.11099, https://hal.inrae.fr/hal-05034669

[59] Chen X., Cao J., Sinsabaugh R., Moorhead D., Bardgett R., **Fanin N.**, Nottingham A., Zheng X., Chen J. (2025). Soil extracellular enzymes as drivers of soil carbon storage under nitrogen addition. *Biological Reviews*, https://dx.doi.org/10.1111/brv.70021, https://hal.inrae.fr/hal-05034707

[58] **Wang L.**, Liu Z., Bres C., Jin G., **Fanin N.** (2025). Exploring microbial ubiquity across different plant functional groups and organs. *Plant and Soil, 1-17*, https://dx.doi.org/10.1007/s11104-025-07356-z, https://hal.inrae.fr/hal-05178631

[57] **Blondel P.**, **Fanin N.**, Joubard B., Milin S., Rusch A., Giffard B. (2025). Organic matter content rather than farming practices modulates microbial activities in vineyard soils. *Pedobiologia*, 108, 151017, https://dx.doi.org/10.1016/j.pedobi.2024.151017, https://hal.inrae.fr/hal-05064995

[56] **Wang L.**, Liu Z., Bres C., Jin G., **Fanin N.** (2024). Coniferous tree species identity and leaf aging alter the composition of phyllosphere communities through changes in leaf traits. *Microbial ecology*, 87 (1), 126, https://dx.doi.org/10.1007/s00248-024-02440-w, https://hal.inrae.fr/hal-05044451

[55] Dommanget F., Forey E., Chauvat M., Erktan A., **Daniès L.**, Chesseron C., **Fanin N**. (2024). Asian knotweed's impacts on soil chemistry and enzyme activities are higher in soils with low-nutrient status. *Pedobiologia*, 107, 151002, https://dx.doi.org/10.1016/j.pedobi.2024.151002, https://hal.inrae.fr/hal-04846629

[54] Sarneel J., Hefting M., Sandén T., van den Hoogen J., Routh D., Adhikari B., Alatalo J. M., Aleksanyan A., Althuizen I. H. J., Alsafran M. H. S. A., Atkins J. W., Augusto L., Aurela M., Azarov A. V., Barrio I. C., Beier C., Bejarano M. D., Benham S. E., Berg B., Bezler N. V., Björnsdóttir K., Bolinder M. A., Carbognani M., Cazzolla Gatti R., Chelli S., Chistotin M. V., Christiansen C. T., Courtois P., Crowther T. W., Dechoum M. S., Djukic I., Duddigan S., Egerton-Warburton L. M., **Fanin N.**, Fantappiè M., Fares S., Fernandes G. W., Filippova N. V., Fliessbach A., Fuentes D., Godoy R., Grünwald T., Guzmán G., Hawes J. E., He Y., Hero J.-M., Hess L. L., Hogendoorn K., Høye T. T., Jans W. W. P., Jónsdóttir I. S., Keller S., Kepfer-Rojas S., Kuz'menko N. N., Larsen K. S., Laudon H., Lembrechts J. J., Li J., Limousin J.-M., Lukin S. M., Marques R., Marín C., McDaniel M. D., Meek Q., Merzlaya G. E., Michelsen A., Montagnani L., Mueller P., Murugan R., Myers-Smith I. H., Nolte S., Ochoa-Hueso R., Okafor B. N., Okorkov V. V., Onipchenko V. G., Orozco M. C., Parkhurst T., Peres C. A., Petit Bon M., Petraglia A., Pingel M., Rebmann C., Scheffers B. R., Schmidt I., Scholes M. C., Sheffer E., Shevtsova L. K., Smith S. W., Sofo A., Stevenson P. R., Strouhalová B., Sundsdal A., Sühs R. B., Tamene G., Thomas H. J. D., Tolunay D., Tomaselli M., Tresch S., Tucker D. L., Ulyshen M. D., Valdecantos A., Vandvik V., Vanguelova E. I., Verheyen K., Wang X., Yahdjian L., Yumashev X. S., Keuskamp J. A. (2024). Reading tea leaves worldwide: Decoupled drivers of initial litter decomposition mass-loss rate and stabilization. *Ecology Letters*, 27 (5), https://dx.doi.org/10.1111/ele.14415, https://hal.inrae.fr/hal-04574740

[53] Khalfallah F., **Bon L.**, El Mazlouzi M., Bakker M. R., **Fanin N.**, Bellanger R., Bernier F., de Schrijver A., Ducatillon C., Fotelli M. N., Gateble G., Gundale M. J., Larsson M., Legout A., Mason W. L., Nordin A., Smolander A., Spyroglou G., Vanguelova E. I., Verheyen K., Vesterdal L., Zeller B., Augusto L., Derrien D., Buée M. (2024). "Ectomycorrhizal exploration type" could be a functional trait explaining the spatial distribution of tree symbiotic fungi as a function of forest humus forms. *Mycorrhiza*, https://dx.doi.org/10.1007/s00572-024-01146-8, https://hal.inrae.fr/hal-04592027

[52] Hu Z., Delgado-Baquerizo M., **Fanin N.**, Chen X., Zhou Y., Du G., Hu F., Jiang L., Hu S., Liu M. (2024). Nutrient-induced acidification modulates soil biodiversity-function relationships. *Nature Communications*, 15, 2858, https://dx.doi.org/10.1038/s41467-024-47323-3, https://hal.inrae.fr/hal-04574829

[51] Lin D., Shen R., Lin J., Zhu G., Yang Y., **Fanin N.** (2024). Relationships between rhizosphere microbial communities, soil abiotic properties and root trait variation within a pine species. *Journal of Ecology*, https://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.14297, https://hal.inrae.fr/hal-04540086

[50] **Ouedraogo F.**, Cornu J.-Y., **Fanin N.**, Janot N., Sourzac M., Parlanti E., Denaix L. (2024). Changes over time in organic matter dynamics and copper solubility in a vineyard soil after incorporation of cover crop residues: Insights from a batch experiment. *Chemosphere*, 350, 141137, https://dx.doi.org/10.1016/j.chemosphere.2024.141137, https://hal.inrae.fr/hal-04495783

[49] Zhu M., **Fanin N.**, Wang Q., Xu Z., Liang S., Ye J., Lin F., Yuan Z., Mao Z., Wang X., Hao Z. (2024). High functional breadth of microbial communities decreases home-field advantage of litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 188, 109232, https://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2023.109232, https://hal.inrae.fr/hal-04503312

[48] Dommanget F., François A., Chauvat M., Forey E., Erktan A., Fanin N., Chesseron C., Albert A. (2023). Renouées asiatiques envahissantes : la restauration de berges par le génie végétal est-elle si bénéfique à la qualité chimique et à la biodiversité du sol? *Sciences Eaux & Territoires*, (43), 87-93, https://dx.doi.org/10.20870/Revue-SET.2023.43.7627, https://hal.inrae.fr/hal-04281597,

[47] Hou J., **Fanin N.**, Ni Z. (2023). A network prediction model to quantify relationship between biodiversity and ecosystem functioning (BEF). *Methods in Ecology and Evolution*, 14 (12), 2907-2916, https://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.14245, https://hal.inrae.fr/hal-04574928

[46] **Li B.**, Li Y., **Fanin N.**, Veen G., Han X., Du X., Li Y., Sun Y., Li Q. (2023). Stoichiometric imbalances between soil microorganisms and their resources regulate litter decomposition. *Functional Ecology*, https://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.14459, https://hal.inrae.fr/hal-04286738

[45] Bourget M., **Fanin N.**, Fromin N., Hättenschwiler S., Roumet C., Shihan A., Huys R., Sauvadet M., Freschet G. (2023). Plant litter chemistry drives long-lasting changes in the catabolic capacities of soil microbial communities. *Functional Ecology*, 37, 2014-2028, https://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.14379, https://hal.inrae.fr/hal-04122640

[44] **Maxwell T.**, Augusto L., Tian Y., Wanek W., **Fanin N.** (2023). Water availability is a stronger driver of soil microbial processing of organic nitrogen than tree species composition. *European Journal of Soil Science*, 74 (1), https://dx.doi.org/10.1111/ejss.13350, https://hal.inrae.fr/hal-04098843

[43] **Bon L.**, Augusto L., **Gaudry J.**, Bakker M., Lambrot C., Milin S., Trichet P., **Fanin N.** (2023). Effects of fertilisation and understory removal on aboveground and belowground carbon stocks in wet and dry moorlands in south-western France. *European Journal of Forest Research*, 142 (4), 723-737, https://dx.doi.org/10.1007/s10342-023-01551-2, https://hal.inrae.fr/hal-04160207

[42] Lin J., Lin D., Zhu G., Wang H., Qian S., Zhao L., Yang Y., **Fanin N.** (2022). Earthworms exert long lasting afterlife effects on soil microbial communities. *Geoderma*, 420, 115906, https://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.115906, https://hal.inrae.fr/hal-04029917

[41] **Fanin N.**, Clemmensen K., Lindahl B., Farrell M., Nilsson M., Gundale M., Kardol P., Wardle D. (2022). Ericoid shrubs shape fungal communities and suppress organic matter decomposition in boreal forests. *New Phytologist*, 1-14, https://dx.doi.org/10.1111/nph.18353, https://hal.inrae.fr/hal-03745377

[40] **Maxwell T.**, **Fanin N.**, Parker W., Bakker M., Belleau A., Meredieu C., Augusto L., Munson A. (2022). Tree species identity drives nutrient use efficiency in young mixed-species plantations, at both high and low water availability. *Functional Ecology*, 36 (8), 2069 - 2083, https://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.14109, https://hal.inrae.fr/hal-03745508

[39] Bernard L., Basile-Doelsch I., Derrien D., **Fanin N.**, Fontaine S., Guenet B., Karimi B., Maron P. (2022). Le Priming Effect dans le sol: mécanismes, acteurs et conséquences sur les services écosystémiques dans un contexte de changement global. *Étude et Gestion des Sols*, 29, 239-274, https://hal.inrae.fr/hal-03685054

[38] **Li B.**, Li Y., **Fanin N.**, Han X., Du X., Liu H., Li Y., Li Q. (2022). Adaptation of soil micro-food web to elemental limitation: evidence from the forest-steppe ecotone. *Soil Biology and Biochemistry*, 170, https://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108698, https://hal.inrae.fr/hal-03750308

[37] Bernard L., Basile-Doelsch I., Derrien D., **Fanin N.**, Fontaine S., Guenet B., Karimi B., Marsden C., Maron P. (2022). Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. *Functional Ecology*, 36 (6), 1355-1377, https://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.14038, https://hal.inrae.fr/hal-03639598

[36] **Fanin N.**, Mooshammer M., Sauvadet M., Meng C., Alvarez G., Bernard L., Bertrand I., Blagodatskaya E., **Bon L.**, Fontaine S., Niu S., Lashermes G., **Maxwell T. L.**, Weintraub M. N., Wingate L., Moorhead D., Nottingham A. T. (2022). Soil enzymes in response to climate warming: mechanisms and feedbacks. *Functional Ecology*, https://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.14027, https://hal.inrae.fr/hal-03590923

[35] Maillard F., Jusino M., Andrews E., Moran M., Vaziri G., Banik M., **Fanin N.**, Trettin C., Lindner D., Schilling J. (2022). Wood-decay type and fungal guild dominance across a North American log transplant experiment. *Fungal Ecology*, 59, 101151, https://dx.doi.org/10.1016/j.funeco.2022.101151, https://hal.inrae.fr/hal-03845610

[34] Spitzer C., Lindahl B., Wardle D., Sundqvist M., Gundale M., **Fanin N.**, Kardol P. (2021). Root trait-microbial relationships across tundra plant species. *New Phytologist*, 229 (3), 1508-1520, https://dx.doi.org/10.1111/nph.16982, https://hal.inrae.fr/hal-03006806

[33] **Fanin N.**, Lin D., Freschet G., Keiser A., Augusto L., Wardle D., Veen G. (2021). Home-field advantage of litter decomposition: from the phyllosphere to the soil. *New Phytologist*, 231 (4), 1353-1358, https://dx.doi.org/10.1111/nph.17475, https://hal.inrae.fr/hal-03267667

[32] **Fanin N.**, **Maxwell T.**, **Altinalmazis-Kondylis A.**, **Bon L.**, Meredieu C., Jactel H., Bakker M., Augusto L. (2022). Effects of mixing tree species and water availability on soil organic carbon stocks are depth dependent in a temperate podzol. *European Journal of Soil Science*, 73 (1), e13133, https://dx.doi.org/10.1111/ejss.13133, https://hal.inrae.fr/hal-03256070

[31] Lembrechts J., van den Hoogen J., Aalto J., Ashcroft M. B., De Frenne P., Kemppinen J., Kopecký M., Luoto M., Maclean I. M. D., Crowther T. W., Bailey J. J., Haesen S., Klinges D. H., Niittynen P., Scheffers B. R., Van Meerbeek K., Aartsma P., Abdalaze O., Abedi M., Aerts R., Ahmadian N., Ahrends A., Alatalo J. M., Alexander J. M., Allonsius C. N., Altman J., Ammann C., Andres C., Andrews C., Ardö J., Arriga N., Arzac A., Aschero V., Assis R. L., Assmann J. J., Bader M. Y., Bahalkeh K., Barančok P., Barrio I. C., Barros A., Barthel M., Basham E. W., Bauters M., Bazzichetto M., Belelli Marchesini L., Bell M. C., Benavides J. C., Benito Alonso J. L., Berauer B. J., Bjerke J. W., Björk R. G., Björkman M. P., Björnsdóttir K., Blonder B., Boeckx P., Boike J., Bokhorst S., Brum B. N. S., Brůna J., Buchmann N., Buysse P., Camargo J. L., Campoe O. C., Candan O., Canessa R., Cannone N., Carbognani M., Carnicer J., Casanova-Katny A., Cesarz S., Chojnicki B., Choler P., Chown S. L., Cifuentes E. F., Čiliak M., Contador T., Convey P., Cooper E. J., Cremonese E., Curasi S. R., Curtis R., Cutini M., Dahlberg C. J., Daskalova G. N., de Pablo M. A., Della Chiesa S., Dengler J., Deronde B., Descombes P., Di Cecco V., Di Musciano M., Dick J., Dimarco R. D., Dolezal J., Dorrepaal E., Dušek J.,

Eisenhauer N., Eklundh L., Erickson T. E., Erschbamer B., Eugster W., Ewers R. M., Exton D. A., **Fanin N.**, Fazlioglu F., Feigenwinter I., Fenu G., Ferlian O., Fernández Calzado M. R., Fernández-Pascual E., Finckh M., Finger Higgens R., Forte T. G. W., Freeman E. C., Frei E. R., Fuentes-Lillo E., García R. A., García M. B., Géron C., Gharun M., Ghosn D., Gigauri K., Gobin A., Goded I., Goeckede M., Gottschall F., Goulding K., Govaert S., Graae B. J., Greenwood S., Greiser C., Grelle A., Guénard B., Guglielmin M., Guillemot J., Haase P., Haider S., Halbritter A. H., Hamid M., Hammerle A., Hampe A., Haugum S. V., Hederová L., Heinesch B., Helfter C., Hepenstrick D., Herberich M., Herbst M., Hermanutz L., Hik D. S., Hoffrén R., Homeier J., Hörtnagl L., Høye T. T., Hrbacek F., Hylander K., Iwata H., Jackowicz-Korczynski M. A., Jactel H., Järveoja J., Jastrzębowski S., Jentsch A., Jiménez J. J., Jónsdóttir I. S., Jucker T., Jump A. S., Juszczak R., Kanka R., Kašpar V., Kazakis G., Kelly J., Khuroo A. A., Klemedtsson L., Klisz M., Kljun N., Knohl A., Kobler J., Kollár J., Kotowska M. M., Kovács B., Kreyling J., Lamprecht A., Lang S. I., Larson C., Larson K., Laska K., le Maire G., Leihy R. I., Lens L., Liljebladh B., Lohila A., Lorite J., Loubet B., Lynn J., Macek M., Mackenzie R., Magliulo E., Maier R., Malfasi F., Máliš F., Man M., Manca G., Manco A., Manise T., Manolaki P., Marciniak F., Matula R., Mazzolari A. C., Medinets S., Medinets V., Meeussen C., Merinero S., Mesquita R. C. G., Meusburger K., Meysman F. J. R., Michaletz S. T., Milbau A., Moiseev D., Moiseev P., Mondoni A., Monfries R., Montagnani L., Moriana-Armendariz M., Morra di Cella U., Mörsdorf M., Mosedale J. R., Muffler L., Muñoz-Rojas M., Myers J. A., Myers-Smith I. H., Nagy L., Nardino M., Naujokaitis-Lewis I., Newling E., Nicklas L., Niedrist G., Niessner A., Nilsson M. B., Normand S., Nosetto M. D., Nouvellon Y., Nuñez M. A., Ogaya R., Ogée J., Okello J., Olejnik J., Olesen J. E., Opedal Ø. H., Orsenigo S., Palaj A., Pampuch T., Panov A. V., Pärtel M., Pastor A., Pauchard A., Pauli H., Pavelka M., Pearse W. D., Peichl M., Pellissier L., Penczykowski R. M., Penuelas J., Petit Bon M., Petraglia A., Phartyal S. S., Phoenix G. K., Pio C., Pitacco A., Pitteloud C., Plichta R., Porro F., Portillo-Estrada M., Poulenard J., Poyatos R., Prokushkin A. S., Puchalka R., Pușcaș M., Radujković D., Randall K., Ratier Backes A., Remmele S., Remmers W., Renault D., Risch A. C., Rixen C., Robinson S. A., Robroek B. J. M., Rocha A. V., Rossi C., Rossi G., Roupsard O., Rubtsov A. V., Saccone P., Sagot C., Sallo Bravo J., Santos C. C., Sarneel J. M., Scharnweber T., Schmeddes J., Schmidt M., Scholten T., Schuchardt M., Schwartz N., Scott T., Seeber J., Segalin de Andrade A. C., Seipel T., Semenchuk P., Senior R. A., Serra-Diaz J. M., Sewerniak P., Shekhar A., Sidenko N. V., Siebicke L., Siegwart Collier L., Simpson E., Siqueira D. P., Sitková Z., Six J., Smiljanic M., Smith S. W., Smith-Tripp S., Somers B., Sørensen M. V., Souza J. J. L. L., Souza B. I., Souza Dias A., Spasojevic M. J., Speed J. D. M., Spicher F., Stanisci A., Steinbauer K., Steinbrecher R., Steinwandter M., Stemkovski M., Stephan J. G., Stiegler C., Stoll S., Svátek M., Svoboda M., Tagesson T., Tanentzap A. J., Tanneberger F., Theurillat J.-P., Thomas H. J. D., Thomas A. D., Tielbörger K., Tomaselli M., Treier U. A., Trouillier M., Turtureanu P. D., Tutton R., Tyystjärvi V. A., Ueyama M., Ujházy K., Ujházyová M., Uogintas D., Urban A. V., Urban J., Urbaniak M., Ursu T.-M., Vaccari F. P., Van de Vondel S., van den Brink L., Van Geel M., Vandvik V., Vangansbeke P., Varlagin A., Veen G. F., Veenendaal E., Venn S. E., Verbeeck H., Verbrugggen E., Verheijen F. G. A., Villar L., Vitale L., Vittoz P., Vives-Ingla M., von Oppen J., Walz J., Wang R., Wang Y., Way R. G., Wedegärtner R. E. M., Weigel R., Wild J., Wilkinson M., Wilmking M., Wingate L., Winkler M., Wipf S., Wohlfahrt G., Xenakis G., Yang Y., Yu Z., Yu K., Zellweger F., Zhang J., Zhang Z., Zhao P., Ziemblińska K., Zimmermann R., Zong S., Zyryanov V. I., Nijs I., Lenoir J. (2022). Global maps of soil temperature. *Global Change Biology*, 28 (9), 3110-3144, https://dx.doi.org/10.1111/gcb.16060, https://hal.inrae.fr/hal-03518443

[30] **Altinalmazis-Kondylis A.**, **Muessig K.**, Meredieu C., Jactel H., Augusto L., **Fanin N.**, Bakker M. (2021). Effect of tree mixtures and water availability on belowground complementarity of fine roots of birch and pine planted on sandy podzol. *Plant and Soil*, 457, 437-455, https://dx.doi.org/10.1007/s11104-020-04741-8, https://hal.inrae.fr/hal-03093791

[29] Spitzer C., Wardle D., Lindahl B., Sundqvist M., Gundale M., **Fanin N.**, Kardol P. (2021). Root traits and soil micro-organisms as drivers of plant-soil feedbacks within the sub-arctic tundra meadow. *Journal of Ecology*, 1-13, https://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.13814, https://hal.inrae.fr/hal-03464328

[28] Lin D., Yang G., Dou P., Qian S., Zhao L., Yang Y., **Fanin N.** (2020). Microplastics negatively affect soil fauna but stimulate microbial activity: insights from a field-based microplastic addition experiment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287 (1934), 1-9, https://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.1268, https://hal.inrae.fr/hal-03173558

[27] **Fanin N.**, Bezaud S., Sarneel J., Cecchini S., Nicolas M., Augusto L. (2020). Relative Importance of Climate, Soil and Plant Functional Traits During the Early Decomposition Stage of Standardized Litter. *Ecosystems*, 23 (5), 1004-1018, https://dx.doi.org/10.1007/s10021-019-00452-z, https://hal.inrae.fr/hal-04642793

[26] **Fanin N.**, Alavoine G., Bertrand I. (2020). Temporal dynamics of litter quality, soil properties and microbial strategies as main drivers of the priming effect. *Geoderma*, 377, 114576, https://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114576, https://hal.inrae.fr/hal-02911746

[25] **Maxwell T.**, Augusto L., **Bon L.**, **Courbineau A.**, **Altinalmazis-Kondylis A.**, Milin S., Bakker M., Jactel H., **Fanin N.** (2020). Effect of a tree mixture and water availability on soil nutrients and extracellular enzyme activities along the soil profile in an experimental forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 148, 1-11, https://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107864, https://hal.inrae.fr/hal-02947095

[24] Lin D., Dou P., Yang G., Qian S., Wang H., Zhao L., Yang Y., Mi X., Ma K., **Fanin N.** (2020). Home-field advantage of litter decomposition differs between leaves and fine roots. *New Phytologist,* 227 (4), 995-1000, https://dx.doi.org/10.1111/nph.16517, https://hal.inrae.fr/hal-03345983

[23] Graham E. B., Averill C., Bond-Lamberty B., Knelman J. E., Krause S., Peralta A. L., Shade A., Smith A. P., Cheng S. J., **Fanin N.**, Freund C., Garcia P. E., Gibbons S. M., Van Goethem M. W., Ben Guebila M., Kemppinen J., Nowicki R. J., Pausas J. G., Reed S. P., Rocca J., Sengupta A., Sihi D., Simonin M., Słowiński M., Spawn S. A., Sutherland I., Tonkin J. D., Wisnoski N. I., Zipper S. C., Contributor Consortium (2021-03-03). Toward a generalizable framework of disturbance ecology through crowdsourced science. *Frontiers in Ecology and Evolution,* 9, https://dx.doi.org/10.3389/fevo.2021.588940, https://hal.inrae.fr/hal-03220658

[22] Lin D., Yang S., Dou P., Wang H., Wang F., Qian S., Yang G., Zhao L., Yang Y., **Fanin N.** (2020). A plant economics spectrum of litter decomposition among coexisting fern species in a sub-tropical forest. *Annals of Botany,* 125 (1), 1-11, https://dx.doi.org/10.1093/aob/mcz166, https://hal.inrae.fr/hal-02620344

[21] Wardle D., Gundale M., Kardol P., Nilsson M., **Fanin N.** (2020). Impact of plant functional group and species removals on soil and plant nitrogen and phosphorus across a retrogressive chronosequence. *Journal of Ecology,* 108 (2), 561-573, https://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.13283, https://hal.inrae.fr/hal-02527321

[20] Lin D., Wang F., **Fanin N.**, Pang M., Dou P., Wang H., Qian S., Zhao L., Yang Y., Mi X., Ma K. (2019). Soil fauna promote litter decomposition but do not alter the relationship between leaf economics spectrum and litter decomposability. *Soil Biology and Biochemistry*, 136, 1-8, https://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107519, https://hal.inrae.fr/hal-02171446

[19] Augusto L., **Fanin N.**, Bakker M. R. (2019). When plants eat rocks: Functional adaptation of roots on rock outcrops. *Functional Ecology*, 33 (5), 760-761, https://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.13325, https://hal.inrae.fr/hal-02623798

[18] Sauvadet M., **Fanin N.**, Chauvat M., Bertrand I. (2019). Can the comparison of above- and below-ground litter decomposition improve our understanding of bacterial and fungal successions? *Soil Biology and Biochemistry*, 132, 24-27, https://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.01.022, https://hal.inrae.fr/hal-02321811

[17] **Fanin N.**, Kardol P., Farrell M., Kempel A., Ciobanu M., Nilsson M., Gundale M. J., Wardle D. A. (2019). Effects of plant functional group removal on structure and function of soil communities across contrasting ecosystems. *Ecology Letters*, 22 (7), 1095-1103, https://dx.doi.org/10.1111/ele.13266, https://hal.inrae.fr/hal-02629183

[16] Lin D., Pang M., **Fanin N.**, Wang H., Qian S., Zhao L., Yang Y., Mi X., Ma K. (2019). Fungi participate in driving home-field advantage of litter decomposition in a subtropical forest. *Plant and Soil*, 434 (1-2), 467-480, https://dx.doi.org/10.1007/s11104-018-3865-5, https://hal.inrae.fr/hal-02627353

[15] **Fanin N.**, Kardol P., Farrell M., Nilsson M.-C., Gundale M. J., Wardle D. A. (2019). The ratio of Gram-positive to Gram-negative bacterial PLFA markers as an indicator of carbon availability in organic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 128, 111-114, https://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.10.010, https://hal.inrae.fr/hal-02624611

[14] Kardol P., **Fanin N.**, Wardle D. A. (2018). Long-term effects of species loss on community properties across contrasting ecosystems. *Nature*, 557 (7707), 710-713, https://dx.doi.org/10.1038/s41586-018-0138-7, https://hal.inrae.fr/hal-02626980

[13] **Fanin N.**, Gundale M. J., Farrell M., Ciobanu M., Baldock J. A., Nilsson M.-C., Kardol P., Wardle D. A. (2018). Consistent effects of biodiversity loss on multifunctionality across contrasting ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 2 (2), 269-278, https://dx.doi.org/10.1038/s41559-017-0415-0, https://hal.inrae.fr/hal-02621923

[12] **Fanin N.**, Fromin N., Barantal S., Hättenschwiler S. (2017). Stoichiometric plasticity of microbial communities is similar between litter and soil in a tropical rainforest. *Scientific Reports*, 7 (1), 1-7, https://dx.doi.org/10.1038/s41598-017-12609-8, https://hal.inrae.fr/hal-02127308

[11] Schneider A. R., Gommeaux M., Duclercq J., **Fanin N.**, Conreux A., Alahmad A., Lacoux J., Roger D., Spicher F., Ponthieu M., Cancès B., Morvan X., Marin B. (2017). Response of bacterial communities to Pb smelter pollution in contrasting soils. *Science of the Total Environment*, 605-606, 436-444, https://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.159, https://hal.inrae.fr/hal-01604416

[10] **Fanin N.**, Moorhead D., Bertrand I. (2016). Eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors reveal differential C, N, P dynamics in decaying litter along a land-use gradient. *Biogeochemistry*, 129, 21-36, https://dx.doi.org/10.1007/s10533-016-0217-5, https://hal.inrae.fr/hal-02637317

[9] Sauvadet M., Chauvat M., **Fanin N.**, Coulibaly S., Bertrand I. (2016). Comparing the effects of litter quantity and quality on soil biota structure and functioning: Application to a cultivated soil in Northern France. *Applied Soil Ecology*, 107, 261-271, https://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.06.010, https://hal.inrae.fr/hal-02633738

[8] **Fanin N.**, Bertrand I. (2016). 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, https://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.007, https://hal.inrae.fr/hal-01269407

[7] **Fanin N.**, Hättenschwiler S., **Chavez Soria P. F.**, Fromin N. (2016). (A)synchronous availabilities of N and P regulate the activity and structure of the microbial decomposer community. *Frontiers in Microbiology*, 6, 1-13, https://dx.doi.org/10.3389/fmicb.2015.01507, https://hal.inrae.fr/hal-01604732

[6] **Fanin N.**, Fromin N., Bertrand I. (2016). Functional breadth and home-field advantage generate functional differences among soil microbial decomposers. *Ecology*, 97 (4), https://dx.doi.org/10.1890/15-1263.1, https://hal.inrae.fr/hal-01269374

[5] **Fanin N.**, Hättenschwiler S., Schimann H., Fromin N. (2015). Interactive effects of C, N and P fertilization on soil microbial community structure and function in an Amazonian rain forest. *Functional Ecology*, 29 (1), 140-150, https://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12329, https://hal.inrae.fr/hal-02127024

[4] **Fanin N.**, Hättenschwiler S., Fromin N. (2014). Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. *Plant and Soil*, 379 (1-2), 79-91, https://dx.doi.org/10.1007/s11104-014-2051-7, https://hal.inrae.fr/hal-01605484

[3] **Fanin N.**, Fromin N., Buatois B., Hättenschwiler S. (2013). An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter-microbe system. *Ecology Letters*, 16 (6), 764-772, https://dx.doi.org/10.1111/ele.12108, https://hal.inrae.fr/hal-01604136

[2] **Fanin N.**, Barantal S., Fromin N., Schimann H., Schevin P., Hättenschwiler S. (2012). Distinct microbial limitations in litter and underlying soil revealed by carbon and nutrient fertilization in a tropical rainforest. *PLoS ONE*, 7 (12), 1-11, https://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0049990, https://hal.inrae.fr/hal-01601804

[1] **Fanin N.**, Hättenschwiler S., Barantal S., Schimann H., Fromin N. (2011). Does variability in litter quality determine soil microbial respiration in an amazonian rainforest? *Soil Biology and Biochemistry*, 43 (5), 1014-1022, https://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.01.018, https://hal.inrae.fr/hal-01032139

## COMMUNICATIONS ORALES

[52] Marchand T., Chauvat M., Chesseron C., Erktan A., **Fanin N.**, Forey E., François A., Ibanez S., Pollierer M.M., Dommanget F. (2026). Restoration has unsuspected effects on ecosystem diversity and productivity compared to alien plant invasion: insights of a multitrophic approach. Presented at: 15th European Conference on Ecological Restoration (SERE 2026), Brest, France (2026-08-24 - 2026-08-28).

[51] **Fournier A.**, Barbieri P., Bakker M.R., **Fanin N.**, Charru M., Jordan-Meille L. (2026). Agricultural practices modulate tree-induced changes in soil enzyme quantities and nutrient availability in alley-cropping systems: a study based on fifteen on-farm sites in France. Presented at: 8th European Agroforestry Conference (EURAF 2026), Neuchâtel, Switzerland (2026-06-22 - 2026-06-26).

[50] **Fournier A.**, Jordan-Meille L., Barbieri P., Bakker M.R., Fanin N. (2025). Impact des bandes arborées intraparcellaires sur la fertilité du sol sur un réseau de parcelles en Nouvelle-Aquitaine. Presented at: 17e Rencontres de la fertilisation raisonnée et de l'analyse, COMIFER-GEMAS, Metz, France (2025-11-26).

[49] **Janoueix A.**, **Fanin N**., Milin S., Lauvergeat V. (2025). *Tree age and species drive soil and rhizosphere microbial activity in a vitiforestry vineyard.* Presented at: Rhizosphere 6, rooting for earth, Edinbourg, Royaume-Uni (2025-06), https://hal.inrae.fr/hal-05345074

[48] **Blondel P.**, Joubard B., **Fanin N.**, Rusch A., Giffard B. (2024). *Impact of farming practices on soil biodiversity and functioning in vineyard landscapes.* Presented at: International Congress in Ecology & Evolution, Lyon, France (2024-10-21 - 2024-10-25), https://hal.inrae.fr/hal-05046489, OA

[47] **Fanin N**. (2024). *Rôle de la biodiversité sur la dynamique de la MO du sol : cadre conceptuel, avancées méthodologiques et futures étapes.* Presented at: RESMO 2024 'MO Environnement Société', Semur-en-Auxois, France (2024-03-24 - 2024-03-28), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-04575011, OA

[46] Dommanget F., Chauvat M., Forey E., François A., Erktan A., **Fanin N**., Chesseron C. (2023). *Restoration worse than invasion? Insights from a comparative study on soil biota and functioning in the case of Reynoutria spp.* Presented at: EMAPI 2023, Pucon, Chile, Chili (2023-10-23 - 2023-10-25), https://hal.inrae.fr/hal-04279874

[45] Forey E., Chauvat M., Erktan A., **Fanin N.**, François A., Dommanget F. (2022). *Restauration des berges envahies par les renouées asiatiques : Quels impact des renouées et résilience de l'écosystème ?.* Presented at: ECOVEG 15 Nouveaux écosystèmes et communautés végétales, Gembloux, Belgique (2022-05-24 - 2022-05-25), https://hal.inrae.fr/hal-04279785

[44] Forey E., Chauvat M., Erktan A., **Fanin N.**, François A., Dommanget F. (2022). *Réhabilitation des berges envahies par les renouées asiatiques : Conséquences sur le système sol/plante.*. Presented at: ECOVEG 15, Gembloux, France (2022-05-24 - 2022-05-25), https://hal.inrae.fr/hal-05321462

[43] Gimeno T., Moreno-Mateos D., Matesanz S., **Fanin N.**, Wingate L., Porras J., Rodríguez-Uña A. (2022). *Changes in the composition of ectomycorrhizal fungal communities and the water uptake of European beech forests across a natural precipitation gradient.* Presented at: EGU General Assembly 2022, Vienne, Autriche (2022-05-23 - 2022-05-27), https://hal.inrae.fr/hal-05046517

[42] Jacqueton C., Akkal-Corfini N., Alavoine G., Bertrand I., Chabbert B., Clivot H., Duval J., **Fanin N.**, Ferchaud F., Fontaine S. et al. (2021). *Des données ouvertes sur la décomposition des litières végétales dans les sols selon divers contextes agronomiques et pédoclimatiques.* Presented at: 15èmes Journées d'étude du sol, Montpellier, France (2021-06-21 - 2021-06-25), https://hal.inrae.fr/hal-03635524, OA

[41] **Ouédraogo F.**, Denaix L., Sourzac M., Coriou C., Bussiere S., Millin S., Janot N., Cornu J.-Y., **Fanin N.**, Parlanti E. (2021). *Does temperature affect soil organic matter decomposition and dissolved organic matter optical properties?.* Presented at: 30. International Meeting on Organic Geochemistry (IMOG 2021), Online, France (2021-09-12 - 2021-09-17), https://dx.doi.org/10.3997/2214-4609.202134202, https://hal.inrae.fr/hal-05046556

[40] **Bon L.**, Augusto L., **Gaudry J.**, Bakker M. R., Lambrot C., Milin S., Trichet P., **Fanin N.** (2021). *Contrasted effects of fertilization and understory removal on pine trees growth and soil functioning in southwestern French moorlands.* Presented at: Annual meeting of the British Ecological Society, Liverpool, Royaume-Uni (2021-12-12 - 2021-12-15), https://hal.inrae.fr/hal-03525849

[39] **Maxwell T.**, **Fanin N.**, Belleau A., Parker W., Augusto L., Munson A. (2020). *Effect of water availability and tree diversity on nutrient resorption efficiency in young plantations.* Presented at: Annual meeting of the British Ecological Society, Edinburgh, Royaume-Uni (2020-12-14), https://hal.inrae.fr/hal-03194972

[38] **Maxwell T.**, Augusto L., **Courbineau A.**, Altinalmazis-Kondylis A., Bakker M. R., Jactel H., Munson A., **Fanin N.** (2019). *Effect of water supply on the tree biodiversity - soil nutrient availability relationship in forests along the soil profile*. Presented at: European Geosciences Union (EGU 2019), Vienne, Autriche (2019-04-07 - 2019-04-12), https://hal.inrae.fr/hal-02738334, OA

[37] **Fanin N.** (2019). *Soil Microbiome.* Presented at: S'avant Midi, Bordeaux, France (2019-09-23 - 2019-09-23), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02787367, OA

[36] **Fanin N.**, Kardol P., Wardle D. A. (2019). *Biodiversity and ecosystem functioning in boreal forest.* Presented at: Rouen Ecodiv 2019, Rouen, France (2019-06 - 2019-06), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02786571

[35] **Fanin N.**, Gundale M. J., Farrell M., Ciobanu M., Baldock J. A., Nilsson M.-C., Kardol P., Wardle D. A. (2019). *Consistent effects of biodiversity loss on multifunctionality across contrasting ecosystems.* Presented at: Workshop Multifunctionality, Lund, Suède (2019-09-03 - 2019-09-06), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02787789

[34] **Fanin N.**, Clemmensen K. E., Lindahl B. D., Farrell M., Nilsson M.-C., Gundale M. J., Kardol P., Wardle D. A. (2019). *Organic matter quality and nutrient recycling depend on plant-fungi interactions during long-term succession in boreal forests.* Presented at: British Ecological Society (BES) Annual Meeting, Belfast, Irlande (2019-12-10 - 2019-12-13), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02737783

[33] **Fanin N.**, Alavoine G., Bertrand I. (2019). *Temporal dynamics of litter quality, soil types and microorganisms as main drivers of the priming effect.* Presented at: 7. International Symposium on Soil Organic Matter - SOM2019, Adelaide, Australie (2019-10-06 - 2019-10-11), https://hal.inrae.fr/hal-02940578

[32] Wardle D. A., **Fanin N.**, Kardol P. (2018). *Aboveground-belowground linkages in the boreal forest: islands, traits and carbon storage.* Presented at: International workshop 'Plant Functional Traits in Island Ecosystems', Shangai, Chine (2018-11-03 - 2018-11-10), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02733614

[31] Wardle D. A., **Fanin N.**, Kardol P. (2018). *Long-term drivers of aboveground-belowground linkages and ecosystem functioning.* Presented at: Fenner School of the Environment, Australian National University conference, Canberra, Australie (2018-05 - 2018-05), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02785438

[30] Wardle D. A., **Fanin N.**, Kardol P. (2018). *Long-term drivers of aboveground-belowground linkages and ecosystem functioning.* Presented at: Annual Nordic Oikos Conference, Trondheim, Norvège (2018-02-19 - 2018-02-22), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02738224

[29] Wardle D. A., **Fanin N.**, Kardol P. (2018). *Biodiversity change and ecosystem processes.* Presented at: Smithsonian Environmental Research Centre conference, États-Unis (2018-09 - 2018-09), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02788096

[28] **Fanin N.**, Kardol P., Wardle D. A. (2018). *Effects of plant diversity loss across contrasting ecosystems.* Presented at: Séminaire, Cestas, France (2018-04 - 2018-04), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02785175

[27] Hättenschwiler S., **Fanin N.**, Barantal S., Nahmani J., Fromin N. (2017). *Phosphorus control on soil C cycling in an Amazonian rainforest.* Presented at: Functional Ecology Conference - JEF AnaEE France, La grande Motte, France (2017-03-28 - 2017-03-30), https://hal.inrae.fr/hal-02734411

[26] Wardle D. A., **Fanin N.**, Kardol P. (2017). *Long-term drivers of aboveground-belowground linkages and ecosystem functioning.* Presented at: National University of Singapore conference, Singapour (2017-10 - 2017-10), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02785165

[25] Wardle D. A., **Fanin N.**, Kardol P. (2017). *Aboveground-belowground linkages in boreal forest: islands, biodiversity and ecosystem processes.* Presented at: Fifteen Years of the Jena Experiment: the Past, the Present and the Future, Jena, Allemagne (2017-02 - 2017-02), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02785225

[24] Wardle D. A., **Fanin N.**, Kardol P. (2017). *Biodiversity change and ecosystem processes: where to from here.* Presented at: Frontiers in Ecology - the Soil-Plant Interface, Wageningen, Pays-Bas (2017-05 - 2017-05), https://hal.inrae.fr/hal-02785226

[23] **Fanin N.**, Kardol P., Farrell M., Kempel A., Ciobanu M., Nilsson M.-C., Gundale M. J., Wardle D. A. (2017). *Biodiversity loss on ecosystem multifunctionality*. Presented at: SLU 2017, Uppsala, Suède (2017-06 - 2017-06), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02787836

[22] Wardle D. A., **Fanin N.**, Kardol P. (2017). *Long-term drivers of aboveground-belowground linkages and ecosystem functioning.* Presented at: University of Costa Rica conference, Costa Rica (2017-08 - 2017-08), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02785453

[21] Kardol P., **Fanin N.**, Wardle D. A. (2017). *Long term impacts of species loss on biomass and stability depend on environmental context.* Presented at: Annual Meeting Ecological Society of America. ESA 2017, Portland, États-Unis (2017-08-06 - 2017-08-11), https://hal.inrae.fr/hal-02733611

[20] Wardle D. A., **Fanin N.**, Kardol P. (2017). *Long-term drivers of aboveground-belowground linkages and ecosystem functioning.* Presented at: Asia oceania geosciences society conference, Singapour (2017-08 - 2017-08), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02785227

[19] Bertrand I., **Fanin N.**, Moorhead D. (2017). *Eco-enzymatic stoichiometry of soil microbial biomass during litter decomposition along a land use gradient: Impact of litter quality.* Presented at: 3. Imbalance-P Annual Meeting, Paris, France (2017-02-01 - 2017-02-03), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-01606286

[18] Wardle D. A., **Fanin N.**, Kardol P. (2017). *Biodiversity loss on ecosystem functioning*. Presented at: Pontifica Universidad Catolica de Chile conference, Chili (2017-12 - 2017-12), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02785167

[17] Wardle D. A., **Fanin N.**, Kardol P. (2017). *Unequal contributions of coexisting species to ecosystem functioning: what we can learn from natural ecosystems.* Presented at: Annual Meeting Ecological Society of America. ESA 2017, Portland, États-Unis (2017-08-06 - 2017-08-11), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02733612

[16] **Fanin N.**, Moorhead D., Bertrand I. (2016). *Linking eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors to contrasting decomposer communities reveal differential C, N, P dynamics along a land-use gradient.* Presented at: EcoSummit 2016. Ecological Sustainability: Engineering Change, Montpellier, France (2016-08-29 - 2016-09-01), https://hal.inrae.fr/hal-02739528

[15] **Fanin N.**, Gundale M. J., Farrell M., Ciobanu M., Baldock J. A., Nilsson M.-C., Kardol P., Wardle D. A. (2016). *Biodiversity loss on ecosystem multifunctionality.* Presented at: SLU 2016, Umea, Suède (2016-11 - 2016-11), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02797261

[14] Sauvadet M., Chauvat M., **Fanin N.**, Coulibaly S., Bertrand I. (2016). *Disentangling the effects of litter quantity and quality on soil biota structure and functioning: application to a cultivated soil in Northern France.* Presented at: 5. International EcoSummit: Ecological Sustainability: Engineering Change, Montpellier, France (2016-08-29 - 2016-09-01), https://hal.inrae.fr/hal-02739371, OA

[13] Schneider A., Gommeaux M., Duclercq J., **Fanin N.**, Ponthieu M., Cancès B., Morvan X., Alahmad A., Philippe É., Lacoux J. et al. (2015). *Relations entre diversité microbienne et contamination métallique dans des sols industriels.* Presented at: Les Journées Condorcet 2015, Compiègne, France (2015-09-08 - 2015-07-09), https://hal.inrae.fr/hal-04279516

[12] **Fanin N.**, Fromin N., Bertrand I. (2015). *Home field advantage during litter decomposition.* Presented at: EcoDiv, Rouen, France (2015-04 - 2015-04), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02793721

[11] Sauvadet M., Chauvat M., **Fanin N.**, Coulibaly S., Bertrand I. (2015). *Disentangling the effects of litter quality and quantity on soil biota structure and functioning.* Presented at: Traits Ecologiques et Biologiques des organismes des Sols, Rouen, France (2015-10-05 - 2015-10-06), https://hal.inrae.fr/hal-02740154

[10] **Fanin N.**, Bertrand I. (2015). *Carbon, nitrogen and phosphorus coupling in soils.* Presented at: Journée CEFE, Montpellier, France (2015-05 - 2015-05), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02793717

[9] **Fanin N.**, Bertrand I. (2014). *Relative contribution of soil microbial communities during litter decomposition along a land-use gradient.* Presented at: Eco&Sol, Montpellier, France (2014-06 - 2014-06), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02793706

[8] **Fanin N.**, Bertrand I. (2014). *Functional abilities of soil microbial communities along a land-use gradient.* Presented at: AgroParisTech, Grignon, France (2014-10 - 2014-10), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02793708

[7] Hättenschwiler S., **Fanin N.**, Nahmani J., Schimann H., Fromin N. (2014). *Linking P and C cycling in the decomposer system of an Amazonian rainforest.* Presented at: 5. International Symposium Phosphorus in Soils and Plants, Montpellier, France (2014-08-26 - 2014-08-29), https://hal.inrae.fr/hal-02739393

[6] **Fanin N.**, Fromin N., Bertrand I. (2014). *Does home-field advantage on litter C and N mineralization persist along a land-use gradient?.* Presented at: 2014 ESA Annual Meeting, Sacramento, États-Unis (2014-08-10 - 2014-08-15), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02739527

[5] Fromin N., **Fanin N.**, Hättenschwiler S. (2013). *Effects of decomposing tropical leaf litter of distinct quality on litter and soil microbial community.* Presented at: 11. INTECOL Congress, Ecology: Into the next 100 years, London, Royaume-Uni (2013-08-18 - 2013-08-23), https://hal.inrae.fr/hal-02745895

[4] **Fanin N.**, Fromin N., Hättenschwiler S. (2012). *Stoichiometric imbalance between decomposers communities and their resources.* Presented at: Workshop SOM, Montpellier, France (2012-09-09 - 2012-09-11), https://hal.inrae.fr/hal-02745897

[3] Hättenschwiler S., **Fanin N.**, Barantal S., Schimann H., Nahmani J., Coq S., Fromin N. (2012). *Carbon quality as a control on decomposition in tropical forests.* Presented at: 97. ESA Annual Meeting, Portland, États-Unis (2012-08-05 - 2012-08-10), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02745899

[2] **Fanin N.**, Barantal S., Fromin N., Schimann H., Hättenschwiler S. (2011). *Microbial resource limitation in tropical rainforest of variable C:N:P stoichiometry.* Presented at: 96. ESA Annual Meeting, Austin (Texas), États-Unis (2011-08-07 - 2011-08-12), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-02745900

[1] **Fanin N.**, Hättenschwiler S., Barantal S., Schimann H., Fromin N. (2010). *Litter quality and soil microbial respiration in a tropical forest of French Guiana: relationships soil-litter- microorganisms.* Presented at: Ecologie 2010 'L'érosion de la biodiversité', Montpellier, France (2010-09-02 - 2010-09-04), https://hal.inrae.fr/hal-02752623

## SEMINAIRES ONLINE

**Fanin N.** (2024). *De la diversité des arbres à celle du sol : importance pour le fonctionnement des écosystèmes forestiers.* Presented at : Biosena, Online, France (2024-01-25), conférence invitée. https://hal.inrae.fr/hal-04434331

## POSTERS

[9] Demullier E., Ogée J., Rambert-Banvillet G., Arette-Hourquet P., Zeng M., Devert N., Dong Y., Ubierna N., **Fanin N.**, Zheng C. et al. (2025). *Arbuscular mycorrhizal contribution to plant water supply.* Presented at: EGU General Assembly 2025, Vienne, Autriche (2025-04-27 - 2025-05-02), https://dx.doi.org/10.5194/egusphere-egu25-10489, https://hal.inrae.fr/hal-05045789, OA

[8] Bon L., Augusto L., Gaudry J., Bakker M. R., Lambrot C., Milin S., Trichet P., **Fanin N.** (2023). *Effects of fertilisation and understory removal on aboveground and belowground carbon stocks in wet and dry moorlands in south-western France.* Presented at : Journée des Doctorants de l'Ecole Doctorale Sciences et Environnements, Bordeaux (France), France (2023-03-06 - 2023-03-06), https://dx.doi.org/10.1126/science.1201609;[2], https://hal.inrae.fr/hal-04642984, OA

[7] Maxwell T., **Fanin N.**, Munson A., Lambrot C., Scolan L., Trichet P., Augusto L. (2021). *Tree species composition and nutrient uptake drive soil nutrient availability in a temperate podzol, even under contrasted levels of water availability.* Presented at : Annual meeting of the British Ecological Society, Liverpool, France (2021-12-12), https://hal.inrae.fr/hal-03547503, OA

[6] Jacqueton C., Akkal-Corfini N., Alavoine G., Bertrand I., Chabbert B., Clivot H., Duval J., Fanin N., Ferchaud F., Fontaine S. et al. (2021). *An Overview of litter decomposition in soils for a diversity of agronomic and pedoclimatic contexts.* Presented at : Eurosoil 2021, Genève, Suisse (2021-08-23 - 2021-08-27), https://hal.inrae.fr/hal-03508984, OA

[5] Jacqueton C., Akkal-Corfini N., Bertrand I., Chenu C., Dignac M.-F., **Fanin N.**, Fontaine S., Giacomini S., Justes E., Morvan T. et al. (2019). *Collecte et valorisation « open science » des données de décomposition des litières végétales dans les sols.* Presented at : 14èmes Rencontres de la Fertilisation raisonnée et de l'analyse" Comifer-Gemas, Dijon, France (2019-11-20 - 2019-11-21), https://hal.inrae.fr/hal-02954050

[4] Fanin N., Moorhead D., Bertrand I. (2016). *Eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors in decaying litter reveal differential C, N, P dynamics along a land-use gradient.* Presented at : 5. International EcoSummit: Ecological Sustainability: Engineering Change, Montpellier, France (2016-08-29 - 2016-09-01), https://hal.inrae.fr/hal-02740564, OA

[Poster] **Fanin N.**, Moorhead D., Bertrand I. (2016). *Eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors reveal differential C, N, P dynamics in decaying litter along a land-use gradient.* Presented at : Organic Phosphorus Workshop 2016, Lake District, Royaume-Uni (2016-09-05 - 2016-09-09), https://hal.inrae.fr/hal-02739469

[3] Schneider A., Gommeaux M., Duclercq J., **Fanin N.**, Ponthieu M., Cancès B., Morvan X., Alahmad A., Philippe É., Lacoux J. et al. (2015). *Relations entre diversité microbienne et contamination métallique dans des sols industriels.* Presented at : Les Journées Condorcet 2015, Compiègne, France (2015-09-08 - 2015-09-09), https://hal.inrae.fr/hal-02796141, OA

[2] **Fanin N.**, Fromin N., Bertrand I. (2014). *Do microbial communities matter for litter mineralization along a land-use gradient?.* Presented at : 1. Global Soil Biodiversity Initiative Conference (GSBI), Dijon, France (2014-12-02 - 2014-12-05), https://hal.inrae.fr/hal-02793702

[1] **Fanin N.**, Bertrand I. (2014). *Eco-enzymatic stoichiometry in a land-use gradient.* Presented at : 5. International Symposium Phosphorus in Soils and Plants, Montpellier, France (2014-08-26 - 2014-08-29), https://hal.inrae.fr/hal-02793701

## DECLARATIONS D'INVENTION

[1] **Fanin N.** & Milin S. (2025). Mesure des activités enzymatiques hydrolytiques à haut débit par fluorimétrie. Déclaration d'invention et de résultats valorisables (DIRV), n° DI-RV-25-0088, ISPA, Centre INRAE Nouvelle Aquitaine Bordeaux, départements ECODIV et AGROECOSYSTEM, copropriétaires INRAE et Bordeaux Sciences Agro, domaine d'innovation : Sols.

# Science ouverte

Mon activité s'inscrit de plus en plus dans une démarche de science ouverte, fondée sur la réutilisation des données scientifiques, la mise à disposition des ressources associées aux publications comme les scripts, ainsi que la participation à des infrastructures et réseaux internationaux de données. Cette démarche se traduit notamment par le dépôt de **près d'une vingtaine de jeux de données** et de **codes** dans des **entrepôts ouverts** tels que *Recherche Data Gouv*, *Dryad*, *Figshare* et *Zenodo*, par des contributions à des **bases de données** internationales et par une implication actie dans plusieurs **initiatives collaboratives** et **participatives**. Bien que cette production puisse encore évoluer vers davantage d'**Open Access**, notamment par une augmentation progressive des publications en accès ouvert, **environ une de mes publications sur quatre** est actuellement disponible en **Open Access**.

**DATASETS**

[17] Jensen J., Blondeel H., MacLaren C., Ahmed I. U., Augusto L., Baeten L., Bakker M. R., Bauhus J., Baum C., Beyer F., Brancalion P., Bönisch E., Castro Sánchez-Bermejo P., Dietrich P., Eisenhauer N., **Fanin N.**, Felton A., Ferlian O., Fransson P., Fritsch E., Glynn C., Godbold D. L., Guillemot J., Haider S., Hajek P., Jactel H., Mereu S., Meredieu C., Muys B., Nordh N.-E., Ponette Q., Rewald B., Robin A., Saito D., Sandén H., Scherer-Lorenzen M., Serrano-Léon H., Steinparzer M., Verheyen K., Werner R., Yi H., Weih M. (2026). Data from: Tree species diversity drives above-ground carbon sequestration through light-related trait shifts. Figshare, https://doi.org/10.6084/m9.figshare.31026004

[16] **Bourdin A.**, Augusto L., Joly F.-X., Bres C., Chahine T., Guillemot J., Hajek P., Jactel H., Jensen J., Mereu S., Muys B., Ponette Q., Sandén H., Parker W. C., Paquette A., Messier C., Robin A., Scherer-Lorenzen M., Serrano-León H., Weih M., Castagneyrol B., Bakker M. R., **Fanin N**. (2025). Context dependency of tree diversity effects on standardized substrates decomposition: role of tree functional composition, mycorrhizal type and climatic conditions. Recherche Data Gouv, V1, https://doi.org/10.57745/OQHO2D, UNF:6:ucf5622sbi7hifolj726Xg==

[15] Dommanget F., Forey E., Chauvat M., Erktan A., Danies L., Chesseron C., **Fanin N**. (2024). Data set for 'Asian knotweed's impacts on soil chemistry and enzyme activities are context-dependent'. Recherche Data Gouv, V1, https://doi.org/10.57745/G7E2W1, UNF:6:Typibk1too00b9XkquDPmQ==

[14] **Fanin N.**, Asplund J., Gundale M. J., Kardol P., Nilsson M.-C., Wardle D. A. (2024). Effects of boreal ground layer shrubs and bryophytes on the diversity, biomass and composition of lichen communities across contrasting ecosystems. Recherche Data Gouv, V2, https://doi.org/10.57745/L8JRDH, UNF:6:BJt6tNscu6V1VMlLmX59/A

[13] Hu Z., Delgado-Baquerizo M., **Fanin N.**, Chen X., Zhou Y., Du G., Hu F., Jiang L., Hu S., Liu M. (2024). Data from: Nutrient-induced acidification modulates soil biodiversity-function relationships. Figshare, V1, https://doi.org/10.6084/m9.figshare.25460410.v1

[12] Lin D., Shen R., Lin J., Zhu G., Yang Y., **Fanin N.** (2024). Data from: Relationships between rhizosphere microbial communities, soil abiotic properties and root trait variation within a pine species. Dryad, https://doi.org/10.5061/dryad.0zpc8672s

[11] Sarneel J., Hefting M., Sandén T., van den Hoogen J., Routh D., Adhikari B., Alatalo J. M., Aleksanyan A., Althuizen I. H. J., Atkins J. W., Augusto L., Aurela M., ... **Fanin N**. ... Keuskamp J. A. (2024). Global TBI data of woven bags, incubated 45-135 days under ambient conditions. Zenodo, https://doi.org/10.5281/zenodo.10514225

[10] Li B., Li Y., Fanin N., Veen G. F., Han X., Du X., Li Y., Sun Y., Li Q. (2023). Data from: Stoichiometric imbalances between soil microorganisms and their resources regulate litter decomposition. Figshare, https://doi.org/10.6084/m9.figshare.24182163

[9] Bourget M., **Fanin N**., Fromin N., Hättenschwiler S., Roumet C., Shihan A., Huys R., Sauvadet M., Freschet G. (2023). Plant litter chemistry drives long-lasting changes in the catabolic capacities of soil microbial communities. Dryad, https://doi.org/10.5061/dryad.0p2ngf25m

[8] **Maxwell T. L.**, **Fanin N.**, Parker, Bakker, Belleau, Meredieu, Augusto, Munson (2022). Raw data and associated scripts of a study dedicated to the effect of tree diversity and water availability on nutrient use efficiency in forests. Recherche Data Gouv, V2, https://doi.org/10.15454/FWC5LP, UNF:6:T9bxX2g+R5M2KfXaHEYAYg

[7] **Maxwell T. L.**, Augusto L., Tian Y., Wanek W., **Fanin N**. (2022). Data and code from 'Water availability is a stronger driver of soil microbial processing of organic nitrogen than tree species composition'. Zenodo, https://doi.org/10.5281/zenodo.7025493

[6] **Maxwell T. L.**, Augusto L., Tian Y., Wanek W., **Fanin N**. (2022). Data and code from 'Water availability is a stronger driver of soil microbial processing of organic nitrogen than tree species composition'. Zenodo, https://doi.org/10.5281/zenodo.7025492

[5] C., Wardle D., Lindahl B., Sundqvist M., Gundale M., **Fanin N.**, Kardol P. (2021). Root traits and soil microorganisms as drivers of plant-soil feedbacks within the sub-arctic tundra meadow. Dryad, https://doi.org/10.5061/dryad.r7sqv9sbn

[4] Lin D., Yang G., Dou P., Qian S., Zhao L., Yang Y., **Fanin N**. (2020). Data from: Microplastics negatively affect soil fauna but stimulate microbial activity: insights from a field-based microplastic addition experiment. Dryad, https://doi.org/10.5061/dryad.1zcrjdfpw

[3] Wardle D., Gundale M., Kardol P., Nilsson Hegethorn M.-C., **Fanin N**. (2019). Impact of plant functional group and species removals on soil and plant nitrogen and phosphorus across a retrogressive chronosequence. Dryad, https://doi.org/10.5061/dryad.mr36sp2

[2] **Fanin N.**, Kardol P., Farrell M., Kempel A., Ciobanu M., Nilsson M.-C., Gundale M. J., Wardle D. A. (2019). Effects of plant functional group removal on structure and function of soil communities across contrasting ecosystems. Recherche Data Gouv, V1, https://doi.org/10.15454/Q4BUTZ, UNF:6:LvJIJI1mXQHxWczIFeI9ng

[1] **Fanin N.**, Gundale M. J., Farrell M., Ciobanu M., Baldock J. A., Nilsson M.-C., Kardol P., Wardle D. A. Consistent effects of biodiversity loss on multifunctionality across contrasting ecosystems. Figshare, https://figshare.com/s/2cecc28232be7505a493

**DATABASE ONLINE**

[3] van Galen L., Smith G. R., Margenot A. J., Waldrop M. P., Crowther T. W., Peay K. G., Jackson R. B., Yu K., Abrahão A., Ahmed T. A., Alatalo J. M., Anslan S., Anthony M. A., Araujo A. S. F., Ascher-Jenull J., Bach E. M., Bahram M., Baker C. C. M., Baldrian P., Bardgett R. D., Barrios-Garcia M. N., Bastida F., Beggi F., Benning L. G., Bragazza L., Broadbent A. A. D., Cano-Díaz C., Cates A. M., Cerri C. E. P., Cesarz S., Chen B., Classen A. T., Dahl M. B., Delgado-Baquerizo M., Eisenhauer N., Evgrafova S. Y., **Fanin N.**, Fornasier F., Francisco R., Franco A. L. C., Frey S. D., Fritze H., García C., García-Palacios P., Gómez-Brandón M., Gonzalez-Polo M., Gozalo B., Griffiths R., Guerra C., Hallama M., Hiiesalu I., Hossain M. Z., Hu Y., Insam H., Jassey V. E. J., Jiang L., Kandeler E., Kohout P., Kõljalg U., Krashevska V., Li X., Lu J.-Z., Lu X., Luo S., Lutz S., Mackie-Haas K. A., Maestre F. T., Malmivaara-Lämsä M., Mangelsdorf K., Manjarrez M., Marhan S., Martin A., Mason K. E., Mayor J., McCulley R. L., Moora M., Morais P. V., Muñoz-Rojas M., Murugan R., Nottingham A. T., Ochoa V., Ochoa-Hueso R., Oja J., Olsson P. A., Öpik M., Ostle N., Peltoniemi K., Pennanen T., Pescador D. S., Png G. K., Poll C., Põlme S., Potapov A. M., Priemé A., Pritchard W., Puissant J., Rocha S. M. B., Rosinger C., Ruess L., Sayer E. J., Scheu S., Sinsabaugh R. L., Slaughter L. C., Soudzilovskaia N. A., Sousa J. P., Stanish L., Sugiyama S., Tedersoo L., Trivedi P., Vahter T., Voriskova J., Wagner D., Wang C., Wardle D. A., Whitaker J., Yang Y., Zhong Z., Zhu K., Ziolkowski L. A., Zobel M. & van den Hoogen J. (2025). A global database of soil microbial phospholipid fatty acids and enzyme activities. *Scientific Data*, 12 (1), 1568, https://dx.doi.org/10.1038/s41597-025-05759-2, https://hal.inrae.fr/hal-05293951

[2] Sarneel J. M., Hefting M. M., Sandén T., van den Hoogen J., Routh D., Adhikari B. S., Alatalo J. M., Aleksanyan A., Althuizen I. H. J., Alsafran M. H. S. A., Atkins J. W., Augusto L., Aurela M., Azarov A. V., Barrio I. C., Beier C., Bejarano M. D., Benham S. E., Berg B., Bezler N. V., Björnsdóttir K., Bolinder M. A., Carbognani M., Cazzolla Gatti R., Chelli S., Chistotin M. V., Christiansen C. T., Courtois P., Crowther T. W., Dechoum M. S., Djukic I., Duddigan S., Egerton-

Warburton L. M., **Fanin N.**, Fantappiè M., Fares S., Fernandes G. W., Filippova N. V., Fliessbach A., Fuentes D., Godoy R., Grünwald T., Guzmán G., Hawes J. E., He Y., Hero J.-M., Hess L. L., Hogendoorn K., Høye T. T., Jans W. W. P., Jónsdóttir I. S., Keller S., Kepfer-Rojas S., Kuz'menko N. N., Larsen K. S., Laudon H., Lembrechts J. J., Li J., Limousin J.-M., Lukin S. M., Marques R., Marín C., McDaniel M. D., Meek Q., Merzlaya G. E., Michelsen A., Montagnani L., Mueller P., Murugan R., Myers-Smith I. H., Nolte S., Ochoa-Hueso R., Okafor B. N., Okorkov V. V., Onipchenko V. G., Orozco M. C., Parkhurst T., Peres C. A., Petit Bon M., Petraglia A., Pingel M., Rebmann C., Scheffers B. R., Schmidt I., Scholes M. C., Sheffer E., Shevtsova L. K., Smith S. W., Sofo A., Stevenson P. R., Strouhalová B., Sundsdal A., Sühs R. B., Tamene G., Thomas H. J. D., Tolunay D., Tomaselli M., Tresch S., Tucker D. L., Ulyshen M. D., Valdecantos A., Vandvik V., Vanguelova E. I., Verheyen K., Wang X., Yahdjian L., Yumashev X. S., Keuskamp J. A. (2024). Tea Bag Index (TBI): global database of litter decomposition data. Contribution through the TeaTime4Science project. Associated publication: Reading tea leaves worldwide: Decoupled drivers of initial litter decomposition mass-loss rate and stabilization. Ecology Letters, 27 (5), e14415, https://doi.org/10.1111/ele.14415. Database: https://www.teatime4science.org/; associated dataset: https://doi.org/10.5281/zenodo.10514225

[1] Iversen, C. M., McCormack, M. L., Baer, J. K., Powell, A. S., Chen, W., Collins, C., Fan, Y., **Fanin, N.**, Freschet, G. T., Guo, D., Hogan, J. A., Kou, L., Laughlin, D. C., Lavely, E., Liese, R., Lin, D., Meier, I. C., Montagnoli, A., Roumet, C., See, C. R., Soper, F., Terzaghi, M., Valverde-Barrantes, O. J., Wang, C., Wright, S. J., Wurzburger, N., & Zadworny, M. (2021). . Fine-Root Ecology Database (FRED): A Global Collection of Root Trait Data with Coincident Site, Vegetation, Edaphic, and Climatic Data, Version 3. Oak Ridge National Laboratory. https://doi.org/10.25581/ornlsfa.014/1459186

[1] Iversen, C. M., McCormack, M. L., Baer, J. K., Powell, A. S., Chen, W., Collins, C., Fan, Y., **Fanin, N.**, Freschet, G. T., Guo, D., Hogan, J. A., Kou, L., Laughlin, D. C., Lavely, E., Liese, R., Lin, D., Meier, I. C., Montagnoli, A., Roumet, C., See, C. R., Soper, F., Terzaghi, M., Valverde-Barrantes, O. J., Wang, C., Wright, S. J., Wurzburger, N., & Zadworny, M. (2021). . Fine-Root Ecology Database (FRED): A Global Collection of Root Trait Data with Coincident Site, Vegetation, Edaphic, and Climatic Data, Version 3. Oak Ridge National Laboratory. https://doi.org/10.25581/ornlsfa.014/1459186

**DEPOTS DE DONNEES DE SEQUENCAGE**

[6] **Li B.**, Fu M., Jin G., Song F., Liu Z., **Fanin N.** (2026). Balancing deterministic and stochastic assembly during needle aging shapes phyllosphere microbial community complexity and stability. Genome Sequence Archive (GSA), accession CRA029486, https://ngdc.cncb.ac.cn/gsa/browse/CRA029486

[5] **Li B.**, Cao Y., Jin G., Niinemets Ü., Liu Z., **Fanin N.** (2026). Scaling of phyllosphere epiphyllous bacterial diversity with tree size across temperate forests. National Microbiology Data Center (NMDC), accession NMDC10019954, https://nmdc.cn/resource/genome/10019954

[4] **Li B.**, Li Y., **Fanin N.**, Veen G. F., Han X., Du X., Li Y., Sun Y., Li Q. (2023). Stoichiometric imbalances between soil microorganisms and their resources regulate litter decomposition. National Microbiology Data Center (NMDC), accession NMDC10018273, https://nmdc.cn/resource/genome/10018273

[3] Lin D., Shen R., Lin J., Zhu G., Yang G., **Fanin N.** (2024). Relationships between rhizosphere microbial communities, soil abiotic properties and root trait variation within a pine species. NCBI BioProject, accession PRJNA905526, https://www.ncbi.nlm.nih.gov/bioproject/PRJNA905526

[2] **Fanin N.**, Clemmensen K. E., Lindahl B. D., Gundale M. J., Nilsson M.-C., Farrell M., Kardol P., Wardle D. A. (2022). Ericoid shrubs shape fungal communities and suppress organic matter decomposition in boreal forests. NCBI Sequence Read Archive (SRA), accession SRP125544, https://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra/SRP125544

[1] **Fanin N.**, Asplund J., Gundale M. J., Kardol P., Nilsson M.-C., Wardle D. A. (2025). Effects of boreal ground layer shrubs and bryophytes on the diversity, biomass and composition of lichen communities across contrasting ecosystems. NCBI Sequence Read Archive (SRA), accession SRP125544, https://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra/SRP125544

## CONTRIBUTIONS A DES INITIATIVES RESEAUX PARTICIPATIFS

[6] **Fanin N**. (2026). Member and contributor, Open Traits Network (OTN),

[5] Contributor to the BugNet Network. Kempel A., Adamidis G. C., Anadón J. D., Atkinson J., Auge H., Avtzis D., Bachelot B., Bashirzadeh M., Bota J. L., Classen A., Constantinou I., Crawley M., de Bellis T., Dostal P., Ebeling A., Eisenhauer N., Eldridge D. J., Encina G., Estrada C., Everingham S., **Fanin N.**, Feng Y., Gaspar M., Gooriah L., Graff P., Gusmán Montalván E., Gusmán Montalván P., Hartke T. R., Huang L., Jochum M., Kaljund K., Karmiris I., Koorem K., Korell L., Laine A.-L., le Provost G., Lessard J.-P., Liu M., Liu X., Liu Y., Llancabure J., Loïez S., Loydi A., Marrero H., Gockel S., Montoya A., Münzbergová Z., Niu Y., Ott D., Oyarzabal M., Panitsa M., Papatheodorou E., Piper F. I., Püssa K., Rand K., Saiz H., Sanders N. J., Schädler M., Scherber C., Semchenko M., Sepp S.-K., Shah M. A., Shaheen I., Stein C., Stewart J., Tang Z., Tschan G., van Nouhuys S., Vandegehuchte M. L., Vernon M., Sonali V. R., Wang J., Xiao Y., Xystrakis F., Yang J., Yang S., Zografou K. & Allan E. (2025). The Bug-Network (BugNet): A Global Experimental Network Testing the Effects of Invertebrate Herbivores and Fungal Pathogens on Plant Communities and Ecosystem Function in Open Ecosystems. Ecology and Evolution, 15 (10), e72111, https://doi.org/10.1002/ece3.72111

[4] **Fanin N**. (2024). Contributor to the TeaTime4Science - Tea Bag Index (TBI) global initiative on litter decomposition. Initiative: https://www.teatime4science.org/

[3] **Fanin N**. (2022). Member and contributor, GEO BON (Group on Earth Observations Biodiversity Observation Network), notably SOIL BON, https://members.geobon.org/pages/soil-bon

[2] Contributor to the initiative of crowdsourced Science. Graham E. B., Averill C., Bond-Lamberty B., Knelman J. E., Krause S., Peralta A. L., Shade A., Smith A. P., Cheng S. J., **Fanin N.**, Freund C., Garcia P. E., Gibbons S. M., Van Goethem M. W., Guebila M. B., Kemppinen J., Nowicki R. J., Pausas J. G., Reed S. P., Rocca J., Sengupta A., Sihi D., Simonin M., Słowiński M., Spawn S. A., Sutherland I., Tonkin J. D., Wisnoski N. I., Zipper S. C. & Contributor Consortium (2021). Toward a Generalizable Framework of Disturbance Ecology Through Crowdsourced Science. Frontiers in Ecology and Evolution, 9, 588940, https://doi.org/10.3389/fevo.2021.588940

[1] Lin D., & **Fanin N**. (2019). Contributor to the TRY Plant Trait Database, through the dataset Fern Traits in Subtropical Forest (TRY Dataset ID 734). Database: https://www.try-db.org/TryWeb/Data.php

## EXPERTISES SCIENTIFIQUES

[2] Expertise scientifique collective (ESCo) sur la diversification des forêts de France hexagonale et de Corse: Effets écologiques et facteurs socio-économiques et techniques, *en cours* (2025-2026).

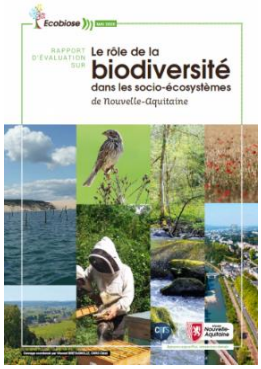
[1] Deuffic, P., Jactel, H., Bretagnolle, V., Barbaro, L. L., Bonnet, X., Bost, C.-A., Bouchon, D., Brahic, E., Carter, C., Castagneyrol, B., Clause, J., Conchon, P., Ducousso, A., Duncan, P., Eraud, C., **Fanin, N.**, Giffard, B., van Halder, I., Hampe, A., Lormée, H., Lourdais, O., Revers, F., Pinaud, D., Sergent, A., & Yengué, J.-L. (2020). *Biodiversité en territoires forestiers et d'activité sylvicole.* 117-167, https://hal.inrae.fr/hal-04907046




*Expertise scientifique collective (ESCo) sur la diversification des forêts de France hexagonale et de Corse : Effets écologiques et facteurs socio-économiques et techniques*

Les forêts françaises sont au carrefour de plusieurs politiques publiques en lien avec les différents services offerts par leurs écosystèmes. Cependant, leur état de santé se dégrade et de nombreuses essences majeures montrent des signes de dépérissement. Cette ESCo vise à établir une synthèse des connaissances actuelles sur la diversification des forêts françaises métropolitaines dans un contexte de réchauffement climatique et d'augmentation des risques abiotiques et biotiques.

Elle qualifiera les impacts environnementaux, techniques, sociaux et économiques de la diversification des peuplements forestiers. Elle a par ailleurs pour mission d'évaluer la résilience des forêts diversifiées aux aléas auxquels elles sont soumises et d'en tirer des enseignements en matière de gestion des risques. Enfin, elle identifiera les leviers d'action clés pour la puissance publique et les acteurs de la filière permettant de favoriser la gestion durable des forêts.



# Activités et Responsabilités Collectives

**RESPONSABILITÉS UNITE**

Depuis mon arrivée dans l'unité, mon implication s'est progressivement élargie de la conduite de projets individuels vers l'animation scientifique et le développement d'une dynamique collective. Depuis 2021, je co-pilote avec **Noémie Janot** le **Thème 1 Sol** du laboratoire ISPA, dédié aux ***déterminants de la disponibilité des éléments minéraux dans les sols***, dans une logique de structuration des échanges scientifiques et d'émergence de projets collectifs. Cette dynamique s'est également traduite par l'animation de réunions de projets avec **Cécile Brès** (réunion B2P pour '*BIONET Projects & Progress*'), visant à renforcer les interactions transversales au préalable des réunions d'équipe avec **Mark Bakker**. La prise de responsabilité future en co-leadership de l'équipe **BIONET** s'inscrit dans cette continuité, avec une volonté de ma part d'accompagner petit à petit un peu plus la dynamique collective de l'unité, de soutenir les trajectoires individuelles et de maintenir un environnement de travail collaboratif et bienveillant. Je fais par ailleurs parti du conseil scientifique de l'unité visant à Je suis par ailleurs membre du **Conseil scientifique** de l'UMR ISPA, où je contribue aux réflexions sur les orientations scientifiques et les choix collectifs de l'unité. Cette implication m'amène également à contribuer à la définition des besoins futurs de l'unité, notamment à travers la rédaction et la préparation de profils de postes. J'ai ainsi participé à la construction de plusieurs profils de chercheurs et d'ingénieurs aujourd'hui bien intégrés au collectif ISPA, et je contribue plus largement à la réflexion sur les besoins scientifiques et techniques futurs.

**RESPONSABILITÉS LABORATOIRE D'ANALYSE**

Mes responsabilités au sein de l'ISPA incluent la coordination scientifique de deux laboratoires analytiques au côté de personnels techniques (Sylvie Milin et Debora Millan-Navarro), l'un dédié respectivement à la **biochimie** et l'autre à l'analyse des **molécules organiques**. Dans ce cadre, j'ai contribué au renforcement des capacités analytiques de l'unité par l'acquisition d'équipements majeurs, tels qu'un lecteur de microplaques, un HPLC et un GC-FID (en cours). Mon implication porte également sur le développement et l'optimisation de méthodes analytiques en collaboration étroite avec les techniciens et ingénieurs, notamment pour l'analyse des **activités enzymatiques du sol**, la **micro-respiration** et la **caractérisation de molécules organiques d'origine microbienne**. Ces développements méthodologiques ont conduit à une amélioration significative des protocoles analytiques, incluant une **déclaration d'invention** validée liée à l'optimisation de mesures enzymatiques.

• Responsable scientifique de deux laboratoires analytiques à ISPA : laboratoire 'biochimie' et laboratoire 'molécules organiques'.

• Co-responsable de l'acquisition de plusieurs équipements majeurs du laboratoire : lecteur de microplaques (2019), HPLC (2022) et GC-FID (en cours, demi-financement acquis).

• Pilotage du développement et de la mise en œuvre de méthodes analytiques à l'ISPA en lien aux techniciens et ingénieurs, incluant les activités enzymatiques hydrolytiques et oxydatives (avec un dépôt de brevet validé sur l'optimisation méthodologique voir Section. DECLARATION D'INVENTION), la micro-respiration, ainsi que le développement d'analyse de molécules organiques issues du vivant (ergostérol, chitine…) et de la nécromasse microbienne (acide muramique, N-acétyl-glucosamine).





**Labo d'extraction – Analyse HPLC.** Zone dédiée à la préparation des échantillons pour les enzymes et analyses par chromatographie liquide haute performance (HPLC), permettant la séparation, l'identification et la quantification des molécules organiques.

## RESPONSABILITÉS INSTITUTIONNELLES

• Mon activité de rapporteur pour des revues scientifiques internationales comptabilise un total de 69 expertises (voir profil Publons). Ces expertises couvrent un large spectre de revues de référence en écologie, sciences du sol et écologie microbienne, incluant des journaux généralistes à forte visibilité internationale ainsi que des revues spécialisées: *Biology and Fertility of Soils, Environmental Science and Pollution Research, Ecosystems, European Journal of Soil Biology, FEMS Microbiology Ecology, Forest Ecology and Management, Forests, Functional Ecology, Geoderma, Journal of Applied Ecology, Journal of Ecology, Molecular Ecology, Nature Communications, Nature Ecology & Evolution, New Phytologist, Oecologia, Plant and Soil, Proceedings of the National Academy of Sciences, Soil Biology and Biochemistry*.

| Revue | Notoriété (NORIA) | Discipline | Nb expertises |
|---|---|---|---|
| *Soil Biology and Biochemistry* | Excellente | Soil Science | 15 |
| *New Phytologist* | Excellente | Plant Ecology | 5 |
| *Journal of Ecology* | Excellente | Ecology | 5 |
| *Functional Ecology* | Excellente | Ecology | 5 |
| *Molecular Ecology* | Excellente | Ecology / Evolution | 3 |
| *Geoderma* | Excellente | Soil Science | 3 |
| *Forest Ecology and Management* | Excellente | Forestry / Ecology | 3 |
| *Nature Communications* | Exceptionnelle | Multidisciplinaire | 2 |
| *FEMS Microbiology Ecology* | Excellente | Microbial Ecology | 2 |
| *Plant and Soil* | Excellente | Plant–Soil Science | 2 |
| *European Journal of Soil Biology* | Correcte | Soil Ecology | 2 |
| *Journal of Applied Ecology* | Excellente | Ecology | 2 |
| *Oecologia* | Correcte | Ecology | 2 |
| *Forests* | Correcte | Forestry | 2 |
| *Nature Ecology & Evolution* | Exceptionnelle | Ecology | 1 |
| *Proceedings of the National Academy of Sciences* | Exceptionnelle | Multidisciplinaire | 1 |
| *Ecology Letters* | Exceptionnelle | Ecology | 1 |
| *Ecosystems* | Excellente | Ecology | 1 |
| *Environmental Science and Pollution Research* | Correcte | Environmental Science | 1 |
| *Canadian Journal of Forest Research* | Correcte | Forestry | 1 |
| *Soil Research* | Correcte | Soil Science | 1 |
| *Pedobiologia* | Correcte | Soil Ecology | 1 |
| *Biology and Fertility of Soils* | Excellente | Soil Science | 1 |
| *Ecology* | Excellente | Ecology | 1 |
| *Biological Reviews* | Exceptionnelle | Ecology | 1 |

**Répartition des expertises scientifiques par revue et niveau de notoriété.** Ce tableau présente les revues scientifiques pour lesquelles j'ai réalisé des activités d'expertise, classées selon le nombre d'expertises réalisées et leur niveau de notoriété scientifique (analyse NORIA). L'ensemble illustre une activité d'évaluation majoritairement concentrée sur des revues internationales de sciences du sol et écologie microbienne et quelques revues multidisciplinaires.

## EVALUATION DES PROJETS SCIENTIFIQUES

Je participe régulièrement à l'évaluation de projets de recherche pour plusieurs agences nationales et internationales. Ces activités d'expertise consistent à analyser la qualité scientifique, l'originalité, la faisabilité et l'impact potentiel des projets soumis, et participent ainsi à l'orientation des priorités de recherche internationale dans les domaines de l'écologie et des sciences du sol. J'expertise entre 1 à 3 projets par an en moyenne.

• Évaluateur de projets : Agence Nationale de la Recherche (ANR, France), Vetenskapsrådet (VR, Suède), National Science Foundation (NSF, États-Unis), Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC, Canada), Grantová agentura České republiky (GACR, République tchèque), Fonds Wetenschappelijk Onderzoek (FWO, Belgique) et European Science Foundation (ESF, international).

## RESPONSABILITES EDITORIALES

• Rédacteur associé de *Frontiers in Forests and Global Change* depuis (2018-2026, section Sols forestiers). Dans ce cadre, j'ai contribué au lancement de deux appels à publications thématiques, l'un portant sur **le couplage carbone-azote-phosphore en forêt**, et le second portant sur **la décomposition des litières et la séquestration du carbone**, qui ont donné lieu à une dizaine de publications thématiques.

## RESEAUX SCIENTIFIQUES

[4] RESMO. Animation à partir de 2027 d'un réseau national de recherche sur les matières organiques des sols, réunissant chercheurs et partenaires autour de la dynamique, de la caractérisation et du fonctionnement des matières organiques dans les sols. Participation aux échanges scientifiques sur le cycle du carbone et les interactions entre matière organique et communautés microbiennes.

[3] TreeDivNet. Membre d'un réseau international de recherche regroupant des expérimentations à long terme sur les effets de la diversité des arbres sur le fonctionnement des écosystèmes. Participation aux échanges scientifiques et aux collaborations autour des relations entre diversité végétale, fonctionnement des sols, décomposition et multifonctionnalité des écosystèmes.

[2] BugNet (Bug-Network). Contribution à un réseau expérimental international consacré à l'étude des effets des herbivores invertébrés et des agents pathogènes fongiques sur les communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes. Participation aux travaux et aux échanges scientifiques du réseau.

[1] Adhésions scientifiques passées (sur une ou plusieurs années): Ecological Society of America (ESA), British Ecological Society (BES), Société Française d'Écologie (SFE), International Association for Ecology (INTECOL), Association Française pour l'Étude des Sols (AFES).

## COMITES SCIENTIFIQUES D'EXPERTS

[5] Groupe de réflexion sur l'upscaling des traits microbiens mené par G. Freschet. Contribution à des travaux visant à intégrer les traits fonctionnels microbiens dans les approches d'écologie à grande échelle, au même titre que les traits fonctionnels des plantes.

[4] GEO BON Soil (Soil Biodiversity Observation Network). Participation aux activités scientifiques internationales consacrées à l'observation, au suivi et à l'évaluation de la biodiversité et du fonctionnement des sols à l'échelle globale. Le réseau intègre notamment des variables telles que les activités enzymatiques, la respiration microbienne, la biomasse microbienne, les traits racinaires et les PLFA.

[3] IPBES (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services). Participation à un groupe de réflexion portant sur la biodiversité et les changements environnementaux.

[2] Initiative internationale sur la multifonctionnalité des écosystèmes menée par L. Gamfedt et F. Roger, visant à mieux comprendre l'indice multifonctionnalité des écosystèmes et à réconcilier théories et observations.

[1] Participation à des groupes de réflexion consacrés à l'intégration des activités enzymatiques dans les cadres conceptuels du fonctionnement des écosystèmes et des cycles biogéochimiques. Les activités enzymatiques constituent notamment des indicateurs suivis dans les réseaux internationaux d'observation de la biodiversité.

## VULGARISATION PRESSE

Au cours de ma carrière, j'ai contribué à plusieurs dizaintes d'actions de vulgarisation scientifique visant à rendre accessibles au grand public des résultats issus de mes travaux en écologie et sciences du sol. Les exemples présentés ici correspondent aux quelques contributions médiatiques notables, incluant des articles de presse généraliste, des plateformes de diffusion scientifique et des interventions dans des médias nationaux. Au-delà de ces exemples, je participe régulièrement à des actions plus larges de médiation et de diffusion des connaissances, notamment à travers des articles de blog, des interventions lors de la Fête de la Science et d'autres événements destinés à sensibiliser différents publics aux enjeux liés à la biodiversité et au fonctionnement des écosystèmes.




**La biodiversité expliquée aux enfants et aux ados.** B. Castagneyrol & N. Fanin. Article de vulgarisation scientifique publié dans *The Conversation*, destiné au grand public, portant sur la biodiversité et ses enjeux écologiques. Ce texte propose une explication pédagogique des concepts clés liés à la biodiversité, en s'adressant en particulier aux enfants et aux adolescents. Il vise à rendre compréhensibles des notions scientifiques à travers des exemples concrets du quotidien, afin de sensibiliser aux liens entre diversité du vivant, fonctionnement des écosystèmes et enjeux environnementaux actuels. *https://theconversation.com/la-biodiversite-expliquee-aux-enfants-et-aux-ados-143923*



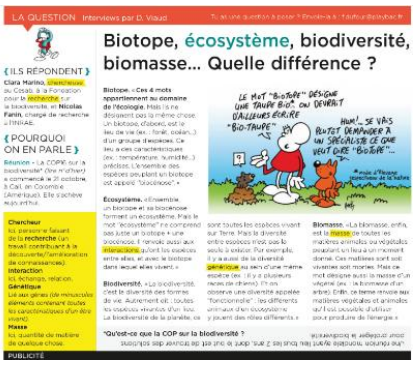

**L'écologie expliquée aux enfants et aux ados.** B. Castagneyrol & N. Fanin. Comme ci-dessus, article de vulgarisation scientifique destiné à un jeune public. Cet article propose une présentation accessible des notions fondamentales de l'écologie, en expliquant comment les organismes interagissent entre eux et avec leur environnement, ainsi que le rôle central des écosystèmes dans le fonctionnement du vivant. À travers une approche fondée sur des exemples concrets du quotidien, l'objectif est de faciliter la compréhension de concepts scientifiques parfois assez complexe et de sensibiliser les plus jeunes à l'écologie au sens large. *https://theconversation.com/lecologie-expliquee-aux-enfants-et-aux-ados-143922*




**Effets des microplastiques sur le sol.** N. Fanin. Contribution à la diffusion scientifique dans *The Guardian* consacrée aux effets des microplastiques sur les communautés microbiennes et le fonctionnement des sols. L'article présente, de manière accessible pour un large public international, les résultats de nos recherches avec L. Dunmei portant sur les impacts écologiques des pollutions plastiques sur la biodiversité du sol et les processus écosystémiques. Cette valorisation médiatique contribue à renforcer la visibilité du travail scientifique publié dans Royal Society Proceedings B. *https://www.theguardian.com/environment/2020/sep/02/microplastic-pollution-devastating-soil-species-study-finds*




**Un dispositif expérimental inédit pour scruter les effets de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes.** N. Fanin. Article de valorisation scientifique publié sur le site d'*INRAE* présentant un dispositif expérimental de long terme unique au monde, basé sur une chronoséquence de 30 îles boréales en Suède. Ce travail met en évidence les effets de la perte de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes à travers des approches expérimentales intégrant la multifonctionnalité des écosystèmes. Cette mise en avant institutionnelle contribue à diffuser auprès d'un large public les enjeux liés à la biodiversité et aux services écosystémiques, ainsi que mes résultats issus des recherches publiées dans Nature Ecology & Evolution. *https://www.inrae.fr/actualites/dispositif-experimental-inedit-scruter-effets-biodiversite-fonctionnement-ecosystemes*

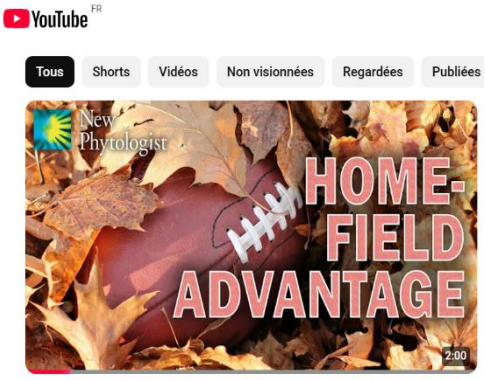



**Biotope-écosysteme-biodiversité-biomasse.** C. Marino & N. Fanin. Article de vulgarisation scientifique publié dans *Mon quotidien*, visant à expliquer les notions clés d'écologie telles que biotope, écosystème, biodiversité et biomasse. Destiné à un jeune public, cet échange participe à sensibiliser les enfants aux enjeux liés à la biodiversité et au fonctionnement des écosystèmes. *https://digital.playbacpresse.fr/article/biotope-ecosysteme-biodiversite-biomasse-quelle-difference-2024-11-01-002737*




**Moins de biodiversité, quels effets sur le long terme.** N. Fanin. Article de diffusion scientifique publié sur *Techno-Science.net* présentant les effets à long terme de la perte de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Cette contribution synthétise des résultats issus de travaux expérimentaux de long terme en Suède et vise à rendre accessibles au grand public les enjeux liés aux liens entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes sur nos travaux publiés dans *Nature*. *https://www.techno-science.net/actualite/moins-biodiversite-quels-effets-long-terme-N17436.html*

## VULGARISATION VIDEO - RADIO




**Home-field advantage de la décomposition de litière.** N. Fanin. Présentation scientifique en ligne consacrée au concept de "home-field advantage" dans la décomposition de la litière, mettant en avant les mécanismes écologiques reliant communautés microbiennes, traits des plantes et processus de décomposition. *https://www.youtube.com/watch?v=fF-V7OnvdTo*




**La perte de biodiversité influence négativement le fonctionnement des écosystèmes boréaux.** N. Fanin. Interview France Inter, La Science de l'environnement dans 'La Tête au carré' *La une de la science du lundi 28 mai 2018 | France Inter*.

# Introduction

# Contexte Scientifique

*« C'est l'arbre qui cache la forêt*. »*

** désigne quelque chose qui occulte (consciemment ou pas) d'autres choses plus importantes ou plus globales.*



La grande diversité d'espèces végétales (150 espèces par hectare sur notre site d'étude) va induire une extraordinaire diversité de substrats pour les communautés de microorganismes décomposeurs du sol. **Photo: N. Fanin**.

# 0. Introduction et Contexte Scientifique


**0. INTRODUCTION ET CONTEXTE SCIENTIFIQUE ..... 65**

0.1 LE SOL AU SEIN DES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES: GENERALITES, FLUX ET PROCESSUS. ..... 65

*0.1.1 Le sol joue un rôle prépondérant pour le fonctionnement des écosystèmes terrestres ..... 65*

*0.1.2 Le sol: un système complexe et vivant ..... 67*

*0.1.3 Les liens entre sol et plante sont à la base du fonctionnement des écosystèmes terrestres ..... 69*

*0.1.4 La décomposition des litières, un processus clé des écosystèmes terrestres ..... 69*

0.2 COUPLAGE ENTRE CYCLES BIOGEOCHIMIQUES: QUELLE EST LA PLACE DES MICROORGANISMES ..... 70

*0.2.1 Dépasser les limites des approches biogéochimiques classiques : ouvrir la boîte noire microbienne 70*

*0.2.2 Communautés microbiennes, principal verrou d'une vision intégrée du couplage entre cycles biogéochimiques au sein des écosystèmes terrestres ..... 71*

0.3 L'ESSOR DE L'ECOLOGIE MICROBIENNE POUR COMPRENDRE LE FONCTIONNEMENT DU SOL ..... 73

*0.3.1 Aux origines de l'écologie microbienne ..... 73*

*0.3.2 Révolution moléculaire et outils modernes ..... 75*

*0.3.3 Vers une 'écologie microbienne fonctionnelle' ..... 77*

0.4 POSITIONNEMENT GENERAL DU PROGRAMME DE RECHERCHE ..... 79

*0.4.1 Positionnement scientifique ..... 79*

*0.4.2 Cadre conceptuel et principaux facteurs de contrôle ..... 79*

0.5 APPROCHES ET OUTILS MOBILISES POUR L'ETUDE DES COMMUNAUTES MICROBIENNES ..... 81

*0.5.1 Approche isotopique ..... 81*

*0.5.2 Approches microscopiques ..... 81*

*0.5.3 Activités enzymatiques : investissement fonctionnel et limitations nutritives ..... 83*

*0.5.4 Capacités cataboliques : diversité métabolique et plasticité ..... 83*

*0.5.5 Biomasse microbienne : taille et dynamique du compartiment biologique ..... 83*

*0.5.6 Nécromasse microbienne dans les sols ..... 85*

*0.5.7 Diversité microbienne et guildes fonctionnelles ..... 85*

*0.5.8 Gènes fonctionnels et potentiel métabolique ..... 85*

0.5 MISE EN ŒUVRE DU PROGRAMME DE RECHERCHE : UN PARCOURS SUR PROJETS, QUELQUES EXEMPLES ..... 87

0.6 ORGANISATION DU DOCUMENT DE TRAVAIL POUR LA SYNTHESE SCIENTIFIQUE ..... 89

0.7 BIBLIOGRAPHIE DE L'INTRODUCTION ..... 90

# Introduction

# Contexte Scientifique

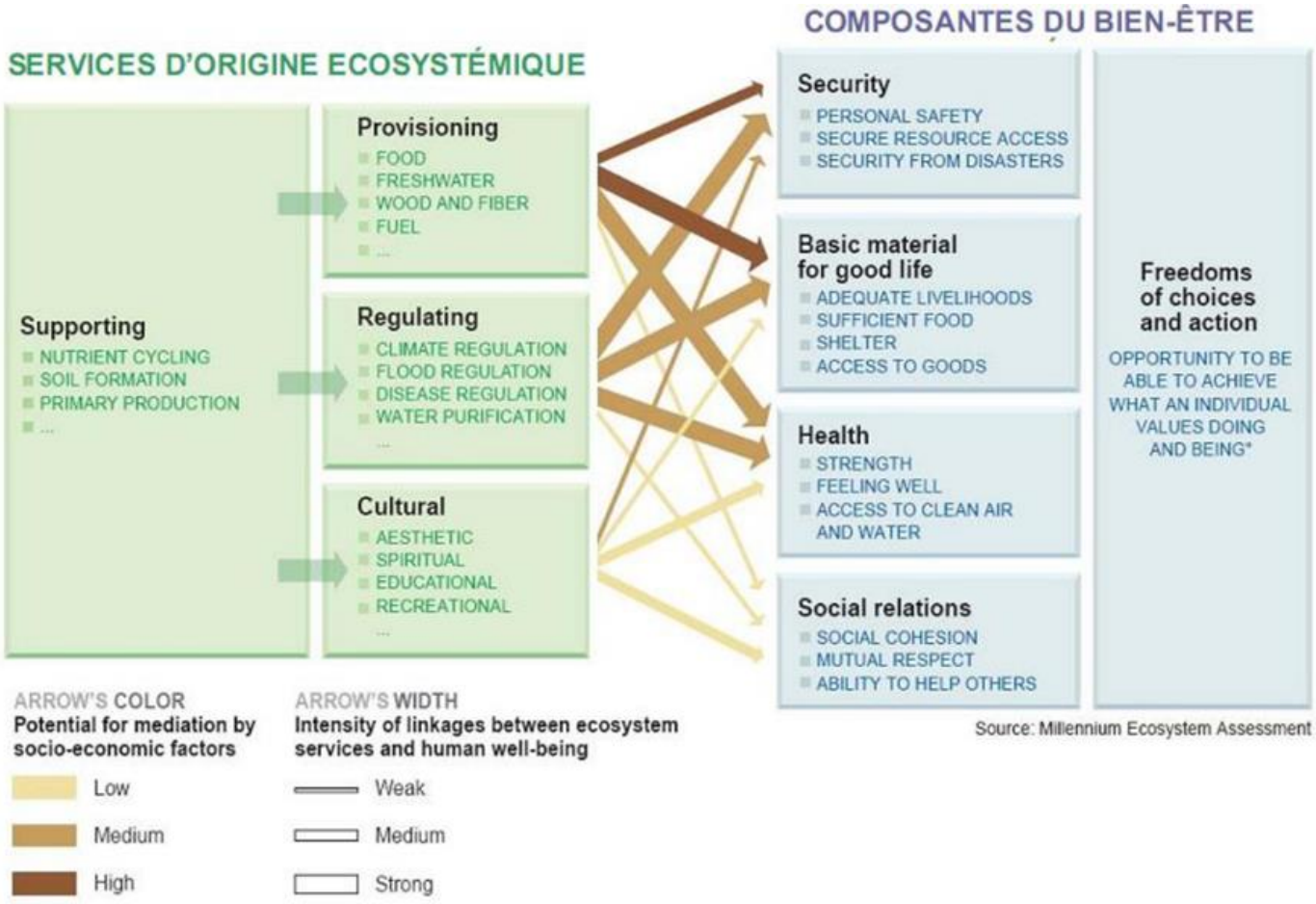



**Figure 1 - Liens entre services d'origine écosystémique et bien-être de l'Homme**. Cette figure fournit une liste non exhaustive des services fournis par les sols et les différentes composantes du bien-être qui en résultent. D'après *le Millennium Ecosystem Assessment* (2005).

# 0. Introduction et Contexte Scientifique

## 0.1 Le sol au sein des cycles biogéochimiques: généralités, flux et processus.

### 0.1.1 Le sol joue un rôle prépondérant pour le fonctionnement des écosystèmes terrestres

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 (Coleman et al., 2004 ; Gobat et al., 2010 ; Bardgett & van der Putten, 2014). C'est notamment le lieu d'innombrables **interactions biotiques** et **abiotiques** qui sont à l'origine de la réalisation d'un grand nombre de **processus** et **fonction**s qui sous-tendent aux services écosystémiques (**Figure 1**) (Angers & Caron 1998 ; Falkowski et al., 2008 ; Wall & Bardgett, 2012). Ces services résultent de la complexité des assemblages **taxonomiques** et **fonctionnels** des communautés microbiennes et de faune, ainsi que des interactions entre ces différents organismes (Coleman & Whitman, 2005; Allison & Martiny, 2008), et avec leur **milieu** (Cardinale et al., 2012). De façon non exhaustive, le sol contribue à la fourniture de services liés à:

- (i) l'**alimentation** humaine au travers de la nourriture, production végétale et l'eau,
- (ii) la **régulation** du climat au travers des échanges atmosphère-biosphère,
- (iii) la **qualité** de l'environnement en terme de purification et de pollution,
- (iv) la **santé** au travers de la régulation de maladies et des virus.
- (v) la **fertilité** *via* la dégradation de la matière organique et le recyclage des éléments minéraux,

En conséquence, un nombre croissant d'études souligne le rôle crucial des sols pour le bon fonctionnement des sociétés humaines (**Figure 1**) (Millennium Ecosystem Assessment, 2005 ; Adhikari & Hartemink, 2016). Plus spécifiquement, il a été démontré que des altérations dans l'**activité**, la **structure** et/ou la **biomasse** des microorganismes du sol pouvaient avoir des conséquences significatives sur le recyclage de la **matière organique** (MO) et la **disponibilité** des **éléments minéraux** (Allison & Martiny, 2008 ; Bardgett et al., 2008 ; Schimel & Schaeffer, 2012), avec d'importantes répercussions potentielles pour la croissance des plantes, la régulation du climat ou le stockage de carbone des sols (Wieder et al., 2015; Bradford et al., 2016). Ainsi, il devient de plus en plus impératif d'acquérir une compréhension approfondie et mécaniste du '**fonctionnement du sol**' afin de déterminer comment les communautés d'organismes du sol s'adapteront à des changements dans la qualité des ressources et/ou de l'habitat, ainsi que leurs impacts potentiels sur les **processus écosystémiques** et les **cycles biogéochimiques** dans un **environnement changeant**.

**L'objectif de mes travaux de recherche est d'étudier le rôle fonctionnel des communautés microbiennes du sol dans le but de mieux comprendre les cycles biogéochimiques au sein des écosystèmes terrestres.**

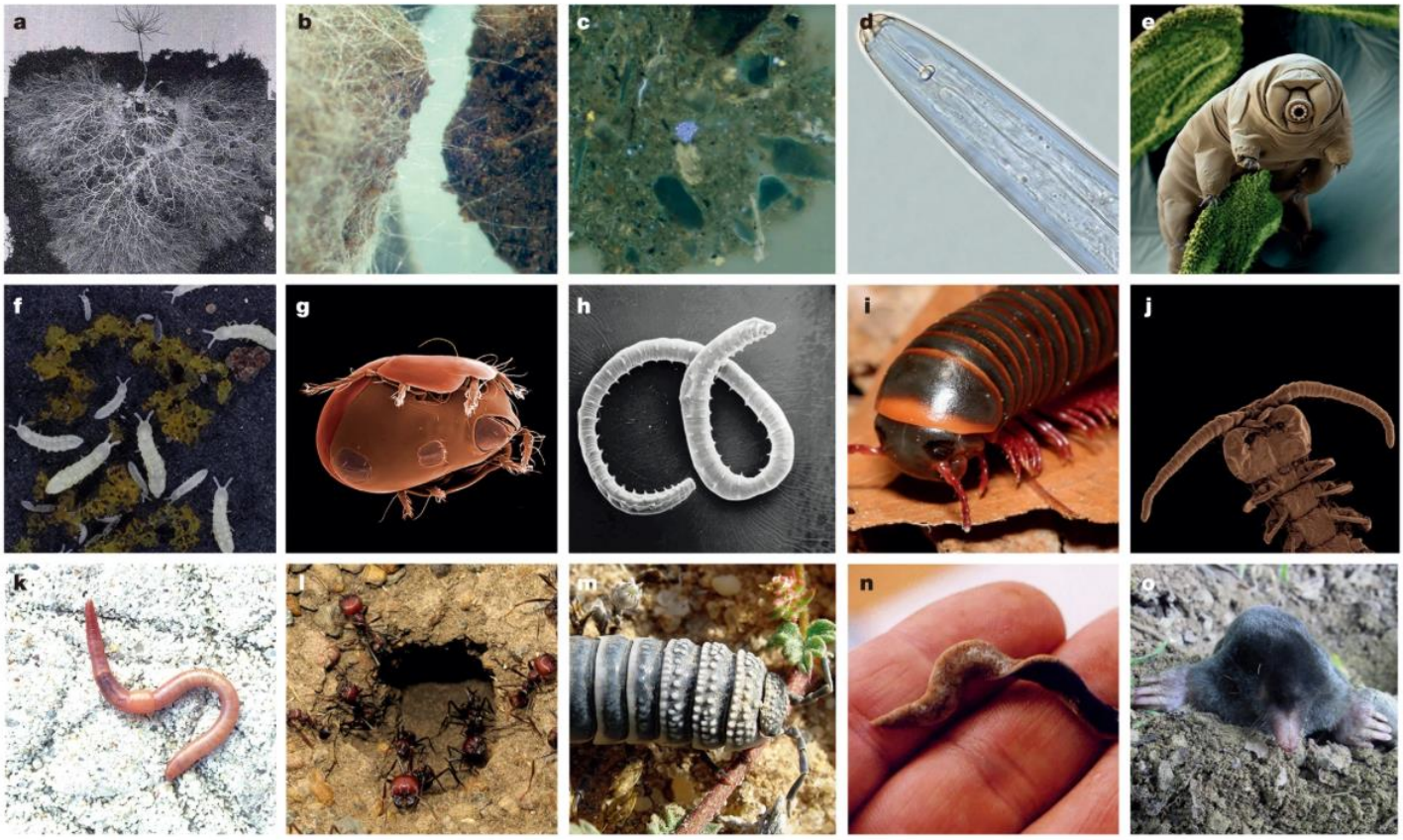


**Figure 2 - Diversité des organismes du sol.** La sélection d'organismes comprend des champignons ectomycorhiziens (**a**) et des champignons décomposeurs (**b**), des bactéries (**c**), un nématode (**d**), un tardigrade (**e**), un collembole (**f**), un acarien (**g**), un ver enchytréide (**h**), un mille-pattes diplopode (**i**), un mille-pattes chilopode (**j**), un ver de terre (**k**), des fourmis (**l**), des cloportes (**m**), un ver plat (**n**) et une taupe (**o**). Toutes les photographies proviennent de l'Atlas européen de la biodiversité des sols, avec l'aimable autorisation de A. Jones ; les crédits photographiques individuels sont les suivants : K. Ritz (**b, c**) ; H. van Wijnen (**d**) ; *Water bear in moss*, Eye of Science/Science Photo Library (**e**) ; P. Henning Krog (**f**) ; D. Walter (**g**) ; J. Römbke (**h**) ; J. Mourek (**i, j**) ; D. Cluzeau (**k**) ; Atlas européen de la biodiversité des sols, Centre commun de recherche (**l, n**) ; S. Taiti (**m**) ; et H. Atter (**o**). Cette figure est tirée de Bardget & Van der Putten (2004).

### 0.1.2 Le sol: un système complexe et vivant

Le sol est un formidable réservoir de **biodiversité microbienne** et de **faune** (**Figure 2**). De par leur abondance et leur variété de formes et de fonctions, 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 MO, expliquant environ 85-90% de la minéralisation au travers d'une large gamme d'écosystèmes (Ekschmitt et al., 2008). De manière générale, il est généralement reconnu que les **bactéries** sont associées à la minéralisation de **composés simples** et **riches** en énergie (Fierer et al., 2007) alors que les **champignons** sont souvent considérés comme les principaux décomposeurs de la matière organique (**MO) récalcitrante**, basés sur leurs capacités à dégrader des composés complexes comme la **lignine** (Tuomela et al., 2000 ; de Boer et al., 2005). Bien qu'un nombre grandissant d'études remettent en cause partiellement la classification fonctionnelle **'**bactérie vs champignon' (Strickland & Rousk, 2010 ; Malik et al., 2016 ; Crowther et al., 2013), les approches basées sur des comparaisons **inter-guildes** restent utiles afin d'avoir un proxy rapide et facilement interprétable du niveau de ressources du milieu ou du type de MO en présence (Fierer et al., 2007; Clemmensen et al., 2013). Cela étant dit, les **taxons microbiens** appartenant à ces deux '**royaumes**' ne possèdent pas tous les mêmes **capacités métaboliques** (Krause et al., 2014 ; Martiny et al., 2015), et un travail de fond à la fois sur les **concepts** et les **méthodes** reste nécessaire afin d'améliorer notre compréhension des répercussions potentielles d'un changement dans la composition des communautés sur la disponibilité des nutriments et le recyclage de la MO.

Au-delà de leur influence physique sur le sol, la **faune** exerce également un **contrôle biologique** significatif sur les communautés microbiennes par des mécanismes **trophiques** ou indirects. Par exemple, les **nématodes** bactérivores ou fongivores modulent la dynamique microbienne par **prédation**, ce qui peut stimuler la biomasse microbienne ainsi que la composition des communautés (Trap et al., 2016). De même, la **mésofaune** (acariens, collemboles) participe à la **fragmentation** des résidus organiques, augmentant la **surface** disponible pour l'activité microbienne et facilitant ainsi la décomposition de la matière organique (Wall et al., 2008 ; Bardgett & Wardle, 2010). La **macrofaune**, quant à elle, joue un rôle clé dans l'**ingénierie** des écosystèmes souterrains. Les vers de terre, en particulier, sont souvent qualifiés d'**ingénieurs** du sol car ils influencent la porosité, l'aération et la distribution de l'eau (Blanchart et al., 1997). En incorporant de la **litière organique** dans les horizons plus profonds, ils facilitent la mise en contact de la **matière organique** avec les communautés microbiennes, accélérant ainsi sa transformation et sa stabilisation potentielle sous forme de complexes organo-minéraux (Lavelle et al., 2006). Enfin, les interactions entre plantes, faune du sol et microorganismes forment un **réseau trophique** complexe, où chaque niveau influence la disponibilité des nutriments et la dynamique de la matière organique (Wardle et al., 2004 ; Bardgett & van der Putten, 2014). Comprendre ces interactions **multi-trophiques** est essentiel pour anticiper la réponse des **communautés microbiennes** face aux changements de l'usage des terres, des pratiques ou des changements globaux, également dans le but d'orienter les pratiques de **gestion durable** dans une perspective de bon fonctionnement et de gestion de la fertilité à long terme de ces sols.

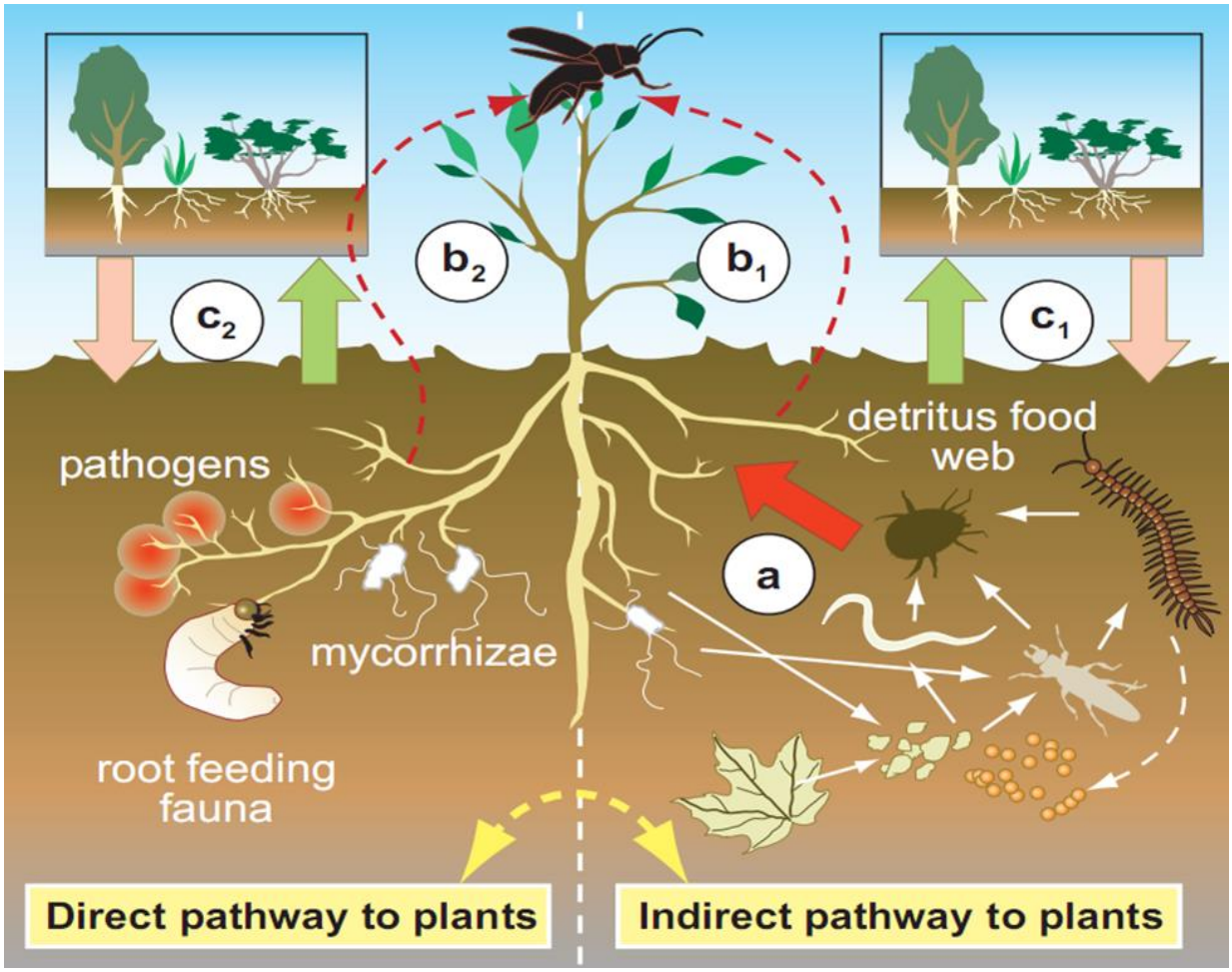



**Figure 3 - Les communautés 'aboveground' sont influencées par des conséquences directes et indirectes des réseaux trophiques souterrains.** L'activité de nutrition dans le réseau trophique des décomposeurs (flèches blanches) stimule le turnover des nutriments (large flèche rouge), (**a**) l'acquisition des nutriments par les plantes, (**$b_1$**) et la performance des plantes qui à leur tour influencent indirectement la communauté d'herbivores (flèche rouge pointillée). Les organismes du sol exercent des influencent en se nourrissant sur les racines et en formant des relations antagonistes ou mutualistes avec leurs plantes hôtes. (**$b_2$**) De telles interactions directes avec les végétaux influencent non seulement les performances des plantes hôtes mais également celles des herbivores (**$b_2$**) et potentiellement celles de leurs prédateurs. Par ailleurs, le réseau trophique du sol peut contrôler la succession dans le développement des communautés de plantes indirectement (**$c_1$**) et directement (**$c_2$**), et cette nouvelle communauté de plantes peut à son tour modifier les communautés du sol. Cette figure est tirée de Wardle et al. (2004).

### 0.1.3 Les liens entre sol et plante sont à la base du fonctionnement des écosystèmes terrestres

Depuis longtemps, le **sol** et les **plantes** ont été étudiés comme deux systèmes relativement séparés (Wardle et al., 2004). Ils 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. Cependant depuis plusieurs années, un nombre croissant d'études souligne que le **fonctionnement** du **sol** et celui de la **communauté végétale** sont **indissociables** (**Figure 3**). En particulier, les boucles de **rétroaction** (feedbacks) entre processus **aériens** et **souterrains** jouent un rôle central dans le fonctionnement des écosystèmes (van der Putten 1997; van der Putten et al., 2001; Bardgett & Wardle, 2003; Wardle et al., 2004). Parmi ces mécanismes, les végétaux influencent le sol par leurs **racines** en profondeur et au-dessus du sol par leurs **organes aériens**. En effet, les plantes interviennent aussi bien par des processus actifs grâce à leurs **parties vivantes**, que par des effets passifs de leur **nécromasse** et de leur **litière** (Gobat et al., 2010). En retour, par l'intermédiaire d'échanges intenses de **matière**, de **minéraux**, d'**eau** et d'**énergie**, les organismes du sol peuvent influencer la **composition** et la **productivité** de la communauté végétale. Selon Wardle (2013), ce lien très fort '**belowground** – **aboveground**' est à la base des réseaux **trophiques supérieurs** des écosystèmes terrestres.

### 0.1.4 La décomposition des litières, un processus clé des écosystèmes terrestres

Située à l'interface entre composante **aérienne** et **souterraine** (**Figure 3**), la **décomposition** de la MO constitue l'un des processus les plus importants pour la croissance des plantes et le maintien de la vie sur Terre. 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 de **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, qui sont les principaux **acteurs** du processus de décomposition, vont interagir entre eux et influencer la vitesse de décomposition (Hunter & Price, 1992 ; Wagg et al., 2014). Bien que certaines études aient en évidence une accélération de la décomposition à cause d'une **compétition** intense entre organismes pour la ressource limitante (Fontaine et al., 2003 ; Moorhead & Sinsabaugh, 2006), d'autres ont à l'inverse démontré une certaine **facilitation** entre organismes (de Boer et al., 2005 ; Strickland et al., 2009), où la colonisation des uns dépendait de la pré-dégradation des autres au cours de la **succession microbienne**. Bien que ces différents mécanismes ne soient pas exclusifs, l'un des enjeux principaux sera d'étudier précisément comment les espèces microbiennes interagissent entre elles et avec leurs ressources, afin de mieux comprendre et prédire **le processus de décomposition** au travers de différents types d'écosystèmes et de climat (Allison & Martiny, 2008 ; Bradford et al., 2016).

## 0.2 Couplage entre cycles biogéochimiques: quelle est la place des microorganismes

### 0.2.1 Dépasser les limites des approches biogéochimiques classiques : ouvrir la boîte noire microbienne

La compréhension des interactions entre les **cycles biogéochimiques** constitue un enjeu fondamental pour la gestion durable des écosystèmes naturels et cultivés (IPCC, 2021 ; Bonan, 2008). Les cycles du carbone, de l'eau et des éléments minéraux majeurs (comme l'azote et le phosphore), mais aussi des éléments mineurs, sont étroitement interconnectés au sein du compartiment sol (Schlesinger & Bernhardt, 2013 ; Sardans et al., 2012). L'**expérimentation** et la **modélisation multi-échelles** de ces dynamiques, depuis la parcelle jusqu'au paysage, ont permis de mieux appréhender les mécanismes de **transferts** et de **flux** d'**énergie** et de **matière**, ainsi que leurs réponses aux **perturbations climatiques** et **anthropiques** (Davidson & Janssens, 2006 ; Wieder et al., 2015). Le cycle du phosphore, en particulier, longtemps considéré comme secondaire dans les bilans globaux, est aujourd'hui reconnu comme un facteur potentiellement limitant dans de nombreux écosystèmes terrestres, qu'ils soient agricoles, agroforestiers ou forestiers (Hinsinger, 2001 ; Vitousek et al., 2010 ; Peñuelas et al., 2013). Ainsi, les approches intégrées basées sur la **stœchiométrie sol-plante** ont permis de réévaluer les **liens fonctionnels** entre les éléments dans le cadre des **interactions** entre **cycles C-N-P** (Elser et al., 2007 ; Sardans et al., 2012), mettant en évidence la nécessité de mieux comprendre les interactions entre cycles et les phénomènes de **couplage** ou de **découplage** biogéochimique.

Malgré ces avancées, les approches biogéochimiques classiques présentent encore des limites importantes. Historiquement centrées sur les compartiments abiotiques (sol, eau) et sur la biomasse végétale, elles ont longtemps relégué les **microorganismes** à une position marginale, souvent implicite. Le compartiment microbien a ainsi été considéré comme une '**boîte noire**', assimilée à un réservoir homogène dont les propriétés étaient supposées constantes à l'échelle fonctionnelle (Schimel & Schaeffer, 2012 ; Allison, 2012). Cette vision réductrice a conduit à des **simplifications méthodologiques** et **conceptuelles**. Sur le plan expérimental, les indicateurs biogéochimiques traditionnels (p.ex., concentrations élémentaires, flux gazeux, bilans apparents de nutriments, etc) peinent à isoler l'action propre des communautés microbiennes, notamment en raison de la forte variabilité spatio-temporelle des processus biologiques dans les sols (Kuzyakov & Blagodatskaya, 2015 ; Bradford et al., 2016). Sur le plan de la **modélisation**, les microorganismes sont encore fréquemment représentés comme un **compartiment unique** et **stable**, sans prise en compte explicite de leur diversité fonctionnelle, de leurs stratégies adaptatives ni des interactions biotiques qui structurent leur dynamique (Wieder et al., 2013 ; Todd-Brown et al., 2012).

Or, il est désormais clairement établi que les **capacités fonctionnelles** des communautés microbiennes, définies par leur **composition fonctionnelle**, leurs **traits physiologiques**, leurs **potentiels enzymatiques** et leurs **interactions trophiques**, jouent un rôle central dans la régulation des flux élémentaires (Falkowski et al., 2008 ; Krause et al., 2014 ; Malik et al., 2020). Les microorganismes constituent ainsi des acteurs majeurs de la **minéralisation des nutriments**, de la **décomposition des litières** et de la **formation de la MO** stable du sol (Cotrufo et al., 2013 ; Liang et al., 2017 ; Schimel & Schaeffer, 2012).

Par ailleurs, leur activité conditionne directement la dynamique des cycles C-N-P en influençant la **vitesse** de **transformation** des **substrats**, les pertes par **respiration** ou **lixiviation**, ainsi que les **rétroactions** avec la végétation (van der Heijden et al., 2008 ; Wieder et al., 2015). Ainsi, dépasser les limites des approches biogéochimiques classiques implique d'ouvrir explicitement la 'boîte noire' microbienne, en intégrant la **diversité fonctionnelle** et les **stratégies écologiques** des communautés. Cette transition conceptuelle constitue un préalable indispensable à une compréhension mécaniste et prédictive du fonctionnement des sols forestiers sous contraintes environnementales croissantes.

### 0.2.2 Communautés microbiennes, principal verrou d'une vision intégrée du couplage entre cycles biogéochimiques au sein des écosystèmes terrestres

Les travaux récents convergent vers l'idée que les communautés microbiennes ne constituent pas un simple compartiment de transformation passif, mais un **déterminant majeur** des **interactions** entre cycles biogéochimiques (Falkowski et al., 2008 ; Schimel & Schaeffer, 2012 ; Krause et al., 2014). En fonction de leur **composition**, de leur **organisation fonctionnelle** et de leurs **stratégies métaboliques**, elles peuvent moduler la disponibilité des nutriments par des mécanismes d'immobilisation, de compétition, de production enzymatique ou de relargage minéral (Allison & Martiny, 2008 ; Sinsabaugh et al., 2008 ; Manzoni et al., 2012). Ces mécanismes peuvent conduire à des situations de **découplage** entre cycles élémentaires. Par exemple, dans certains écosystèmes forestiers matures, le phosphore total peut être présent en quantité significative tout en demeurant **biologiquement indisponible** lorsque les communautés microbiennes ne produisent pas les enzymes nécessaires à sa mobilisation (Vitousek et al., 2010 ; Nannipieri et al., 2012 ; Peñuelas et al., 2013). La **limitation nutritive** ne dépend donc pas uniquement des stocks abiotiques mesurés, mais aussi de la **capacité biologique** des microorganismes à accéder aux ressources, à les transformer et à les redistribuer au sein du système (Sardans et al., 2012 ; Elser et al., 2007).

Cette perspective remet en question une vision strictement 'chimique' ou 'compartimentale' des limitations en nutriments. Elle implique que la dynamique des cycles C-N-P soit envisagée comme le résultat de processus **écologiquement médiés**, dépendants des **traits fonctionnels**, des **stratégies d'acquisition** des **ressources** et de la **plasticité** des communautés microbiennes (Allison, 2012 ; Malik et al., 2020 ; Wieder et al., 2015). Autrement dit, les cycles biogéochimiques ne sont pas uniquement couplés par des flux physiques ou chimiques, mais par l'organisation et le fonctionnement des réseaux biologiques qui les sous-tendent (Faust & Raes, 2012 ; Banerjee et al., 2018). Dans ce cadre, **le principal verrou scientifique réside dans notre capacité à caractériser, comparer et prédire les réponses fonctionnelles des communautés microbiennes aux variations de ressources, de climat et de contraintes environnementales**. C'est précisément à cette interface entre écologie et biogéochimie que se situe l'apport de '**l'écologie microbienne fonctionnelle**', une discipline que j'essaie de promouvoir, que ce soit dans le cadre scientifique ou universitaire. En mobilisant des outils permettant d'approcher les **capacités enzymatiques** (German et al., 2011), la **stœchiométrie microbienne** (Elser et al., 2007 ; Manzoni et al., 2012), l'**efficience d'utilisation des ressources** (Geyer et al., 2016 ; Allison, 2012) et la **structuration des réseaux biologiques** (Faust & Raes, 2012 ; Banerjee et al., 2018), il devient possible d'ouvrir la 'boîte noire' microbienne et d'ancrer les cycles biogéochimiques dans une compréhension véritablement mécaniste et prédictive (Wieder et al., 2013 ; Malik et al., 2020).

**<u>Encadré 1</u> : Historique de 'l'écologie microbienne'**

Parmi toutes les disciplines qui se penchent sur l'étude des êtres vivants sur notre planète, l'**écologie microbienne** est l'une des plus récentes, en grande partie en raison de la découverte tardive des microorganismes. En effet, même si plusieurs grands 'penseurs' tout au long de l'histoire avaient des soupçons sur l'existence et le rôle des microorganismes dans la propagation des maladies (comme le philosophe romain Lucrèce au 1$^{er}$ siècle av. J-C. ou le médecin Girolamo Fracastoro au XVI$^{ème}$ siècle), il a fallu attendre les premières observations au microscope par Antonie van Leeuwenhoek en 1676 pour pouvoir les observer réellement, des organismes appelés à l'époque '**animalcules**'. C'est à ce moment-là que la **microbiologie** a fait son apparition, permettant ainsi l'isolement, l'étude et l'identification de certains microorganismes. Cependant, les découvertes de Leeuwenhoek ont ravivé le débat sur la 'génération spontanée', une croyance largement acceptée à l'époque. Ce n'est qu'après deux siècles de débats que le scientifique français Louis Pasteur a mis fin à cette controverse en 1861 grâce à ses expériences, démontrant l'implication de microorganismes dans les maladies et la fermentation.

Jusqu'au XIX$^{ème}$ siècle, les études se concentraient principalement sur les cultures microbiennes monoxéniques, visant notamment à définir des milieux et des procédures permettant l'isolement de souches microbiennes provenant de l'environnement. La physiologie et les conditions de développement de ces souches étaient ensuite étudiées *in vitro*. Le concept d'écologie microbienne n'est apparu que vers la fin du XIX$^{ème}$ et le début du XX$^{ème}$ siècle, lorsque quelques **microbiologistes** ont commencé à explorer le rôle écologique des microorganismes en étudiant leur participation aux cycles du carbone et de l'azote dans le sol et les eaux. Parmi ces pionniers, Sergei Winogradsky et Martinus Beijerinck se sont distingués grâce à leurs contributions sur les bactéries fixatrices d'azote, sulfato-réductrices et anaérobiques.

Depuis les années 1980-90, des avancées technologiques et une meilleure compréhension des bases fondamentales ont stimulé le développement de l'écologie microbienne. Cela a conduit à une prise de conscience de l'importance des interactions entre les microorganismes, leur habitat et d'autres organismes (Brock, 1987). De plus, la découverte de l'incroyable diversité microbienne dans les sols, dont la grande majorité est non-cultivable (moins de 1% des microorganismes observés au microscope peuvent être cultivés), a renforcé la nécessité de se libérer des méthodes de cultures traditionnelles et de passer de l'étude de l'organisme individuel à l'étude de la **communauté** microbienne.

Aujourd'hui, l'écologie microbienne est reconnue comme une **science intégrative** qui entretient des liens étroits avec d'autres disciplines telles que la génétique, la biochimie, la biologie moléculaire, la physiologie, la modélisation, la paléobiologie, les sciences du sol, la parasitologie, l'épidémiologie et l'écologie. Cette **interdisciplinarité** a des implications importantes dans des domaines tels que l'alimentation, la santé publique et l'environnement.

Note: Le premier symposium d'écologie microbienne a eu lieu en 1957, le premier ouvrage sur cette discipline fut publié en 1966 et les premiers journaux scientifiques destinés à l'écologie microbienne (Applied and Environmental Microbiology et Microbial Ecology) sont apparus en 1974 et 1976.

## 0.3 L'essor de l'écologie microbienne pour comprendre le fonctionnement du sol

### 0.3.1 Aux origines de l'écologie microbienne

Afin de **croître** et se **reproduire**, les microorganismes doivent trouver les **éléments de base** nécessaires au sein des bio-polymères présents dans les litières et leur environnement. Ces éléments nutritifs*, notamment le **carbone** (C), l'**hydrogène** (H), l'**azote** (N), l'**oxygène** (O), le **phosphore** (P) et le **soufre** (S) peuvent varier dans leur forme et leur abondance, tant **spatialement** que **temporellement**. Les microorganismes sont ainsi confrontés à des environnements **hétérogènes** et **dynamiques**, où la compétition pour les ressources, les fluctuations climatiques et les interactions biotiques imposent des contraintes permanentes. Ces contraintes ont conduit à l'émergence de stratégies adaptatives complexes, influençant la composition élémentaire des biomolécules, les taux de croissance, les compromis métaboliques et la plasticité physiologique des organismes (Sterner & Elser, 2002 ; Elser et al., 2000).

C'est dans cette perspective qu'est née l'**écologie microbienne** (**Encadré 1**), à l'interface entre microbiologie et écologie des communautés. Alors que la **microbiologie** classique s'intéressait principalement aux **organismes cultivables** et à leurs **propriétés physiologiques** isolées, l'écologie microbienne a progressivement déplacé le regard vers les **communautés naturelles** et leur **contribution** aux **processus écosystémiques** (Prosser et al., 2007 ; Falkowski et al., 2008). Cette transition conceptuelle a permis de considérer les microorganismes non plus comme des entités indépendantes, mais comme des composantes structurantes du fonctionnement des écosystèmes terrestres. Ainsi, ce changement de perspective s'est également accompagné d'un élargissement des questions scientifiques. Il ne s'agissait plus seulement de savoir quelles espèces étaient présentes, mais comment leur **organisation collective**, leurs **interactions trophiques** et leurs **stratégies métaboliques** pouvaient influencer les **flux de matière** et d'**énergie**. L'écologie microbienne s'est ainsi progressivement inscrite dans une réflexion plus large sur le rôle des **communautés biologiques** dans le contrôle des **cycles biogéochimiques**, en particulier dans les **sols** où l'essentiel des transformations du carbone et des nutriments est biologiquement médié.

Toutefois, malgré ces avancées conceptuelles, les communautés microbiennes sont longtemps restées difficiles à caractériser dans leur **complexité naturelle**. Les approches fondées sur la **culture** ne permettaient d'accéder qu'à une **fraction limitée** de la **diversité réelle**, tandis que les **mesures globales** de **biomasse** ou d'**activité**, telles que la respiration ou la minéralisation, fournissaient une **vision intégrée** mais **peu résolutive** des processus biologiques. Bien qu'essentielles pour poser les bases de la discipline, ces méthodes ne permettaient ni d'identifier précisément les acteurs impliqués dans les transformations biogéochimiques, ni d'établir un lien direct entre diversité microbienne et fonctions exercées au sein des écosystèmes. En conséquence, la **compréhension mécaniste** du **rôle des microorganismes** dans le **couplage** des **cycles biogéochimiques** a longtemps demeuré limitée. Cette contrainte méthodologique a constitué un **frein majeur** à leur intégration explicite dans les modèles écologiques et biogéochimiques, préparant le terrain à une transformation profonde et rapide de la discipline au tournant des années 2000.

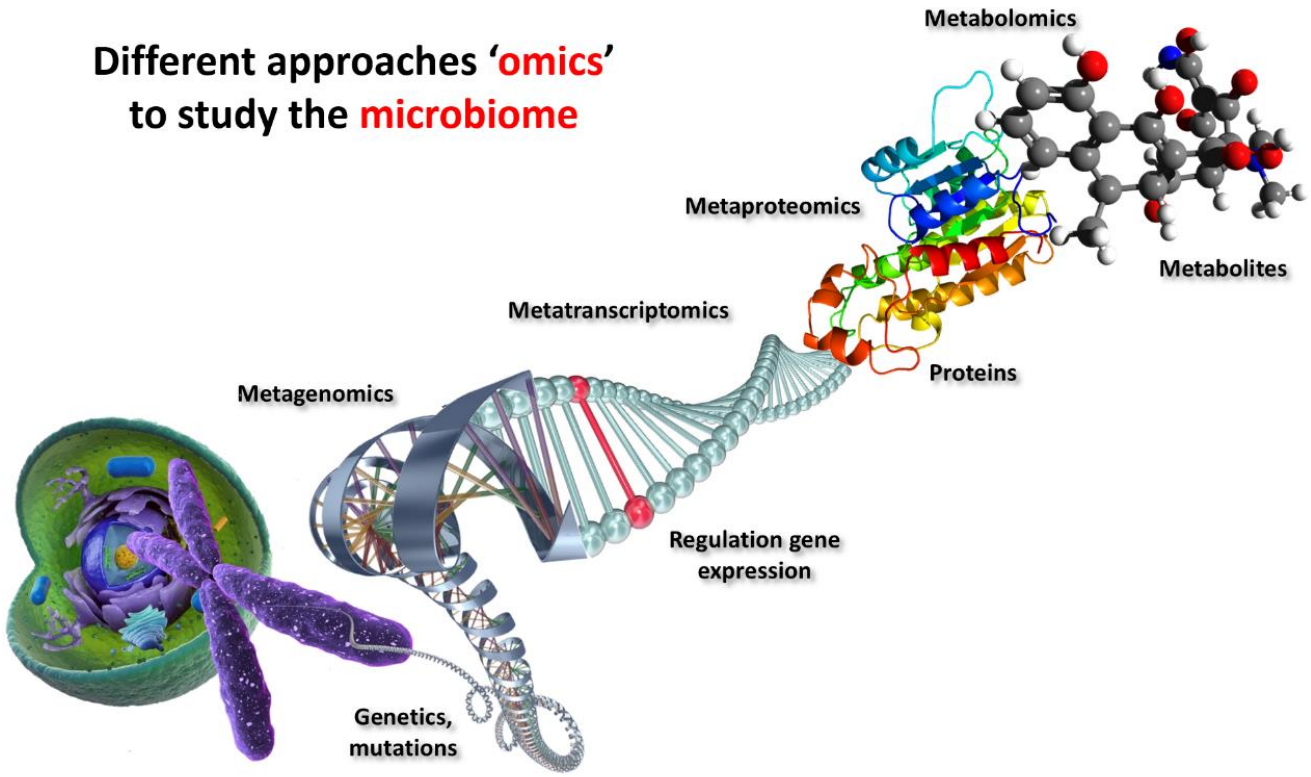



**Figure 4 - Approches 'omics' pour l'étude intégrée des communautés microbiennes du sol.** Schéma conceptuel illustrant les différentes approches 'omiques' permettant d'explorer la structure et le fonctionnement des microbiomes. La métagénomique donne accès au potentiel génétique des communautés (composition taxonomique et répertoire fonctionnel), tandis que la métatranscriptomique renseigne sur l'expression des gènes et la régulation des fonctions en réponse aux conditions environnementales. La métaprotéomique permet d'identifier les protéines effectivement produites et actives, et la métabolomique caractérise les métabolites présents, offrant une vision intégrée de l'activité biochimique réelle des communautés microbiennes. L'enchaînement ADN → ARN → protéines → métabolites illustre la transition du potentiel fonctionnel vers l'expression et l'activité métabolique effective, permettant de relier la diversité microbienne aux processus biogéochimiques. Cette approche multi-niveau contribue à l'ouverture de la 'boîte noire' microbienne et à l'ancrage des cycles élémentaires dans une compréhension mécaniste du fonctionnement des sols.

### 0.3.2 Révolution moléculaire et outils modernes

L'**écologie microbienne** s'est progressivement affirmée comme une **discipline centrale** pour comprendre le rôle des microorganismes dans le fonctionnement des écosystèmes. Si ses fondements reposent sur la microbiologie classique, ce n'est véritablement qu'au cours du XX$^{ème}$ siècle, avec le développement de la **biologie moléculaire**, que la discipline a acquis les outils nécessaires pour explorer les communautés naturelles au-delà des organismes cultivables. Le tournant majeur est intervenu au début des années 2000 avec l'essor des technologies de **séquençage haut débit** (**Figure 4**). Les approches **métagénomiques** ont permis d'accéder directement à la composition et au potentiel fonctionnel des communautés microbiennes dans leur environnement naturel (Riesenfeld et al., 2004 ; Handelsman, 2004). Ces avancées ont révélé une **diversité microbienne** insoupçonnée dans les sols, confirmant leur statut de réservoir biologique parmi les plus complexes de la planète (Torsvik & Øvreås, 2002 ; Fierer, 2017).

Au-delà de la description taxonomique, la **métagénomique fonctionnelle** a permis d'identifier les **gènes** impliqués dans des processus clés tels que la décomposition de la matière organique, la nitrification, la dénitrification ou la mobilisation du phosphore (Prosser et al., 2007 ; Falkowski et al., 2008 ; Nannipieri et al., 2012). L'intégration de la **métatranscriptomique** et de **la métabolomique** a ensuite permis de dépasser le simple **potentiel génétique** pour accéder à l'**expression réelle** des fonctions et à la dynamique métabolique *in situ* (Moran et al., 2013 ; Bundy et al., 2009), offrant une vision plus **dynamique** et **contextuelle** de l'activité microbienne. Parallèlement, l'essor des bases de **données globales** et des **outils bioinformatiques** a favorisé l'émergence d'**analyses intégratives** des communautés. Les approches fondées sur les **réseaux** de **co-occurrence** et d'**interactions** ont montré que les **microbiomes** fonctionnent comme des systèmes organisés, structurés par des complémentarités fonctionnelles, des redondances et des interactions biotiques complexes (Faust & Raes, 2012 ; Banerjee et al., 2018). Cette perspective systémique a profondément modifié la manière d'aborder les communautés microbiennes, en les considérant non plus comme de simples assemblages d'espèces, mais comme des **entités écologiques structurées**.

L'ensemble de ces avancées a progressivement permis d'ouvrir la '**boîte noire**' microbienne qui caractérisait jusqu'alors de manière globale les approches biogéochimiques classiques. Les microorganismes peuvent désormais être intégrés explicitement dans l'analyse des flux élémentaires, non plus comme un compartiment homogène, mais comme des **acteurs diversifiés** dont les **capacités enzymatiques**, la **stœchiométrie** et les **stratégies métaboliques** conditionnent le **(dé)couplage** entre cycles biogéochimiques (Allison, 2012 ; Krause et al., 2014 ; Widder et al., 2016). Cette transition marque un changement de **paradigme** : les cycles ne sont plus envisagés uniquement comme des flux régis par des contraintes **physico-chimiques**, mais comme des **processus écologiquement médiés**, structurés par les stratégies et les interactions des communautés microbiennes. Cette évolution ne constitue pas seulement un **progrès méthodologique**, mais une reconfiguration profonde du cadre analytique mobilisé **en biogéochimie des sols**. Elle implique de relier explicitement **diversité microbienne**, **traits fonctionnels** et **dynamiques des flux élémentaires** afin de comprendre et prédire la réponse des écosystèmes face aux changements environnementaux. C'est dans ce contexte qu'a émergé une approche intégrative centrée sur les fonctions et les stratégies des microorganismes : **l'écologie microbienne fonctionnelle**.

**<u>Encadré 2</u> : Vers de nouvelles approches en '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 (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** (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 écophysiologiques 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 parait ainsi pertinent **d'adapter les théories et les méthodes au sujet d'étude**. En particulier, les **capacités cataboliques** ou les **activités enzymatiques** 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** des ressources. De la même manière, la **stœchiométrie** de la **biomasse microbienne** et **l'efficience d'utilisation des ressources** (c-a-d., leur capacité à utiliser peu ou beaucoup de carbone et de nutriments par rapport à leur biomasse), peuvent être utilisé comme **trait agrégé** à l'échelle de la communauté afin de nous permettre de mieux prédire la **minéralisation** de substrats ou le **recyclage** des **nutriments**. Par ailleurs, d'autres contraintes comme le climat peuvent avoir également un rôle significatif sur **les traits liés à la résistance ou la résilience** des communautés comme la **propagation** ou les **formes de résistance** (p.ex., sporulation, enkystement).

En conséquence, l'évaluation des compromis entre d'**exploitation des ressources** et **stratégie de vie** apparait être une approche à la fois **novatrice** et **pertinente** afin de développer une discipline qui ne se base plus uniquement sur la **taxonomie** et les **arbres phylogénétiques**, mais plutôt sur la **fonctionnalité des communautés microbiennes** et de leur rôle sur les **processus biogéochimiques** et le **fonctionnement des écosystèmes terrestres**. Ainsi, mon objectif de carrière à l'INRAE est de mettre en œuvre des méthodologies et outils (mesures de respiration, décomposition, activités enzymatiques, capacités fonctionnelles de dégradation de molécules spécifiques…) afin de développer, transmettre et vulgariser la discipline de '**l'écologie microbienne fonctionnelle**' auprès de la communauté scientifique, des étudiants et si possible du grand public. L'objectif fondamental de mes recherches est de **souligner le rôle central et primordial des microorganismes** pour le bon fonctionnement des cycles biogéochimiques au sein des écosystèmes terrestres, ainsi que dans l'équilibre global des sociétés humaines.

### 0.3.3 Vers une 'écologie microbienne fonctionnelle'

Bien que les catalogues d'espèces soient utiles pour décrire la diversité et les espèces microbiennes, de nouveaux **paradigmes** à l'intersection entre **écologie fonctionnelle** et **écologie microbienne** se sont développés au cours des deux dernières décennies, donnant lieu à une nouvelle branche disciplinaire : '***l'écologie microbienne fonctionnelle***'. Certains concepts, comme la '**stœchiométrie écologique'** stipulant que la différence entre la stoechiométrie du substrat et celle des microorganismes serait le moteur du processus de décomposition, ont émergé comme des idées universelles s'appliquant depuis les écosystèmes aquatiques jusqu'aux terrestres (Elser et al., 2007; Sardans et al., 2011). Alors que cette théorie met l'accent sur les relations trophiques entre ressources et consommateurs, d'autres théories sur la '**signification fonctionnelle**' des communautés microbiennes ont aussi émergé afin de mieux comprendre les vitesses de décomposition à l'échelle locale. Parmi elles, le '**home-field advantage**' provenant du sport stipule que la litière décompose plus rapidement sous sa plante hôte que sous d'autres espèces dû à une spécialisation des communautés envers le substrat qu'elles rencontrent le plus souvent (Gholz et al., 2000 ; Ayres et al., 2009). L'analogie se fait ici avec les équipes sportives où le nombre de matchs gagnés est plus important à domicile qu'à l'extérieur grâce au soutien du public (Courneya and Carron, 1992; Nevill and Holder, 1999). Les capacités fonctionnelles des communautés peuvent aussi dépendre du niveau de ressources du milieu (Fierer et al., 2007 ; Ramirez et al., 2012). En effet, la '**functional breadth hypothesis**' stipule que les communautés issues de milieux pauvres ont une plus large gamme fonctionnelle dans leurs capacités de dégradation que les communautés issues de milieux riches, influençant ainsi leurs capacités à dégrader une large gamme de litière (Keiser et al., 2014).

En plus des théories '**ressources-fonctions**' ou sur 'l'**adaptation locale**' des communautés microbiennes, le développement des '**traits fonctionnels**' en écologie des plantes a grandement inspiré l'écologie microbienne ces dernières années (**Encadré 2**) (Lavorel & Garnier, 2002 ; Violle et al., 2007 ; Krause et al., 2014). Bien que les concepts ne soient pas directement transposables, un nombre croissant d'études essaient de transposer les '**stratégies d'utilisation des ressources**' aux communautés microbiennes (Allison, 2012 ; Fierer et al., 2012 ; Malik et al., 2020). A titre d'exemple, 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, 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 comme les champignons lignolytiques (McGuire et al., 2010).

Ainsi, je place mes travaux de recherche à l'**intersection** entre **écologie microbienne** et l'**écologie fonctionnelle**. Je pense sincèrement que même si cette approche est une vision très simplifiée de la complexité des stratégies de vie et des interactions entre microbes au sein des sols, l'utilisation de **proxys fonctionnels** permet de mieux appréhender le **fonctionnement du sol** d'une manière générale, voire de modéliser des changements de processus agrégés comme la respiration à l'échelle globale (p. ex. en utilisant les capacités cataboliques en lien à la biomasse microbienne à large échelle).

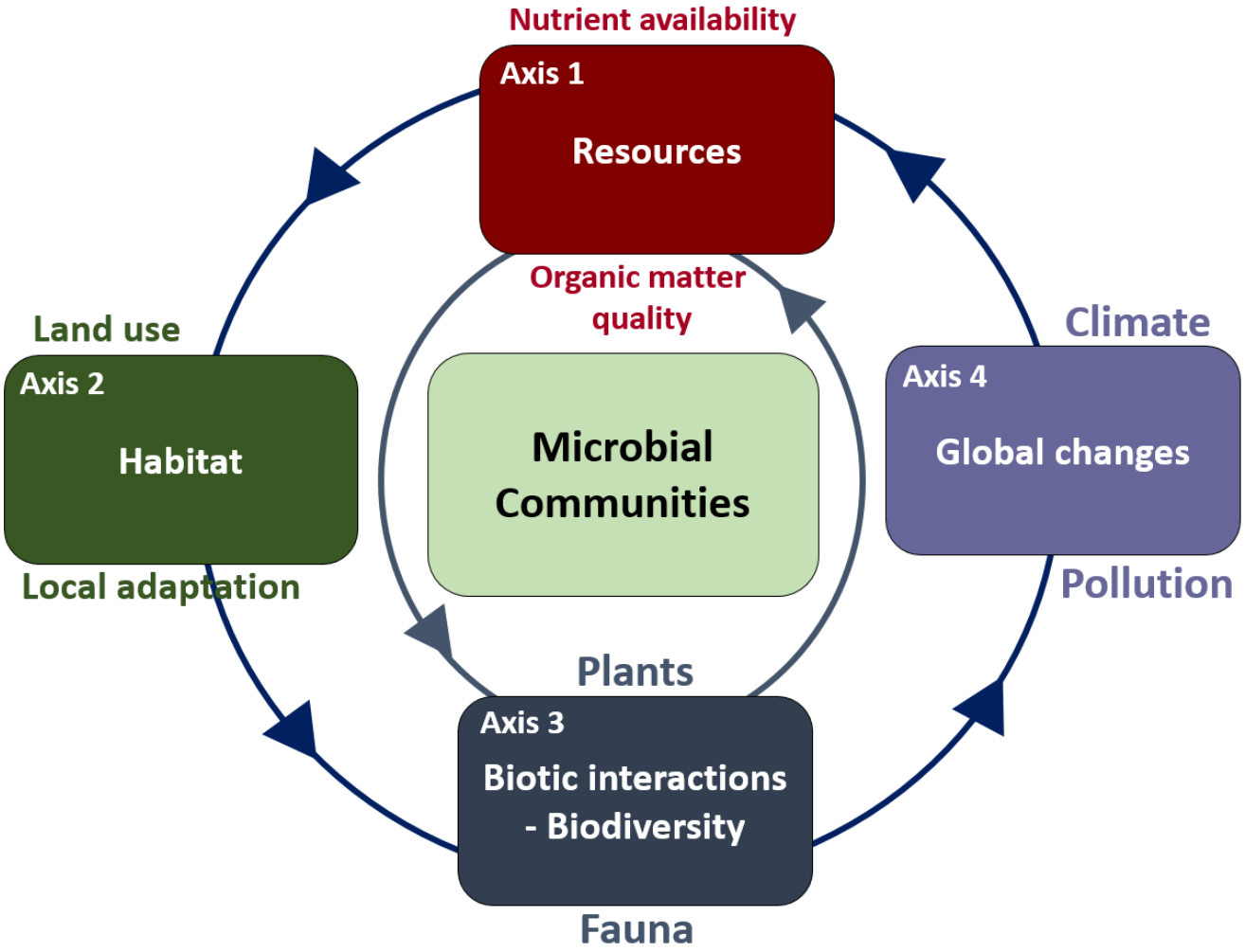



**Figure 5 - Identification des principaux verrous pour évaluer les couplages entre cycles CNP.** La 'black box' microbienne du sol est encore très largement inconnue en dépit du rôle central des microorganismes lors du recyclage de la MO et de la minéralisation des nutriments. En particulier, mes travaux de recherche visent à évaluer le rôle de la diversité fonctionnelle des sols lors des couplages entre cycles du carbone, azote et phosphore. Quatre axes principaux ont été identifiés comme étant des facteurs pouvant influencer la fonctionnalité des communautés microbiennes du sol : les effets de la diversité et de la qualité de la ressource d'origine minérale ou organique (**Axe 1**), de l'habitat et notamment des différent types de sols et de litières, d'usage des terres, ou du changement d'habitat depuis la feuille verte vers la litière au sol (**Axe 2**), des interactions biotiques et notamment des interactions avec la faune et les microorganismes, ou encore des microorganismes entre eux (**Axe 3**), et enfin des changements globaux et notamment des altération du climat, ou encore de l'invasion d'espèce ou de la pollution à différentes échelles spatiales (**Axe 4**). 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.

## 0.4 Positionnement général du programme de recherche

### 0.4.1 Positionnement scientifique

Mon **programme de recherche** s'inscrit dans le prolongement des avancées récentes en **écologie microbienne fonctionnelle** et vise à replacer explicitement les **communautés microbiennes** au cœur de la compréhension mécaniste des **processus biogéochimiques des sols**. Si la dynamique de la MO et les flux de nutriments sont classiquement interprétés à travers la qualité des substrats ou les contraintes environnementales, la **dimension fonctionnelle** des communautés microbiennes reste encore insuffisamment intégrée dans les modèles explicatifs. Or, la minéralisation des nutriments et les émissions de $CO_2$ ne dépendent pas uniquement de la **stœchiométrie du substrat** (Fanin et al., 2013), mais également de la capacité des communautés à **mobiliser**, **transformer** et **redistribuer** les éléments au sein du sol (Fanin et al., 2014). Le (dé)couplage entre carbone et nutriments apparaît ainsi lié non seulement aux besoins nutritionnels des microorganismes (Fanin et al., 2016a, 2016b, 2017), mais aussi à leur aptitude à acquérir les éléments limitants dans la matière organique ou dans la matrice édaphique (Fanin et al., 2016c ; Fanin & Bertrand, 2016). De plus, la présence d'une ressource ne garantit pas sa transformation, puisque toutes les communautés ne possèdent pas les capacités enzymatiques ou métaboliques nécessaires pour la dégrader efficacement (Fanin et al., 2022). Dans ce contexte, l'**ouverture** de la '**boîte noire**' microbienne constitue un **verrou scientifique central** pour **comprendre** et **prédire** la dynamique des cycles du carbone, de l'azote et du phosphore. L'hypothèse générale qui structure mes travaux est la suivante :

**Hypothèse générale : Les communautés microbiennes et leurs capacités fonctionnelles associées influencent la décomposition et le recyclage de la matière organique, et conditionnent le (dé)couplage entre les cycles biogéochimiques du carbone, de l'azote et du phosphore.**

Cette hypothèse repose sur l'idée que la diversité fonctionnelle, les stratégies d'utilisation des ressources et les compromis métaboliques des communautés microbiennes représentent le principal levier biologique régulant les flux élémentaires dans les sols.

### 0.4.2 Cadre conceptuel et principaux facteurs de contrôle

Le schéma conceptuel présenté en **Figure 5** formalise le cadre dans lequel s'inscrit mon programme de recherche. Il place les communautés microbiennes au centre du fonctionnement des écosystèmes terrestres et les considère comme le compartiment nodal à travers lequel s'expriment les principaux facteurs de contrôle des cycles biogéochimiques. Cette représentation ne vise pas uniquement à organiser les axes du manuscrit, mais à expliciter les mécanismes par lesquels les contraintes environnementales se traduisent en dynamiques mesurables des cycles biogéochimiques. Dans ce cadre, le (dé)couplage entre cycles C-N-P ne peut être interprété uniquement à partir des stocks élémentaires ou des propriétés chimiques des substrats. Il résulte de l'interaction entre quatre grandes catégories de facteurs - **ressources**, **habitat**, **interactions biotiques** et **changements globaux** - dont les effets sont médiés par la **fonctionnalité** des communautés microbiennes.

Le premier facteur, correspondant à l'**Axe 1 - Ressources**, concerne la **disponibilité en nutriments** et la **qualité de la MO**. La stœchiométrie des substrats, leur degré de récalcitrance et leur accessibilité physique conditionnent les **stratégies d'utilisation** des **ressources** par les microorganismes. Toutefois, la présence d'un élément ne garantit pas son incorporation ou sa minéralisation : le couplage entre carbone et nutriments dépend des besoins nutritionnels des communautés, de leur efficience d'utilisation du carbone et de leurs investissements enzymatiques. L'un des principaux verrous scientifiques réside ainsi dans la compréhension des conditions sous lesquelles la qualité des ressources favorise un couplage étroit entre cycles, ou au contraire induit un découplage lié à des limitations spécifiques en N ou en P.

Le second facteur, correspondant à l'**Axe 2 - Habitat**, renvoie aux **propriétés physico-chimiques** des sols et aux **changements d'usage des terres**. Les caractéristiques édaphiques comme le pH, la texture, la structure du sol, ou l'humidité agissent comme des **filtres environnementaux** qui sélectionnent certaines stratégies microbiennes et influencent leur plasticité fonctionnelle. Ces contraintes modulent la capacité des communautés à accéder aux substrats, à produire des enzymes et à mobiliser les nutriments. Elles conditionnent également la **stabilité** ou la **résilience des microbiomes** face aux perturbations. Comprendre comment l'habitat structure les communautés et, en retour, influence les flux C-N-P constitue un second verrou majeur, en particulier dans des contextes de forte hétérogénéité spatiale.

Le troisième facteur, correspondant à l'**Axe 3 - Interactions biotiques et Biodiversité**, met en lumière le rôle des relations entre **microorganismes**, **plantes** et **faune du sol**. Les apports de litière et d'exsudats racinaires modifient la disponibilité des substrats, tandis que la faune agit comme ingénieur du sol en influençant la **structure physique** et la **distribution des ressources**. Les interactions microbiennes (p. ex., facilitation, compétition, prédation) structurent **les réseaux trophiques souterrains** et peuvent amplifier ou atténuer les flux élémentaires. La diversité biologique n'est donc pas seulement un indicateur de richesse, mais un déterminant potentiel de la **complémentarité fonctionnelle** ou de la **redondance écologique** vis-à-vis d'un processus donné. Identifier quelles composantes de cette diversité influencent effectivement le couplage entre cycles représente un verrou encore partiellement résolu.

Enfin, l'**Axe 4 - Changements globaux** introduit une dimension dynamique et prospective. Les variations de **température et d'humidité**, les **pollutions**, les **invasions biologiques** ou les **perturbations anthropiques** modifient simultanément la disponibilité des ressources, les propriétés de l'habitat et les interactions biotiques. Ces pressions peuvent altérer la structure des communautés microbiennes et leurs capacités fonctionnelles, conduisant à des modifications durables des flux C-N-P. L'un des défis majeurs consiste à déterminer dans quelle mesure les microbiomes sont capables d'absorber ces **perturbations**, de s'y adapter ou, au contraire, de générer des rétroactions amplifiant les déséquilibres biogéochimiques.

Le cercle externe de la **Figure 5** souligne le caractère **dynamique** de ces interactions. Les communautés microbiennes répondent aux contraintes imposées par les ressources, l'habitat, les interactions biotiques et les changements globaux, mais elles modifient en retour la disponibilité des nutriments, la stabilisation de la MO et les propriétés du sol. L'ensemble de ces points converge vers une idée centrale : le fonctionnement biogéochimique des sols ne peut être compris sans intégrer explicitement la diversité fonctionnelle et la plasticité des communautés microbiennes.

## 0.5 Approches et outils mobilisés pour l'étude des communautés microbiennes

L'objectif de cette section n'est pas de dresser un inventaire exhaustif des méthodes utilisées en écologie microbienne, mais de présenter les **principaux outils mobilisés** pour caractériser la structure et la fonctionnalité des communautés microbiennes dans le cadre des Axes qui seront développés dans ce rapport. Plutôt qu'une description technique détaillée, il s'agit ici de préciser comment ces méthodes contribuent à lever les verrous scientifiques identifiés dans le cadre conceptuel.

### 0.5.1 Approche isotopique

Les approches **isotopiques** constituent un outil puissant pour tracer les flux élémentaires au sein des sols et relier directement l'incorporation du carbone ou des nutriments aux microorganismes actifs. L'utilisation d'isotopes stables, tels que le **$^{13}$C** ou le **$^{15}$N**, permet de suivre le devenir des éléments depuis leur source (litière, exsudats racinaires, amendements) jusqu'à leur assimilation microbienne, leur respiration ou leur transformation en composés stabilisés. Ces **isotopes** peuvent être mobilisés dans des expérimentations de marquage, couplées à des mesures de respiration isotopique, d'analyse de biomarqueurs ou d'incorporation dans la biomasse microbienne. Dans certains cas, ces approches peuvent être associées à des techniques de type **SIP** (**Stable Isotope Probing**), permettant d'identifier les microorganismes réellement impliqués dans l'assimilation d'un substrat donné. Elles offrent ainsi une résolution mécaniste essentielle pour distinguer les processus d'assimilation, de minéralisation ou de stabilisation, et pour quantifier la contribution effective des communautés microbiennes au couplage des cycles biogéochimiques.

### 0.5.2 Approches microscopiques

Les approches **microscopiques** permettent de visualiser directement l'**organisation spatiale** des microorganismes au sein du sol et leurs interactions avec les racines, les mycorhizes ou les agrégats organo-minéraux. L'utilisation de **microscopie optique**, de **microscopie à fluorescence** ou d'approches couplées à des marquages spécifiques contribue à identifier la distribution des structures microbiennes dans la matrice édaphique et à caractériser les zones d'activité biologique. Des techniques d'imagerie isotopique à haute résolution, telles que la **NanoSIMS** (Nanoscale Secondary Ion Mass Spectrometry), permettent d'aller plus loin en localisant l'incorporation d'isotopes stables (par exemple $^{13}$C ou $^{15}$N) à l'échelle subcellulaire. Cette approche offre la possibilité de relier directement **activité métabolique**, **identité microbienne** et **micro-environnement physique**, en visualisant les flux élémentaires au sein des cellules ou à l'interface avec les particules minérales. Ces observations permettent de relier organisation physique du sol, accessibilité des ressources et activité microbienne, et ainsi de mieux comprendre comment l'hétérogénéité microscopique du milieu influence la transformation de la matière organique et le couplage des cycles biogéochimiques.

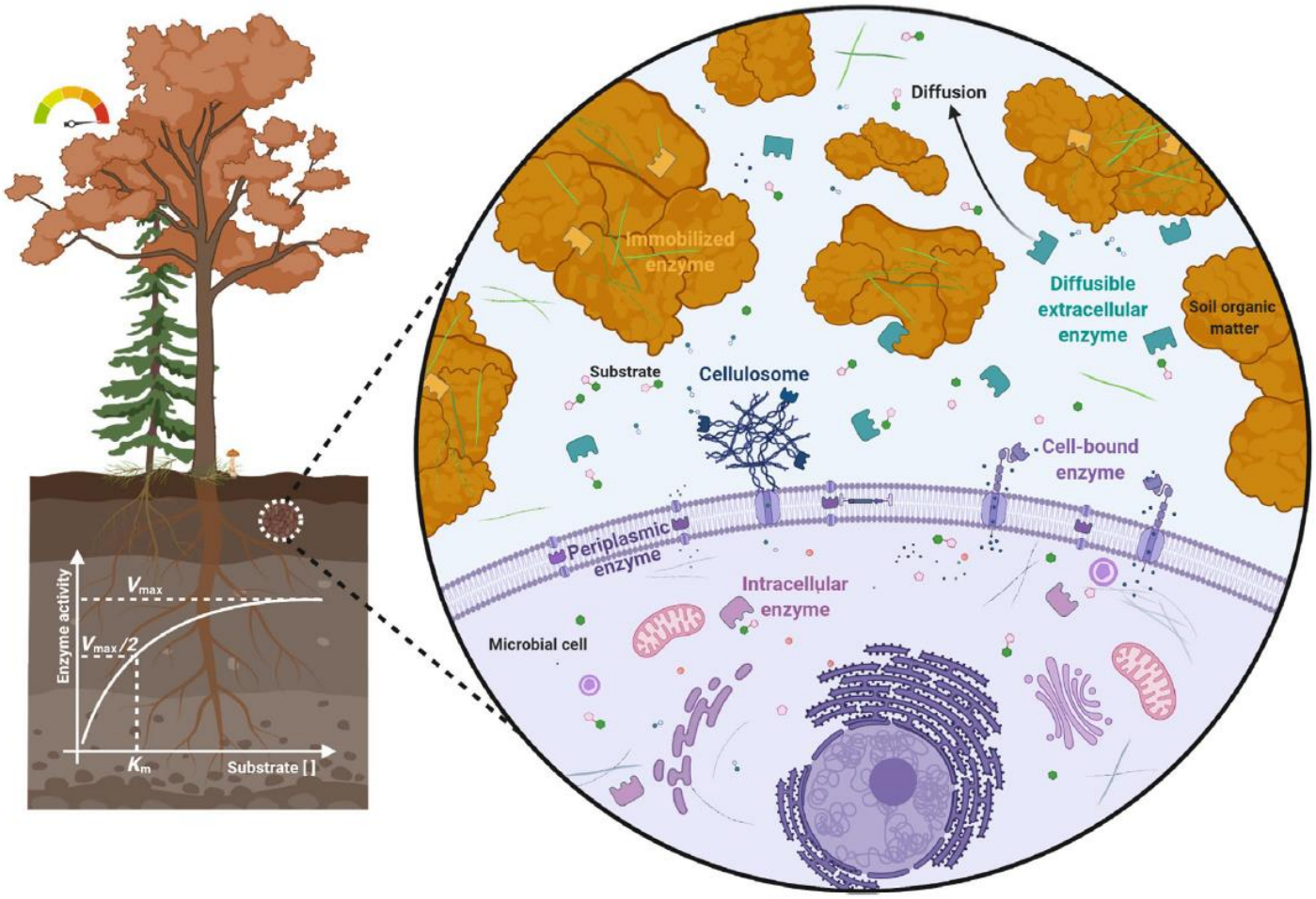



**Figure 6 - Localisation des enzymes dans les sols et leur importance pour le cycle du carbone et des nutriments.** Les enzymes du sol peuvent être localisées à différents compartiments : enzymes intracellulaires impliquées dans le métabolisme interne des microorganismes, enzymes périplasmiques ou liées à la membrane, enzymes fixées à la surface cellulaire, enzymes diffusibles extracellulaires libérées dans la matrice édaphique (celles que l'on étudiera principalement dans ce rapport), et enzymes immobilisées sur les particules organo-minérales. Certaines structures spécialisées, comme les cellulosomes, permettent une dégradation coordonnée de substrats complexes. Ces différentes localisations conditionnent l'accessibilité des substrats, la diffusion des produits de réaction et, *in fine*, l'efficacité des processus de décomposition. Les enzymes du sol sont souvent caractérisées par leur vitesse maximale ($V_{max}$), correspondant à la vitesse de réaction à concentration saturante de substrat pour une température donnée, et par la constante de Michaelis-Menten ($K_m$), qui reflète l'affinité de l'enzyme pour son substrat. Ces paramètres cinétiques permettent d'évaluer les stratégies d'acquisition des ressources et les compromis métaboliques des communautés microbiennes. Dans le cadre de mes travaux, les mesures d'activités enzymatiques sont utilisées comme des indicateurs de l'investissement fonctionnel des communautés microbiennes. Elles permettent de relier stratégies d'utilisation des ressources et dynamique du couplage entre cycles C-N-P. Cette figure est tirée de Fanin et al. (2022a) - *Functional Ecology*.

### 0.5.3 Activités enzymatiques : investissement fonctionnel et limitations nutritives

Les **activités enzymatiques** constituent un indicateur central de la capacité des communautés microbiennes à **mobiliser** les **ressources organiques** et **minérales** (**Figure 6**). La mesure d'enzymes **hydrolytiques** et **oxydatives** impliquées dans la dégradation de la cellulose, de l'hémicellulose ou de la lignine, ainsi que d'enzymes associées à l'acquisition de l'azote et du phosphore, permet d'estimer les **investissements fonctionnels** réalisés par les communautés microbiennes. Bien qu'un découplage entre activité enzymatique et **limitation nutritive** réelle puisse exister selon les contextes étudiés, ces mesures demeurent un outil particulièrement pertinent pour analyser la manière dont les communautés ajustent leurs stratégies d'acquisition face aux **variations** de **qualité des substrats** et de **disponibilité en nutriments**. Elles constituent ainsi un **levier essentiel** pour relier investissement microbien pour l'acquisition de ressources et dynamique des cycles biogéochimiques.

### 0.5.4 Capacités cataboliques : diversité métabolique et plasticité

Les mesures des **capacités cataboliques**, notamment *via* des profils respiratoires sur substrats multiples, permettent d'évaluer l'aptitude des communautés microbiennes à utiliser différentes sources de carbone. Elles fournissent une estimation intégrée de la **diversité métabolique** des communautés microbiennes. Ces approches constituent un outil pertinent pour relier **diversité fonctionnelle** et dynamique des **flux de carbone** en fonction de l'identité des espèces d'arbres, des conditions du milieu ou le long de gradients environnementaux.

### 0.5.5 Biomasse microbienne : taille et dynamique du compartiment biologique

La quantification de la biomasse microbienne permet d'estimer la taille du compartiment biologique actif dans le sol. Elle est classiquement évaluée par la méthode de **fumigation-extraction**, qui repose sur la lyse des cellules microbiennes par fumigation au chloroforme suivie de l'extraction et du dosage du carbone ou de l'azote libéré, fournissant une estimation intégrée de la biomasse totale.

Des approches complémentaires permettent d'affiner cette estimation et d'en préciser la structure. L'analyse des **phospholipid fatty acids** (PLFA) permet d'estimer la biomasse microbienne vivante et de distinguer grossièrement les grands groupes fonctionnels, notamment bactéries et champignons. La quantification de gènes par **qPCR** (par exemple gènes 16S rRNA pour les bactéries ou ITS pour les champignons) offre une estimation de l'abondance relative des communautés et de leurs principaux groupes taxonomiques. Enfin, la mesure de **biomarqueurs spécifiques** tels que l'ergostérol, composant des membranes fongiques, permet d'estimer plus précisément la biomasse de groupes spécifiques de microorganismes. Combinées aux mesures de respiration ou d'activité enzymatique, ces approches contribuent à l'évaluation de l'efficience d'utilisation du carbone et à la compréhension des processus de minéralisation et de stabilisation de la matière organique. Elles constituent ainsi un indicateur structurant pour relier disponibilité des ressources, structure des communautés et intensité des flux biogéochimiques.

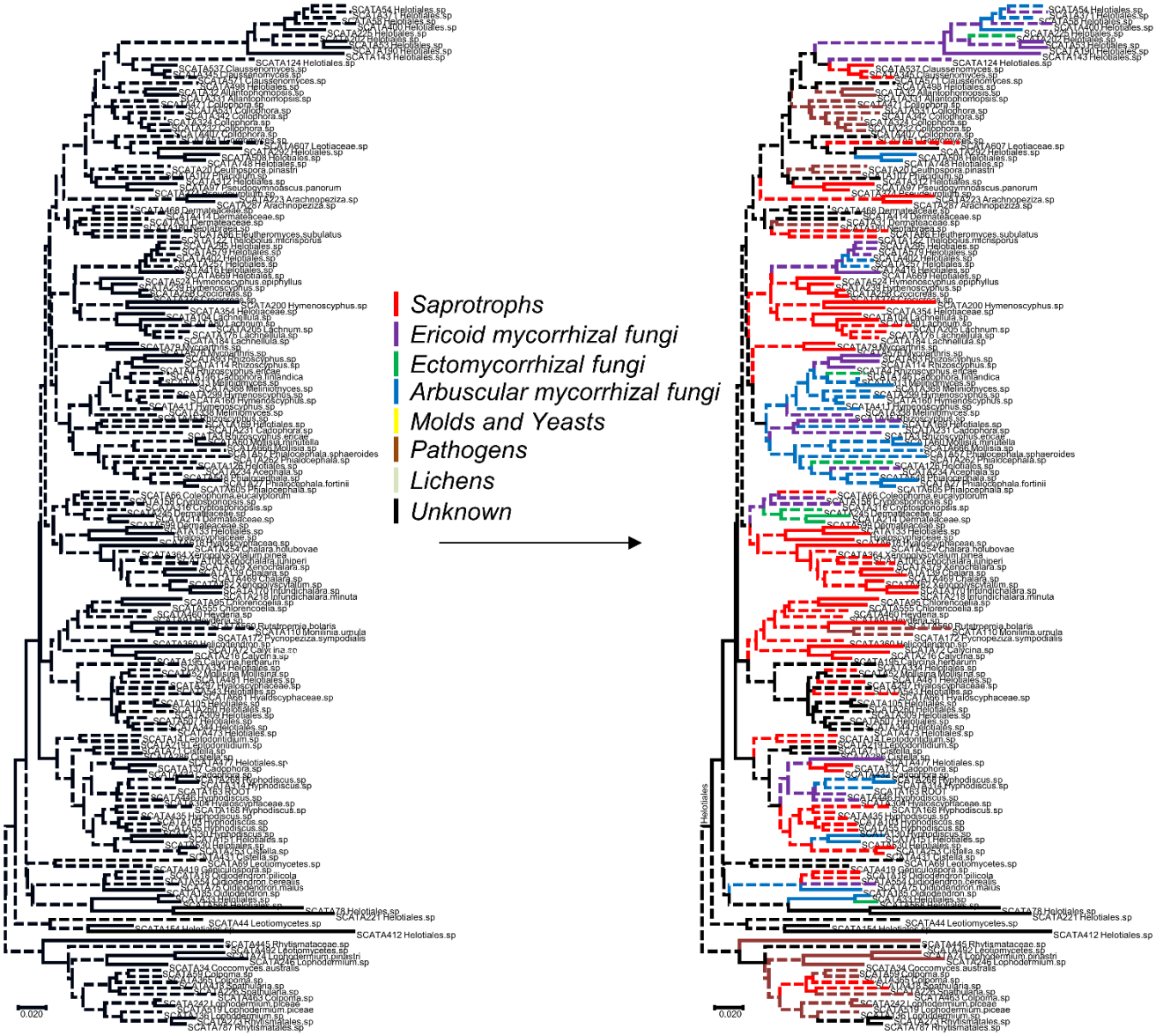



**Figure 7 - Identification fonctionnelle de guildes fongiques.** Arbre phylogénétique des taxons fongiques étudiés. À gauche, l'arbre phylogénétique original présenté sans annotation fonctionnelle. À droite, le même arbre après attribution des guildes fonctionnelles, représentées par un code couleur : saprotrophes (rouge), champignons mycorhiziens éricoïdes (violet), champignons ectomycorhiziens (vert), champignons mycorhiziens arbusculaires (bleu), moisissures et levures (orange), pathogènes (jaune), lichens (gris clair) et taxons de fonction inconnue (noir). Cette classification permet de visualiser la répartition des stratégies écologiques plutôt qu'évaluer uniquement la diversité des séquences. Cette figure est adaptée de Fanin et al. (2022b) - New Phytologist.

### 0.5.6 Nécromasse microbienne dans les sols

L'analyse de **molécules spécifiques** issues du vivant permet d'estimer la contribution relative des différents groupes microbiens et la dynamique de la nécromasse dans les sols. La quantification de biomarqueurs des parois bactériennes ou fongiques, tels que l'acide muramique ou le N-acétyl-glucosamine, permet d'estimer la contribution bactérienne et fongique à la nécromasse. Ces molécules sont généralement quantifiées par des **approches chromatographiques** ou **spectrométriques**, offrant une estimation plus spécifique que les mesures globales de biomasse. Elles permettent de distinguer biomasse vivante et **résidus microbiens** stabilisés, et apportent ainsi un éclairage complémentaire sur les processus de formation et de persistance de la matière organique du sol. En intégrant ces indicateurs à l'analyse des flux élémentaires, il devient possible de mieux comprendre le rôle des résidus microbiens dans la stabilisation du carbone et dans la dynamique à long terme du cycle du carbone.

### 0.5.7 Diversité microbienne et guildes fonctionnelles

La caractérisation taxonomique des communautés microbiennes, notamment à partir du **séquençage** de **marqueurs moléculaires** (gènes 16S rRNA pour les bactéries, ITS pour les champignons), permet d'identifier la structure des communautés microbiennes et leur variation selon les contextes environnementaux. Couplée à une approche en **groupes fonctionnels**, cette caractérisation offre la possibilité d'inférer les capacités potentielles associées à certaines fonctions clés telles que la fixation de l'azote ou la décomposition de la matière organique par interaction entre **guildes fongiques** par exemple (**Figure 7**).

L'identification de groupes fonctionnels et de leurs variations relatives permet de mieux relier composition communautaire et processus biogéochimiques, notamment en intégrant les notions de **complémentarité écologique** ou de **compétition**, par exemple le long de gradients environnementaux. Cette approche constitue ainsi un levier important pour comprendre le rôle de la structure des communautés microbiennes et de son influence sur les cycles C-N-P dans différents contextes environnementaux.

### 0.5.8 Gènes fonctionnels et potentiel métabolique

L'analyse de l'**abondance** de **gènes** associés à des fonctions spécifiques permet d'évaluer le potentiel métabolique des communautés microbiennes. La quantification par qPCR ou approches de métagénomique ciblée de gènes impliqués dans des processus clés, tels que les gènes **nif** pour la fixation de l'azote, **amoA** pour la nitrification, **nirK/nirS** pour la dénitrification ou encore des gènes impliqués dans la mobilisation du phosphore, permet d'estimer la capacité potentielle d'une communauté à transformer certains éléments. Par ailleurs, dans le cadre de l'étude de la décomposition de la matière organique, l'analyse des **CAZymes** (Carbohydrate Active enZymes) constitue un outil particulièrement pertinent. Ces enzymes, impliquées dans la **dégradation** des **polysaccharides structuraux** comme la cellulose, l'hémicellulose ou la chitine, permettent de relier directement le potentiel génétique des communautés à leur **capacité** de **transformation** des substrats carbonés complexes. Ainsi, ce type d'approche établit un lien direct entre diversité génétique et capacité biochimique, en fournissant une indication sur les fonctions susceptibles d'être exprimées dans un contexte donné.

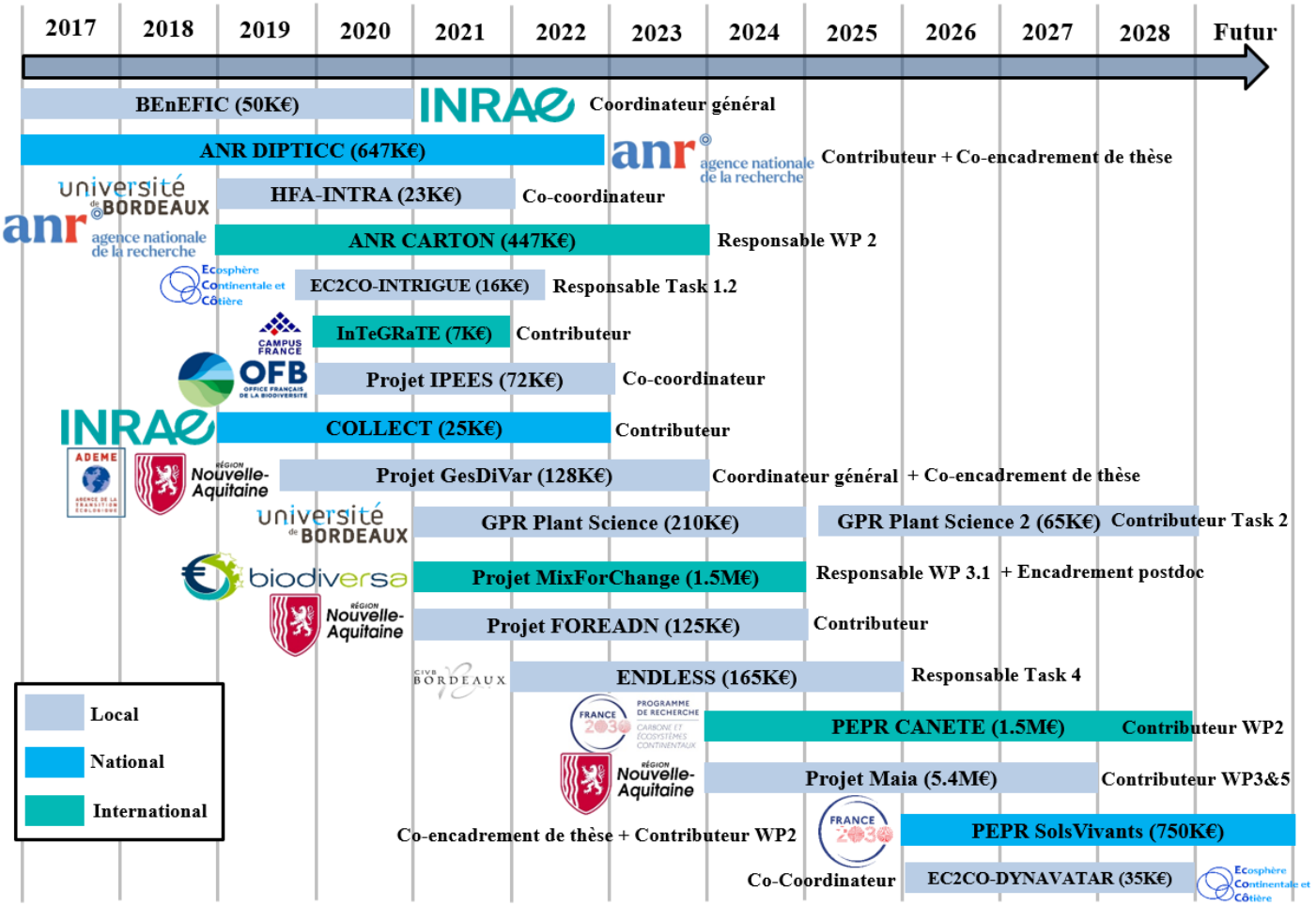



**Figure 8 - Projets financés depuis le recrutement à INRAE.** Chronologie des projets de recherche financés (2017–2028) dans lesquels j'ai été impliqué depuis mon recrutement à l'INRAE, indiquant les sources de financement, les périodes d'activité et les rôles scientifiques associés (coordinateur, coordinateur de WP, contributeur, co-encadrement de thèse). Projets : BEnEFIC (2017-2020), DIPTICC (2017-2022), CARTON (2019-2023), INTRIGUE (2020-2021), HFA-INTRA (2020-2022), COLLECT (2020-2023), IPEES (2020-2021), GesDiVar (2020-2023), FOREADN (2020-2024), InTEGRaTE (2020-2021), MAPP (2020-2023), MixForChange (2021-2024), ENDLESS (2021-2024), FF (2021-2024), MacMicc (2021-2024), WP4-GPR Plant Science (2021-2024), CANETE (2024-2027), MAIA (2024-2027) et WP4-GPR-2 Plant Science (2026-2028).

## 0.5 Mise en œuvre du programme de recherche : un parcours sur projets, quelques exemples

La mise en œuvre de mon programme de recherche repose sur une articulation en projets s'appuyant sur un ensemble de **dispositifs expérimentaux** complémentaires, qu'ils soient **locaux**, **nationaux** ou **internationaux** (**Figure 8**). L'objectif de cette section n'est pas de faire une description détaillée de chaque projet mais plutôt de montrer la diversité des approches et de changements d'échelles pour mettre en œuvre mon projet de recherche. Ainsi, à titre d'exemple, plusieurs projets auxquels j'ai contribué se sont ainsi appuyés sur des dispositifs allant du **site forestier local** en **Gironde** à des approches **multi-sites** permettant d'analyser l'effet de la qualité des ressources et de la diversité végétale sur les processus de décomposition et la dynamique des nutriments. À titre d'exemple, j'ai mobilisé la plateforme expérimentale **ORPHEE** à Bordeaux, qui manipule la disponibilité en eau et la diversité des essences forestières sur podzol landais, dans le cadre du projet **ANR DIPTICC**. À l'inverse, le projet Biodiversa MixForChange s'est appuyé sur le réseau international **TreeDivNet**, intégrant des sites forestiers distribués à l'échelle mondiale, permettant d'aborder ces questions à travers de **larges gradients environnementaux** et **bioclimatiques**. Ces différentes approches m'ont permis d'élargir l'analyse des processus de décomposition depuis l'échelle locale, dans un contexte de **production de bois** et de **stockage du carbone des sols** en Nouvelle-Aquitaine, jusqu'à des analyses comparatives visant à comprendre comment la diversité végétale et la qualité des ressources modulent les **flux biogéochimiques** à large échelle. De la même manière, le projet **ANR CARTON** a reposé sur un réseau de sites forestiers contrastés à l'échelle européenne, offrant la possibilité de comparer les effets des **essences** et des **traits fonctionnels** associés sur les stocks de carbone et l'activité microbienne des sols. Ces approches **multi-échelles** constituent un appui central à la réalisation des Axes 1 et 3 présentés ci-après, en permettant d'identifier comment la **qualité des ressources organiques** et la **diversité végétale** contrôlent les processus de décomposition, la disponibilité en nutriments et, plus largement, le fonctionnement microbien des écosystèmes forestiers. L'analyse du rôle de l'habitat et des filtres édaphiques, développée dans l'**Axe 2**, s'est quant à elle principalement appuyée sur des réseaux structurants tels que le réseau national **RENECOFOR**, dédié au suivi à long terme des écosystèmes forestiers. Ces dispositifs ont fourni un cadre robuste pour analyser la variabilité des communautés microbiennes et leur plasticité fonctionnelle face aux contraintes physico-chimiques des sols à large échelle. Des projets régionaux, tels que **GesDiVar** ou **ENDLESS**, ont complété cette approche en intégrant des contextes **agroforestiers** et **viticoles**, élargissant ainsi l'analyse à des **systèmes gérés**. Enfin, l'impact des changements globaux a été étudié à travers des approches en laboratoire ou des dispositifs expérimentaux manipulant divers types de **contaminations métalliques comme le cuivre**, notamment dans le cadre des projets **INTRIGUE** ou **MAIA**. Ces travaux m'ont permis d'évaluer la sensibilité des microorganismes du sol face à diverses pollutions et d'analyser leurs conséquences sur le fonctionnement microbien et la multifonctionnalité des écosystèmes.

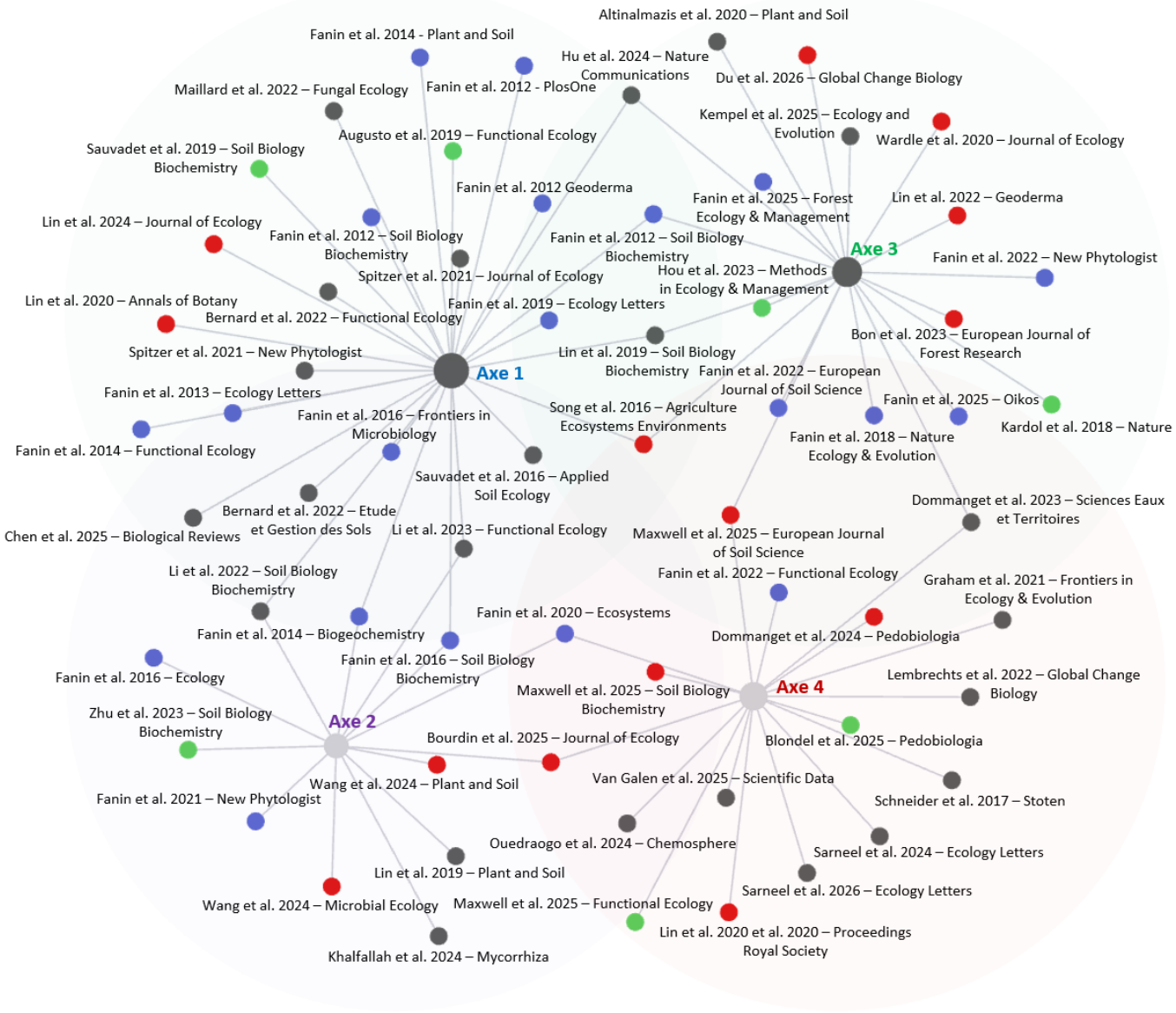



**Figure 9 - Réseau des publications structurées autour des différents axes de recherche.** Représentation du corpus d'articles scientifiques associés aux quatre axes thématiques de ce travail. Chaque nœud correspond à une publication et les connexions illustrent leur rattachement aux Axes scientifiques proposés pour mon HDR. Le code couleur des nœuds indique la position d'auteur : bleu = premier auteur, vert = second auteur, rouge = dernier auteur. Cette figure met en évidence la structuration progressive des contributions scientifiques et leur articulation autour des principales thématiques développées au cours des travaux. Ce travail m'a permis de prendre du recul sur l'ensemble de mes activités de recherche, de structurer mes idées et d'organiser cette HDR dans la perspective du concours de directeur de recherche. Tous les articles après Avril 2026 n'ont pas été inclus dans l'analyse .Ce graphiquea été réalisé à partir du logiciel Obsidian.

## 0.6 Organisation du document de travail pour la synthèse scientifique

Plutôt que d'adopter une présentation strictement chronologique de mes travaux, j'ai choisi d'organiser cette synthèse autour des **4 axes thématiques** structurants de mon projet de recherche présentés précédemment (**Figure 5**). Cette démarche vise à faire ressortir une certaine **cohérence scientifique** qui relie mes divers projets et objets d'étude, tout en mettant en perspective les **orientations** de mon **futur programme de recherche**. Cette organisation repose sur l'idée que l'**activité**, la **structure**, la **biomasse** et les **fonctions** des communautés microbiennes du sol sont modulées par un ensemble de facteurs **biotiques** et **abiotiques** interconnectés, opérant à différentes échelles **spatiales** et **temporelles**.

Les articles scientifiques auxquels j'ai contribué s'inscrivent ainsi dans le cadre conceptuel des Axes (**Figure 9**), qui constitue le fil conducteur de mon HDR et permet d'articuler processus écologiques, mécanismes microbiens et conséquences biogéochimiques à l'échelle des écosystèmes terrestres. En bref, l'Axe 1 examinera l'effet de la **qualité** des **ressources**, qu'elles soient d'origine **organique** ou **minérale**, sur les stratégies d'utilisation des substrats, le processus de décomposition et les flux biogéochimiques. Cet axe visera notamment à comprendre comment la **nature** et l'**hétérogénéité** des ressources influencent le fonctionnement microbien et la dynamique du carbone et des nutriments. L'**Axe 2** s'intéressera quant à lui à l'influence de l'**habitat**, en intégrant les propriétés **physico-chimiques** des **sols**, les **changements** d'**usage** des **terres** ainsi que les interactions entre compartiments **aériens** et **souterrains**. Il visera notamment à analyser le rôle des **filtres environnementaux** et **édaphiques** dans la structuration des communautés microbiennes et dans la distribution de leurs traits fonctionnels. L'**Axe 3** explorera de son côté plutôt les **interactions biotiques** entre **microorganismes**, **faune du sol** et **végétation**, en considérant à la fois les relations directes entre organismes vivants et les dynamiques associées à la **nécromasse**. Cet axe mettra l'accent sur la manière dont les interactions biologiques influencent la **stabilisation** de la matière organique, les **réseaux trophiques** souterrains et l'**efficacité** des processus de recyclage. Enfin, l'**Axe 4** analysera l'impact des changements globaux, tels que les **variations climatiques**, les **invasions biologiques** ou les **pollutions**, sur la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes, avec une attention particulière portée à leur capacité de résistance et d'adaptation face aux **perturbations environnementales**.

Pour chacun de ces axes, une introduction spécifique et un cadre conceptuel synthétique seront proposés afin de situer les **enjeux scientifiques** dans un contexte plus large. Ces éléments introductifs seront ensuite développés à partir de mes **propres travaux** et des **dispositifs expérimentaux** mobilisés, permettant d'illustrer de manière argumentée comment les communautés microbiennes contribuent au **(dé)couplage des cycles biogéochimiques**, à la **disponibilité des nutriments** et/ou à la **multifonctionnalité** des écosystèmes terrestres. Cette structuration thématique, bien que nécessairement partielle, offre un cadre analytique synthétique pour interpréter l'ensemble de mes recherches par '**groupement d'idées**', en espérant que le choix de structuration apparaisse clair aux lecteurs. L'objectif ultime sera de relier l'ensemble de ces travaux menés dans des contextes écologiques variés à une problématique centrale commune : **comprendre comment la biomasse, la diversité et l'activité des communautés microbiennes influencent les processus biogéochimiques, leurs rétroactions sur les écosystèmes, et leur réponse face aux changements environnementaux**.

## 0.7 Bibliographie de l'Introduction


Adhikari, K., & Hartemink, A. E. (2016). Linking soils to ecosystem services - A global review. *Geoderma*, *262*, 101-111. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.08.009

Aerts, R. (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos*, 439-449.

Allison, S. D. (2012). A trait-based approach for modelling microbial litter decomposition. *Ecology Letters*, *15*(9), 1058-1070. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01807.x

Allison, S. D., & Martiny, J. B. (2008). Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*, 11512-11519.

Angers, D. A., & Caron, J. (1998). Plant-induced Changes in Soil Structure: Processes and Feedbacks. *Biogeochemistry*, *42*(1), 55-72. https://doi.org/10.1023/A:1005944025343

Ayres, E., Steltzer, H., Simmons, B. L., Simpson, R. T., Steinweg, J. M., Wallenstein, M. D., Mellor, N., Parton, W. J., Moore, J. C., & Wall, D. H. (2009). Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biology and Biochemistry*, *41*(3), 606-610. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.12.022

Banerjee, S., Schlaeppi, K., & van der Heijden, M. G. A. (2018). Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. *Nature Reviews Microbiology*, *16*(9), 567-576. https://doi.org/10.1038/s41579-018-0024-1

Bardgett, R. D., Freeman, C., & Ostle, N. J. (2008). Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks. *The ISME Journal*, *2*(8), 805-814. https://doi.org/10.1038/ismej.2008.58

Bardgett, R. D., & van der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, *515*(7528), 505-511. https://doi.org/10.1038/nature13855

Bardgett, R. D., & Wardle, D. A. (2003). Herbivore-Mediated Linkages Between Aboveground and Belowground Communities. *Ecology*, *84*(9), 2258-2268. https://doi.org/10.1890/02-0274

Bardgett, R. D., & Wardle, D. A. (2010). *Aboveground-Belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford University Press.

Berg, B., McClaugherty, C., & Johansson, M.-B. (1993). Litter mass-loss rates in late stages of decomposition at some climatically and nutritionally different pine sites. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VIII. *Canadian Journal of Botany*, *71*(5), 680-692.

Blanchart, E., Lavelle, P., Braudeau, E., Le Bissonnais, Y., & Valentin, C. (1997). Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil Biology and Biochemistry, 5th International Symposium on Earthworm Ecology*, *29*(3), 431-439. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00042-9

Boer, W. de, Folman, L. B., Summerbell, R. C., & Boddy, L. (2005). Living in a fungal world: Impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiology Reviews*, *29*(4), 795-811. https://doi.org/10.1016/j.femsre.2004.11.005

Bonan, G. B. (2008). Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science*, *320*(5882), 1444-1449. https://doi.org/10.1126/science.1155121

Bradford, M. A., Wieder, W. R., Bonan, G. B., Fierer, N., Raymond, P. A., & Crowther, T. W. (2016). Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. *Nature Climate Change*, *6*(8), 751-758. https://doi.org/10.1038/nclimate3071

Brock, T. D. (1987). *The study of microorganisms in situ: Progress and problems*. *41*, 1-17.

Bundy, J. G., Davey, M. P., & Viant, M. R. (2009). Environmental metabolomics: A critical review and future perspectives. *Metabolomics*, *5*(1), 3-21. https://doi.org/10.1007/s11306-008-0152-0

Cadisch, G., & Giller, K. E. (1997). *Driven by nature: Plant litter quality and decomposition.*

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, *486*(7401), 59-67. https://doi.org/10.1038/nature11148

Clemmensen, K. E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R. D., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2013). Roots and Associated Fungi Drive Long-Term Carbon Sequestration in Boreal Forest. *Science*, *339*(6127), 1615-1618. https://doi.org/10.1126/science.1231923

Coleman, D. C., Crossley, D. A., & Hendrix, P. F. (2004). *Fundamentals of Soil Ecology*. Academic Press.

Coleman, D. C., & Whitman, W. B. (2005). Linking species richness, biodiversity and ecosystem function in soil systems. *Pedobiologia*, *49*(6), 479-497. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.05.006

Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Denef, K., & Paul, E. (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. https://doi.org/10.1111/gcb.12113

Courneya, K. S., & Carron, A. V. (1992). The Home Advantage In Sport Competitions: A Literature Review. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, *14*(1), 13-27. https://doi.org/10.1123/jsep.14.1.13

Coûteaux, M.-M., Bottner, P., & Berg, B. (1995). Litter decomposition, climate and liter quality. *Trends in Ecology & Evolution*, *10*(2), 63-66.

Crowther, T. W., Stanton, D. W., Thomas, S. M., A'Bear, A. D., Hiscox, J., Jones, T. H., Voříšková, J., Baldrian, P., & Boddy, L. (2013). Top-down control of soil fungal community composition by a globally distributed keystone consumer. *Ecology*, *94*(11), 2518-2528.

Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, *440*(7081), 165-173. https://doi.org/10.1038/nature04514

Ekschmitt, K., Kandeler, E., Poll, C., Brune, A., Buscot, F., Friedrich, M., Gleixner, G., Hartmann, A., Kästner, M., Marhan, S., Miltner, A., Scheu, S., & Wolters, V. (2008). Soil-carbon preservation through habitat constraints and biological limitations on decomposer activity. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, *171*(1), 27-35. https://doi.org/10.1002/jpln.200700051

Elser, J. J., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Ngai, J. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B., & Smith, J. E. (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, *10*(12), 1135-1142. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x

Elser, J. J., Sterner, R. W., Gorokhova, E., Fagan, W. F., Markow, T. A., Cotner, J. B., Harrison, J. F., Hobbie, S. E., Odell, G. M., & Weider, L. W. (2000). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, *3*(6), 540-550. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2000.00185.x

Falkowski, P. G., Fenchel, T., & Delong, E. F. (2008). The Microbial Engines That Drive Earth's Biogeochemical Cycles. *Science*, *320*(5879), 1034-1039. https://doi.org/10.1126/science.1153213

Fanin, N., Clemmensen, K. E., Lindahl, B. D., Farrell, M., Nilsson, M.-C., Gundale, M. J., Kardol, P., & Wardle, D. A. (2022b). Ericoid shrubs shape fungal communities and suppress organic matter decomposition in boreal forests. *New Phytologist*, *236*(2), 684-697. https://doi.org/10.1111/nph.18353

Fanin, N., Fromin, N., Barantal, S., & Hättenschwiler, S. (2017). Stoichiometric plasticity of microbial communities is similar between litter and soil in a tropical rainforest. *Scientific Reports*, *7*(1), 12498. https://doi.org/10.1038/s41598-017-12609-8

Fanin, N., Fromin, N., Buatois, B., & Hättenschwiler, S. (2013). An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter-microbe system. *Ecology Letters*, *16*(6), 764-772. https://doi.org/10.1111/ele.12108

Fanin, N., Hättenschwiler, S., & Fromin, N. (2014). Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. *Plant and Soil*, *379*(1), 79-91. https://doi.org/10.1007/s11104-014-2051-7

Fanin, N., Fromin, N., & Bertrand, I. (2016a). Functional breadth and home-field advantage generate functional differences among soil microbial decomposers. *Ecology*, *97*(4), 1023-1037. https://doi.org/10.1890/15-1263.1

Fanin, N., Moorhead, D., & Bertrand, I. (2016b). Eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors reveal differential C, N, P dynamics in decaying litter along a land-use gradient. *Biogeochemistry*, *129*(1), 21-36. https://doi.org/10.1007/s10533-016-0217-5

Fanin, N., Hättenschwiler, S., Chavez Soria, P. F., & Fromin, N. (2016c). (A)synchronous Availabilities of N and P Regulate the Activity and Structure of the Microbial Decomposer Community. *Frontiers in Microbiology*, *6*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01507

Fanin, N., & Bertrand, I. (2016). 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. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.007

Fanin, N., Mooshammer, M., Sauvadet, M., Meng, C., Alvarez, G., Bernard, L., Bertrand, I., Blagodatskaya, E., Bon, L., Fontaine, S., Niu, S., Lashermes, G., Maxwell, T. L., Weintraub, M. N., Wingate, L., Moorhead, D., & Nottingham, A. T. (2022). Soil enzymes in response to climate warming: Mechanisms and feedbacks. *Functional Ecology*, *36*(6), 1378-1395. https://doi.org/10.1111/1365-2435.14027

Faust, K., & Raes, J. (2012). Microbial interactions: From networks to models. *Nature Reviews Microbiology*, *10*(8), 538-550. https://doi.org/10.1038/nrmicro2832

Fierer, N. (2017). Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, *15*(10), 579-590. https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87

Fierer, N., Bradford, M. A., & Jackson, R. B. (2007). Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology*, *88*(6), 1354-1364.

Fierer, N., Leff, J. W., Adams, B. J., Nielsen, U. N., Bates, S. T., Lauber, C. L., Owens, S., Gilbert, J. A., Wall, D. H., & Caporaso, J. G. (2012). Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(52), 21390-21395. https://doi.org/10.1073/pnas.1215210110

Fontaine, S., Mariotti, A., & Abbadie, L. (2003). The priming effect of organic matter: A question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry*, *35*(6), 837-843. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00123-8

German, D. P., Weintraub, M. N., Grandy, A. S., Lauber, C. L., Rinkes, Z. L., & Allison, S. D. (2011). Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies. *Soil Biology and Biochemistry*, *43*(7), 1387-1397. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.03.017

Geyer, K. M., Kyker-Snowman, E., Grandy, A. S., & Frey, S. D. (2016). Microbial carbon use efficiency: Accounting for population, community, and ecosystem-scale controls over the fate of metabolized organic matter. *Biogeochemistry*, *127*(2), 173-188. https://doi.org/10.1007/s10533-016-0191-y

Gholz, H. L., Wedin, D. A., Smitherman, S. M., Harmon, M. E., & Parton, W. J. (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. https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00349.x

Gobat, J.-M., Aragno, M., & Matthey, W. (2010). *Le sol vivant: Bases de pédologie, biologie des sols*. EPFL Press.

Handelsman, J. (2004). Metagenomics: Application of genomics to uncultured microorganisms. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, *68*(4), 669-685.

Hinsinger, P. (2001). Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: A review. *Plant and Soil*, *237*(2), 173-195. https://doi.org/10.1023/A:1013351617532

Hodgson, J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P., & Thompson, K. (1999). Allocating C-S-R Plant Functional Types: A Soft Approach to a Hard Problem. *Oikos*, *85*(2), 282-294. https://doi.org/10.2307/3546494

Hunter, M. D., & Price, P. W. (1992). Playing Chutes and Ladders: Heterogeneity and the Relative Roles of Bottom-Up and Top-Down Forces in Natural Communities. *Ecology*, *73*(3), 724-732.

IPCC. (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, Ö. Yelekçi, R. Yu, & B. Zhou, Eds.). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/9781009157896

Keiser, A. D., Keiser, D. A., Strickland, M. S., & Bradford, M. A. (2014). Disentangling the mechanisms underlying functional differences among decomposer communities. *Journal of Ecology*, *102*(3), 603-609. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12220

Kramer, C., & Gleixner, G. (2008). Soil organic matter in soil depth profiles: Distinct carbon preferences of microbial groups during carbon transformation. *Soil Biology and Biochemistry*, *40*(2), 425-433. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.09.016

Krause, S., Le Roux, X., Niklaus, P. A., Van Bodegom, P. M., Lennon, J. T., Bertilsson, S., Grossart, H.-P., Philippot, L., & Bodelier, P. L. E. (2014). Trait-based approaches for understanding microbial biodiversity and ecosystem functioning. *Frontiers in Microbiology*, *5*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00251

Kuzyakov, Y., & Blagodatskaya, E. (2015). Microbial hotspots and hot moments in soil: Concept & review. *Soil Biology and Biochemistry*, *83*, 184-199. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.025

Lavelle, P., Barot, S., Blouin, M., Decaëns, T., Jimenez, J. J., & Jouquet, P. (2007). Earthworms as key actors in self-organized soil systems. In *Theoretical Ecology Series* (Vol. 4, pp. 77-I). Elsevier. https://doi.org/10.1016/S1875-306X(07)80007-4

Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P., & Rossi, J.-P. (2006). Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology, ICSZ*, *42*, S3-S15. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002

Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, *16*(5), 545-556. https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. D. A. (1997). Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, *12*(12), 474-478. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01219-6

Liang, C., Schimel, J. P., & Jastrow, J. D. (2017). The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, *2*(8), 17105. https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2017.105

Makkonen, M., Berg, M. P., Handa, I. T., Hättenschwiler, S., van Ruijven, J., van Bodegom, P. M., & Aerts, R. (2012). Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. *Ecology Letters*, *15*(9), 1033-1041. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01826.x

Malik, A. A., Chowdhury, S., Schlager, V., Oliver, A., Puissant, J., Vazquez, P. G. M., Jehmlich, N., von Bergen, M., Griffiths, R. I., & Gleixner, G. (2016). Soil Fungal:Bacterial Ratios Are Linked to Altered Carbon Cycling. *Frontiers in Microbiology*, *7*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01247

Malik, A. A., Martiny, J. B. H., Brodie, E. L., Martiny, A. C., Treseder, K. K., & Allison, S. D. (2020). Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *The ISME Journal*, *14*(1), 1-9. https://doi.org/10.1038/s41396-019-0510-0

Manzoni, S., Taylor, P., Richter, A., Porporato, A., & Ågren, G. I. (2012). Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, *196*(1), 79-91. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04225.x

Martiny, J. B. H., Jones, S. E., Lennon, J. T., & Martiny, A. C. (2015). Microbiomes in light of traits: A phylogenetic perspective. *Science*, *350*(6261), aac9323. https://doi.org/10.1126/science.aac9323

McGuire, K. L., Zak, D. R., Edwards, I. P., Blackwood, C. B., & Upchurch, R. (2010). Slowed decomposition is biotically mediated in an ectomycorrhizal, tropical rain forest. *Oecologia*, *164*(3), 785-795. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1686-1

Meentemeyer, V. (1978). Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*, *59*(3), 465-472.

Millennium Ecosystem Assessment (Ed.). (2005). *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press.

Moorhead, D. L., & Sinsabaugh, R. L. (2006). A theoretical model of litter decay and microbial interaction. *Ecological Monographs*, *76*(2), 151-174.

Moran, M. A., Satinsky, B., Gifford, S. M., Luo, H., Rivers, A., Chan, L.-K., Meng, J., Durham, B. P., Shen, C., Varaljay, V. A., Smith, C. B., Yager, P. L., & Hopkinson, B. M. (2013). Sizing up metatranscriptomics. *The ISME Journal*, *7*(2), 237-243. https://doi.org/10.1038/ismej.2012.94

Nannipieri, P., Giagnoni, L., Renella, G., Puglisi, E., Ceccanti, B., Masciandaro, G., Fornasier, F., Moscatelli, M. C., & Marinari, S. (2012). Soil enzymology: Classical and molecular approaches. *Biology and Fertility of Soils*, *48*(7), 743-762. https://doi.org/10.1007/s00374-012-0723-0

Nevill, A. M., & Holder, R. L. (1999). Home Advantage in Sport. *Sports Medicine*, *28*(4), 221-236. https://doi.org/10.2165/00007256-199928040-00001

Peñuelas, J., Poulter, B., Sardans, J., Ciais, P., van der Velde, M., Bopp, L., Boucher, O., Godderis, Y., Hinsinger, P., Llusia, J., Nardin, E., Vicca, S., Obersteiner, M., & Janssens, I. A. (2013). Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Communications*, *4*(1), 2934. https://doi.org/10.1038/ncomms3934

Prosser, J. I., Bohannan, B. J. M., Curtis, T. P., Ellis, R. J., Firestone, M. K., Freckleton, R. P., Green, J. L., Green, L. E., Killham, K., Lennon, J. J., Osborn, A. M., Solan, M., van der Gast, C. J., & Young, J. P. W. (2007). The role of ecological theory in microbial ecology. *Nature Reviews Microbiology*, *5*(5), 384-392. https://doi.org/10.1038/nrmicro1643

Putten, W. H. V. der, Vet, L. E. M., Harvey, J. A., & Wäckers, F. L. (2001). Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends in Ecology & Evolution*, *16*(10), 547-554. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02265-0

Putten, W. H. van der. (1997). Plant-soil feedback as a selective force. *Trends in Ecology & Evolution*, *12*(5), 169-170. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01006-9

Ramirez, K. S., Craine, J. M., & Fierer, N. (2012). Consistent effects of nitrogen amendments on soil microbial communities and processes across biomes. *Global Change Biology*, *18*(6), 1918-1927. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02639.x

Riesenfeld, C. S., Schloss, P. D., & Handelsman, J. (2004). Metagenomics: Genomic Analysis of Microbial Communities. *Annual Review of Genetics*, *38*(Volume 38, 2004), 525-552. https://doi.org/10.1146/annurev.genet.38.072902.091216

Sardans, J., Rivas-Ubach, A., & Peñuelas, J. (2012). The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *14*(1), 33-47. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.08.002

Schimel, J., & Schaeffer, S. M. (2012). Microbial control over carbon cycling in soil. *Frontiers in Microbiology*, *3*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00348

Schlesinger, W., & Bernhardt, E. (2013). *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change, Academic*.

Sinsabaugh, R. L., Lauber, C. L., Weintraub, M. N., Ahmed, B., Allison, S. D., Crenshaw, C., Contosta, A. R., Cusack, D., Frey, S., Gallo, M. E., Gartner, T. B., Hobbie, S. E., Holland, K., Keeler, B. L., Powers, J. S., Stursova, M., Takacs-Vesbach, C., Waldrop, M. P., Wallenstein, M. D., … Zeglin, L. H. (2008). Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, *11*(11), 1252-1264. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01245.x

Sterner, R. W., & Elser, J. J. (2003). *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton university press.

Strickland, M. S., Lauber, C., Fierer, N., & Bradford, M. A. (2009). Testing the functional significance of microbial community composition. *Ecology*, *90*(2), 441-451. https://doi.org/10.1890/08-0296.1

Strickland, M. S., & Rousk, J. (2010). Considering fungal:bacterial dominance in soils - Methods, controls, and ecosystem implications. *Soil Biology and Biochemistry*, *42*(9), 1385-1395. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.05.007

Todd-Brown, K. E., Hopkins, F. M., Kivlin, S. N., Talbot, J. M., & Allison, S. D. (2012). A framework for representing microbial decomposition in coupled climate models. *Biogeochemistry*, *109*(1), 19-33.

Torsvik, V., & Øvreås, L. (2002). Microbial diversity and function in soil: From genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology*, *5*(3), 240-245. https://doi.org/10.1016/S1369-5274(02)00324-7

Trap, J., Bonkowski, M., Plassard, C., Villenave, C., & Blanchart, E. (2016). Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil*, *398*(1), 1-24. https://doi.org/10.1007/s11104-015-2671-6

Tuomela, M., Vikman, M., Hatakka, A., & Itävaara, M. (2000). Biodegradation of lignin in a compost environment: A review. *Bioresource Technology*, *72*(2), 169-183. https://doi.org/10.1016/S0960-8524(99)00104-2

Van Der Heijden, M. G. A., Bardgett, R. D., & Van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, *11*(3), 296-310. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882-892. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x

Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z., & Chadwick, O. A. (2010). Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, *20*(1), 5-15. https://doi.org/10.1890/08-0127.1

Wagg, C., Bender, S. F., Widmer, F., & Van Der Heijden, M. G. (2014). Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(14), 5266-5270.

Wall, D. H., & Bardgett, R. D. (2012). *Soil Ecology and Ecosystem Services*. OUP Oxford.

Wall, D. H., Bradford, M. A., ST. JOHN, M. G., Trofymow, J. A., Behan-Pelletier, V., Bignell, D. E., Dangerfield, J. M., Parton, W. J., Rusek, J., & Voigt, W. (2008). Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology*, *14*(11), 2661-2677.

Wardle, D. A. (2013). *Communities and ecosystems: Linking the aboveground and belowground components*. Princeton University Press.

Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setala, H., Van Der Putten, W. H., & Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, *304*(5677), 1629-1633.

Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., & Eriksson, O. (1999). Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, *10*(5), 609-620. https://doi.org/10.2307/3237076

Widder, S., Allen, R. J., Pfeiffer, T., Curtis, T. P., Wiuf, C., Sloan, W. T., Cordero, O. X., Brown, S. P., Momeni, B., Shou, W., Kettle, H., Flint, H. J., Haas, A. F., Laroche, B., Kreft, J.-U., Rainey, P. B., Freilich, S., Schuster, S., Milferstedt, K., … Soyer, O. S. (2016). Challenges in microbial ecology: Building predictive understanding of community function and dynamics. *The ISME Journal*, *10*(11), 2557-2568. https://doi.org/10.1038/ismej.2016.45

Wieder, W. R., Allison, S. D., Davidson, E. A., Georgiou, K., Hararuk, O., He, Y., Hopkins, F., Luo, Y., Smith, M. J., Sulman, B., Todd-Brown, K., Wang, Y.-P., Xia, J., & Xu, X. (2015). Explicitly representing soil microbial processes in Earth system models. *Global Biogeochemical Cycles*, *29*(10), 1782-1800. https://doi.org/10.1002/2015GB005188

Wieder, W. R., Bonan, G. B., & Allison, S. D. (2013). Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes. *Nature Climate Change*, *3*(10), 909-912. https://doi.org/10.1038/nclimate1951

Woodward, F. I., & Cramer, W. (1996). Plant functional types and climatic change: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, *7*(3), 306-308. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.1996.tb00489.x

# Axe 1

# Importance de la qualité des ressources sur le fonctionnement microbien du sol

*« Se ressourcer, c'est donner du temps à ce qui nous construit*. »*

*le retour au calme n'est pas du temps perdu : c'est un temps qui nous renforce et nous permet d'avancer ensuite plus efficacement.



Lac de montagne en Toscane - Italie, un lieu de calme et de ressourcement, que j'ai eu la chance de visiter avec ma famille dans le but de retrouver l'essentiel. **Photo: N. Fanin**.

# Axe 1. Importance de la qualité des ressources sur le fonctionnement microbien du sol

**AXE 1 : IMPORTANCE DE LA QUALITE DES RESSOURCES SUR LE FONCTIONNEMENT MICROBIEN DU SOL ..... 103**

1.1 CONTEXTE GENERAL SUR LES RELATIONS ENTRE LES MICROORGANISMES ET LEURS RESSOURCES ..... 103

1.2 LA QUALITE DES LITIERES ET LA DISPONIBILITE EN NUTRIMENTS DU SOL CONTROLENT L'EXPLOITATION MICROBIENNE DES RESSOURCES ..... 107

1.3 LES BESOINS NUTRITIONNELS MICROBIENS REGULENT LA DECOMPOSITION ET LE COUPLAGE DES CYCLES C-N-P ..... 113

*1.3.1 Contraintes stœchiométriques et utilisation des ressources ..... 113*

*1.3.2 Différences de besoins nutritionnels et plasticité stoechimétrique ..... 113*

*1.3.3 Contraintes nutritionnelles, activités enzymatiques et couplage de cycles biogéochimiques ..... 115*

*1.3.4 Contraintes nutritionnelles et priming effect ..... 117*

1.4 ALTERER LA DISPONIBILITE DES RESSOURCES MODIFIE DIVERSITE ET LA STRUCTURE DES COMMUNAUTES MICROBIENNES ..... 123

*1.4.1 Enrichissement en ressources et perte de biodiversité microbienne des sols ..... 123*

*1.4.2 Changements de ressources et réorganisation des communautés microbiennes : bactéries, champignons et stratégies d'utilisation des substrats ..... 125*

*1.4.3 Qualité des ressources et structuration de la diversité microbienne à l'échelle taxonomique et fonctionnelle ..... 129*

*1.4.4 Changement de qualité des ressources le long de gradients : exemple sur la structuration des communautés fongiques ..... 131*

*1.4.5 Rétroactions plante-sol pilotées par les ressources et les communautés microbiennes ..... 133*

1.5 SYNTHESE DE L'AXE 1 - LA RESSOURCE COMME FILTRE ET MOTEUR DU FONCTIONNEMENT MICROBIEN DES SOLS ..... 134

*1.5.1 Vers une écologie microbienne fonctionnelle centrée sur l'acquisition et l'utilisation des ressources ..... 135*

*1.5.2 Fonctionnalité centrée sur les communautés microbiennes : un triptyque biomasse-diversité-activité ..... 137*

*1.5.3 Ressources multipartites : partitionnement entre litière, sol et microorganismes pour comprendre le couplage entre cycles biogéochimiques ..... 139*

*1.5.4 Dépasser les cadres r/K et copiotrophes-oligotrophes pour décrire les stratégies microbiennes ..... 141*

1.6 BIBLIOGRAPHIE DE L'AXE 1 ..... 144

# Axe 1

# Importance de la qualité des ressources sur le fonctionnement microbien du sol

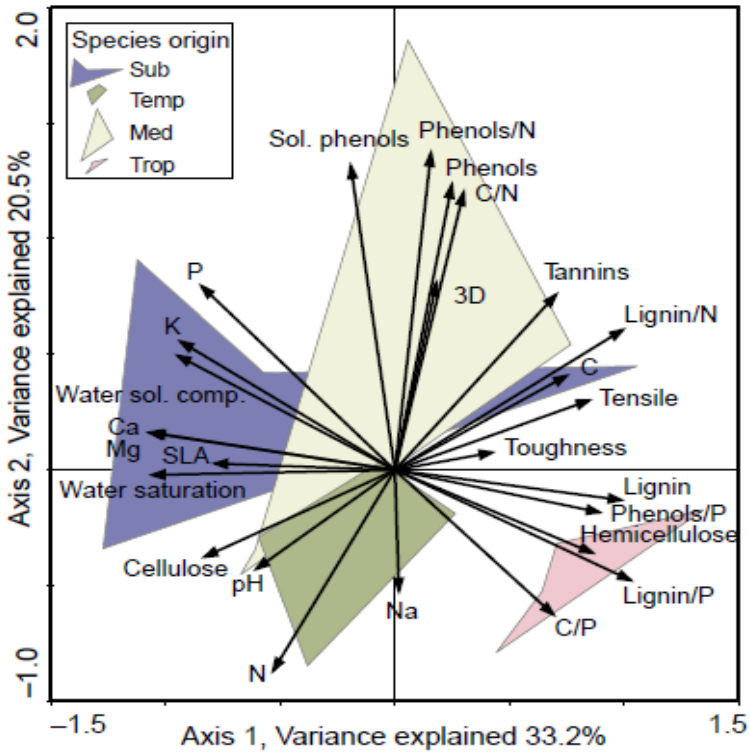



**Figure 10 - Traits de litière selon l'origine biogéographique des espèces.** Analyse en composantes principales (ACP) représentant l'ordination de 26 traits de litière (flèches) et de 12 espèces végétales (polygones), regroupées selon leur origine biogéographique (quatre espèces par biome : subarctique, tempéré, méditerranéen et tropical). Cette figure est tirée de Makkonen et al. (2012) - *Ecology Letters*.

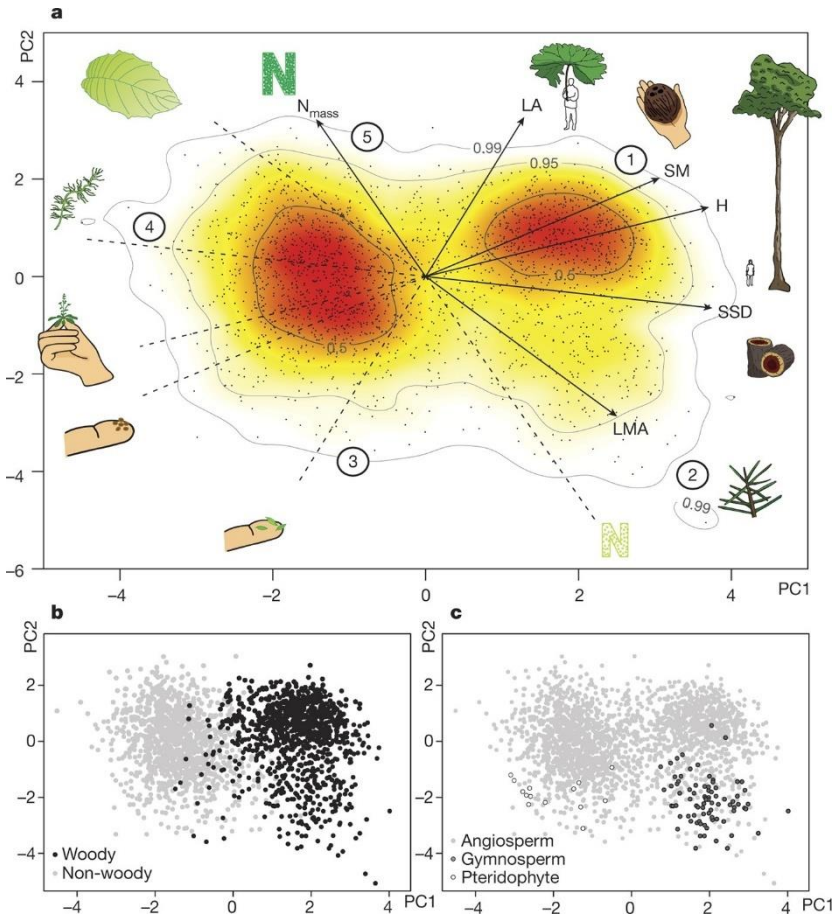



**Figure 11 - Spectre fonctionnel des traits fonctionnels des plantes vasculaires.** (**a**) Projection des espèces végétales vasculaires dans l'espace fonctionnel défini par les deux premiers axes d'une analyse en composantes principales (PC1 et PC2), basée sur six traits fonctionnels majeurs. Les flèches représentent les gradients de traits, tandis que le gradient de couleur indique la densité des espèces dans l'espace des traits, des zones à forte densité aux zones plus rares. Les pannels inférieurs illustrent la distribution des principales formes de croissance (**b**) et des grands groupes taxonomiques (**c**) au sein de ce spectre fonctionnel global. Figure tirée de Díaz et al. (2016) - *Nature*.

# Axe 1 : Importance de la qualité des ressources sur le fonctionnement microbien du sol

## 1.1 Contexte général sur les relations entre les microorganismes et leurs ressources

Jusqu'à récemment, les caractéristiques physiques et chimiques intrinsèques aux **litières**, généralement décrites à travers leurs **ratios stœchiométriques C:N:P** ou leur composition **biochimique**, étaient considérées comme les principaux facteurs prédictifs des taux de décomposition et de minéralisation des nutriments dans les écosystèmes terrestres (Melillo et al., 1982 ; Aber et al., 1990 ; Aerts, 1997 ; Cornelissen et al., 1999 ; Cornwell et al., 2008 ; Berg & McClaugherty, 2013). Dans cette perspective, la dynamique de décomposition dépend avant tout de la **qualité de la ressource organique** retournant au sol *via* les litières aériennes, les racines mortes et les exsudats racinaires. Les différences **interspécifiques** de **traits végétaux**, en particulier la teneur en nutriments (Fanin et al., 2011) , la densité des tissus ou la concentration en composés structuraux comme la lignine et les composés phénoliques (Coq et al., 2010), ont ainsi été largement utilisées pour expliquer les variations observées dans la **vitesse de décomposition** des résidus végétaux à travers différents biomes (Cornelissen et al., 1999 ; Wardle et al., 2004 ; Hättenschwiler et al., 2005 ; Cornwell et al., 2008). Par exemple, dans une étude de transplantation réciproque de litières issues de douze espèces végétales entre plusieurs biomes, Makkonen et al. (2012) ont montré qu'un nombre limité de caractéristiques chimiques des litières, telles que la concentration en **magnésium** ou en **tannins**, expliquait une grande partie de la **variation observée** dans la **perte de masse** des résidus végétaux à large échelle spatiale (**Figure 10**). Plus généralement, la décomposition initiale des litières est souvent associée à une consommation rapide des fractions carbonées facilement accessibles, riches en composés solubles et en holocellulose, tandis que les fractions plus enrichies en lignine, cires et métabolites secondaires contrôlent les phases plus tardives de décomposition (Melillo et al., 1982 ; Berg & McClaugherty, 2013). Cette vision centrée sur la qualité des substrats a été renforcée par les approches basées sur les **traits fonctionnels** des plantes, qui ont permis de relier les stratégies d'acquisition des ressources végétales aux propriétés de leurs litières. En effet, les espèces associées à des stratégies dites **acquisitives**, produisant des feuilles riches en nutriments et à durée de vie courte, génèrent généralement des litières se décomposant rapidement, tandis que les espèces associées à des stratégies dites **conservatrices** produisent des tissus plus résistants à la dégradation, conduisant à des dynamiques plus lentes de recyclage de la matière organique (Reich et al., 1997 ; Wright et al., 2004 ; Freschet et al., 2012 ; Reich, 2014). Cette structuration des stratégies végétales le long d'un **gradient fonctionnel** continu est illustrée par le 'spectre économique des feuilles' ('**Leaf Economics Spectrum**' en anglais), qui relie les principaux traits foliaires à l'échelle globale. La **Figure 11** met en évidence l'organisation des espèces selon des gradients de traits acquisitifs *versus* conservateurs (par exemple SLA *versus* LDMC), fournissant un cadre conceptuel central pour comprendre comment la **variation des traits végétaux** influence la qualité des ressources et les processus associés (Diaz et al., 2016). Plus récemment, ce cadre conceptuel a été étendu aux **tissus souterrains**, montrant que des gradients fonctionnels similaires existent également pour les racines. Les travaux de Bergmann et al. (2020) ont notamment démontré que les **traits racinaires** s'organisent le long d'un spectre économique global

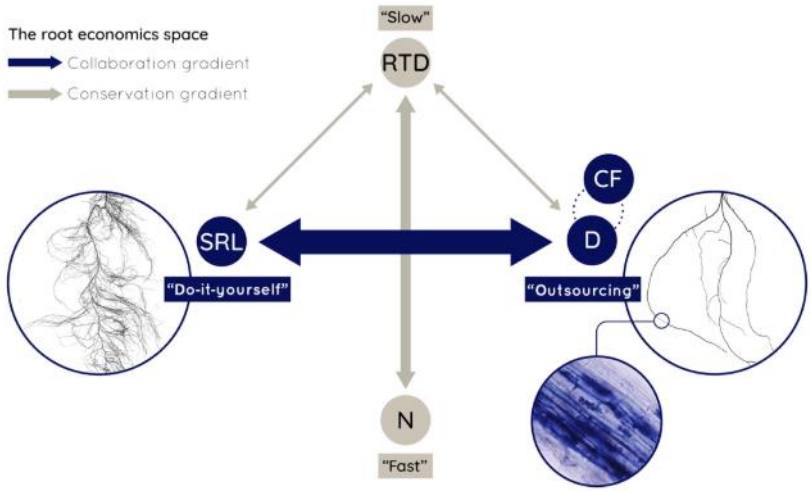



**Figure 12 - Cadre conceptuel du spectre économique des racines (*Root Economics Spectrum*).** Organisation des stratégies fonctionnelles des racines selon deux gradients indépendants. Le gradient vertical représente un axe de conservation des ressources, opposant des stratégies rapides (*fast*), associées à des racines riches en azote et à fort taux métabolique, à des stratégies lentes (*slow*) caractérisées par une forte densité tissulaire et une plus grande longévité. Le gradient horizontal correspond à un axe de collaboration, traduisant un compromis entre une stratégie d'exploration directe du sol (*do-it-yourself*), associée à une forte longueur spécifique des racines (SRL) et une stratégie d'*outsourcing* reposant sur l'association avec les champignons mycorhiziens, impliquant un diamètre racinaire plus élevé (D) et une plus grande fraction corticale (CF). Figure tirée de Bergmann et al. (2020) - *Science Advances*.

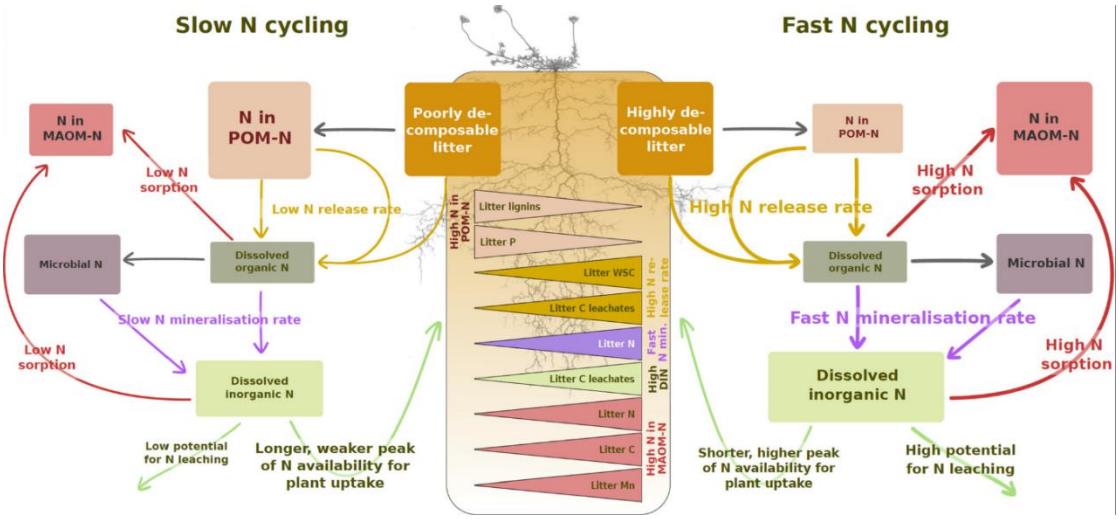



**Figure 13 - Schéma conceptuel des effets 'afterlife' des traits des litières foliaires et racinaires sur le cycle de l'azote du sol.** Synthèse conceptuelle de la dynamique du cycle de l'azote (N) dans le sol en fonction des caractéristiques initiales des litières végétales. Les boîtes représentent les différents compartiments du N et leur taille indique l'importance relative des pools, tandis que l'épaisseur des flèches illustre l'intensité relative des flux entre compartiments. Les deux côtés du schéma opposent des litières faiblement décomposables, associées à un cycle lent du N, à des litières hautement décomposables conduisant à un cycle rapide du N. Les boîtes triangulaires centrales indiquent les effets des traits initiaux des litières sur les différents compartiments et processus, la direction des triangles représentant le sens de l'effet et leur couleur le compartiment concerné. POM : matière organique particulaire ; MAOM : matière organique associée aux minéraux ; WSC : composés solubles dans l'eau ; DIN : azote inorganique dissous ; min. : taux de minéralisation. Figure adaptée de Wambsganss et al. (2025) - *Journal of Ecology*.

intégrant des compromis entre stratégies d'acquisition rapide des ressources et investissements dans des structures plus durables. La **Figure 12** illustre l'intégration des stratégies fonctionnelles racinaires au sein du cadre plus général des stratégies d'acquisition des ressources chez les plantes, au même titre que pour les parties aériennes. En complément du gradient de conservation des ressources opposant stratégies rapides et lentes, Bergmann et al. (2020) proposent un second axe indépendant, qualifié de gradient de collaboration, qui traduit un compromis entre une stratégie '***do-it-yourself***', reposant sur une exploration directe du sol par des racines fines et allongées, et une stratégie '*d'**outsourcing***', fondée sur l'investissement dans des **symbioses mycorhiziennes**. Ce cadre conceptuel élargit ainsi le spectre économique classique en intégrant explicitement le rôle des interactions biotiques souterraines dans l'acquisition des nutriments. Toutefois, même si ces approches ont permis de mieux comprendre comment les **stratégies fonctionnelles** des plantes structurent l'acquisition des ressources et les interactions avec le **microbiome** du sol, les conséquences de ces stratégies sur le devenir des tissus après leur sénescence demeurent encore partiellement comprises. Cette coordination entre traits des plantes vivantes et décomposition ultérieure de leurs tissus, parfois qualifiée '*d'**afterlife effect***', montre que les stratégies d'acquisition des ressources végétales conditionnent indirectement le fonctionnement biogéochimique des sols (Freschet et al., 2012 ; Lin et al., 2019). La **Figure 13** illustre bien ce principe en montrant comment les traits initiaux des litières peuvent entraîner des effets '***post-mortem***' durables sur la dynamique du cycle de l'azote du sol, en influençant la vitesse de minéralisation, la disponibilité en nutriments et le devenir des différents pools de matière organique (Wambsganss et al., 2025). Cet exemple met en évidence que les caractéristiques des tissus végétaux continuent de structurer les processus biogéochimiques bien **après la mort** des **organes**, et qu'il faut considérer les traits des plantes non pas seulement pendant le cycle de vie, mais aussi après la sénescence.

Dans ce contexte, la **qualité chimique** des **litières foliaires** et **racinaires** a longtemps été considérée comme un **déterminant majeur** de la dynamique de **décomposition** de la matière organique, suggérant que la **nature** des apports végétaux constituait l'un des **principaux moteurs** du **recyclage** de la MO dans les écosystèmes terrestres. Cependant, ces approches, centrées sur les propriétés intrinsèques des substrats, supposent implicitement une réponse relativement uniforme des communautés de décomposeurs face à des ressources similaires. Or, de nombreuses études ont montré que des litières chimiquement proches peuvent présenter des **dynamiques de décomposition très contrastées** selon le **contexte environnemental** et les **communautés biologiques** impliquées (Strickland et al., 2009 ; Hättenschwiler et al., 2011). Ces observations indiquent que la qualité intrinsèque des substrats, bien que fondamentale, ne suffit pas à expliquer à elle seule la variabilité des processus de recyclage de la matière organique, et soulignent la nécessité d'intégrer explicitement le **rôle des organismes** et des **conditions écologiques**.

Dans cette perspective, la compréhension du rôle du **couvert végétal**, à travers la qualité mais aussi la quantité des apports organiques, **en interaction avec les stratégies microbiennes**, a progressivement occupé une place centrale dans la littérature scientifique. En effet, une ressource facilement dégradable favorise généralement des microorganismes à croissance rapide, souvent qualifiés de **copiotrophes**, tandis que des substrats plus complexes sélectionnent des communautés **oligotrophes** capables d'exploiter des composés plus récalcitrants, souvent associées à des dynamiques de **croissance plus lentes** (Fierer et al., 2007 ; Kramer & Gleixner, 2008 ; Strickland & Rousk, 2010). Ainsi, la nature des apports végétaux influence non seulement

la vitesse de décomposition de la matière organique, mais également les **trajectoires** de **fonctionnement microbien** et les cycles biogéochimiques associés. Par exemple, le remplacement d'un peuplement diversifié de feuillus par une monoculture de conifères conduit généralement à une production de litières plus lignifiées et plus acides, ce qui favorise à son tour des vitesses de décomposition plus lentes et une sélection de **communautés microbiennes spécialisées** dans la dégradation de composés complexes (Fanin et al., 2025). Ces changements peuvent avoir des conséquences durables sur le **stockage du carbone** et la **disponibilité des nutriments** dans les sols forestiers (Wardle et al., 2004 ; Prescott, 2010 ; Fanin et al., 2022).

C'est dans ce contexte général que s'est positionné **une grande partie de mes travaux portant sur les besoins élémentaires des communautés microbiennes du sol**. Mes travaux ont notamment contribué à montrer que la qualité des ressources végétales constitue un **filtre majeur** structurant le **fonctionnement microbien** des sols, mais que la réponse des microorganismes dépend également de leur **capacité fonctionnelle** à **exploiter ces ressources** (Fanin et al., 2014). Par exemple, nous avons démontré que la décomposition de litières contrastées s'accompagne de changements dans la **structure** et l'**activité** des communautés microbiennes, traduisant des **stratégies différentielles** d'exploitation des substrats disponibles (Fanin et al., 2011 ; Fanin et al., 2013). Ces résultats suggèrent que la **qualité des ressources ne détermine pas uniquement** la **vitesse de décomposition**, mais agit également comme un filtre écologique sélectionnant des communautés microbiennes aux **capacités fonctionnelles contrastées**. Ainsi, ces résultats montrent que la décomposition ne dépend pas uniquement des propriétés intrinsèques des substrats, mais aussi de la capacité fonctionnelle des communautés microbiennes à les exploiter. Comme l'ont notamment souligné Strickland et al. (2009) dans leur étude intitulée '***Decomposition in the eyes of the beholder***', une même ressource peut être perçue et exploitée différemment selon la communauté de décomposeurs en présence, conduisant à des dynamiques de décomposition contrastées malgré des propriétés chimiques similaires. Cette perspective met en évidence que la décomposition ne dépend pas uniquement de la qualité de la ressource, mais aussi de l'identité et des **capacités fonctionnelles** des **organismes** qui la dégradent. En conclusion de cette section introductive de l'**Axe 1**, cette limite des approches centrées exclusivement sur la qualité des ressources (bien que tout de même très importante, il faut le souligner) constitue précisément le point de départ de mes travaux présentés dans cet Axe. Dans les sections suivantes, nous examinerons successivement comment la qualité des litières interagit avec la disponibilité en nutriments du sol, comment les besoins nutritionnels propres aux microorganismes régulent les flux de carbone et de nutriments, puis comment les modifications de disponibilité des ressources influencent la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes. **L'objectif est ainsi de replacer explicitement les microorganismes au cœur des processus contrôlant l'exploitation des ressources organiques et le fonctionnement biogéochimique au sein des écosystèmes terrestres.** Le but n'est pas forcément d'être exhaustif sur l'ensemble des résultats et des travaux menés, mais plutôt de donner une vision globale de l'ensemble en prenant un peu de recul et en sélectionnant quelques résultats marquants.

## 1.2 La qualité des litières et la disponibilité en nutriments du sol contrôlent l'exploitation microbienne des ressources

### 1.2.1 Variabilité de qualité des litières et exploitation microbienne des ressources

La qualité des ressources organiques retournant au sol constitue un déterminant majeur des processus de décomposition. Comme évoqué dans le préambule de cette section, les résidus végétaux présentent une forte variabilité de composition chimique, influençant directement leur vitesse de décomposition. Toutefois, au-delà de cette qualité intrinsèque, la capacité des microorganismes à exploiter ces ressources dépend également de la **disponibilité en éléments nutritifs dans le sol**. Lorsque les litières présentent des rapports **C:N ou C:P élevés**, les microorganismes doivent **mobiliser** davantage de nutriments issus du sol afin de soutenir leur croissance et la production d'**enzymes extracellulaires**, ce qui peut ralentir la transformation de la MO et conduire à une **immobilisation** temporaire des nutriments (Manzoni et al., 2010 ; Mooshammer et al., 2014 ; Sinsabaugh et al., 2008). À l'inverse, des ressources relativement riches en nutriments favorisent une croissance microbienne plus rapide et une décomposition accélérée, conduisant à une **libération** plus précoce des éléments nutritifs. Ces observations montrent que la qualité effective d'une ressource dépend étroitement du **contexte nutritionnel** dans lequel s'effectue la décomposition. Plusieurs travaux ont ainsi mis en évidence que des substrats carbonés similaires peuvent être exploités différemment selon la **fertilité du sol**, la disponibilité relative en nutriments conditionnant l'**investissement microbien** dans la production d'enzymes extracellulaires ou la croissance en biomasse (Wallenstein & Weintraub, 2008 ; Manzoni et al., 2010 ; Sinsabaugh et al., 2013). Ainsi, lorsque certains nutriments deviennent limitants, les communautés microbiennes **réorientent** en effet leur **allocation métabolique** vers l'**acquisition** de ces **éléments**, modifiant ainsi la dynamique de décomposition et le recyclage des nutriments. Malgré ces avancées, les mécanismes reliant explicitement la qualité des ressources, la disponibilité en nutriments du sol et les réponses fonctionnelles des communautés microbiennes restent encore insuffisamment documentés, notamment quant à la manière dont ces **contraintes nutritionnelles** modulent simultanément l'**efficience d'utilisation du carbone** et le recyclage des éléments nutritifs dans la litière et le sol.

C'est précisément dans ce contexte que se sont inscrits mes premiers travaux de recherche, qui visaient à mieux comprendre comment la **qualité des ressources organiques** influence le **fonctionnement microbien du sol**. Dans une première série d'expériences de décomposition (Fanin et al., 2011 ; Fanin et al., 2012 ; Fanin et al., 2013), nous avons étudié comment des litières contrastées étaient exploitées par les communautés microbiennes du sol. À titre d'exemple, des travaux portant sur l'analyse de 225 paires litière-sol en forêt tropicale de Guyane française ont montré que la décomposition de résidus végétaux de qualité chimique contrastée s'accompagnait de variations marquées de la **respiration microbienne**, indiquant que la composition biochimique des litières agissait comme un filtre écologique : la teneur en **lignine** était associée à une diminution de l'activité respiratoire, tandis que les **composés solubles**, la **cellulose** et l'**hémicellulose** favorisaient au contraire une activité microbienne plus élevée, reflétant des stratégies d'exploitation des ressources distinctes (Fanin et al., 2011). Bien que ces résultats relativement simplifiés aient initialement renforcé l'idée d'une prévalence de la qualité du substrat comme moteur de l'activité microbienne, ils suggé-

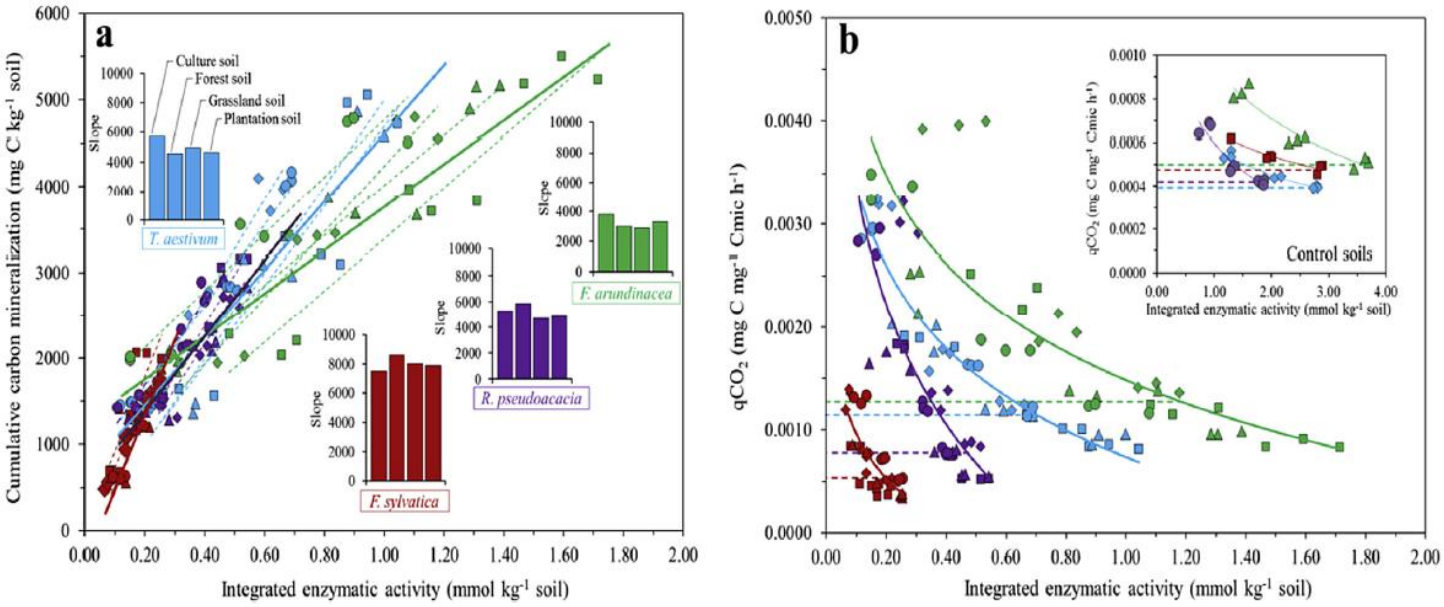



**Figure 14 - Relation entre activité enzymatique microbienne et dynamique de minéralisation du carbone lors de la décomposition de litières contrastées.** Relations entre l'activité enzymatique 'intégrée' et la minéralisation cumulée du carbone pour 4 types de litière relations entre l'activité enzymatique intégrée des communautés microbiennes et (**a**) la minéralisation cumulée du carbone, ainsi que (**b**) la respiration microbienne spécifique ($qCO_2$), mesurée lors de la décomposition de différentes litières incubées dans deux types de sols. Le $qCO_2$ correspond à la quantité de carbone respiré par unité de biomasse microbienne et reflète ainsi l'efficacité métabolique des communautés : des valeurs élevées indiquent une utilisation moins efficiente du carbone, avec une plus grande proportion de C dissipée sous forme de $CO_2$, tandis que des valeurs plus faibles traduisent une utilisation plus économe du carbone et une incorporation plus importante dans la biomasse. Les relations observées montrent que l'investissement enzymatique est étroitement lié à la dégradation des substrats, mais qu'il s'accompagne de stratégies métaboliques différentes selon la qualité des litières et le contexte édaphique. Ainsi, des substrats plus labiles tendent à favoriser une activité enzymatique élevée associée à des valeurs plus fortes de $qCO_2$, alors que des litières plus récalcitrantes conduisent à des dynamiques plus économes en carbone. Figure tirée de Fanin & Bertand (2016) - *Soil Biology & Biochemistry*.

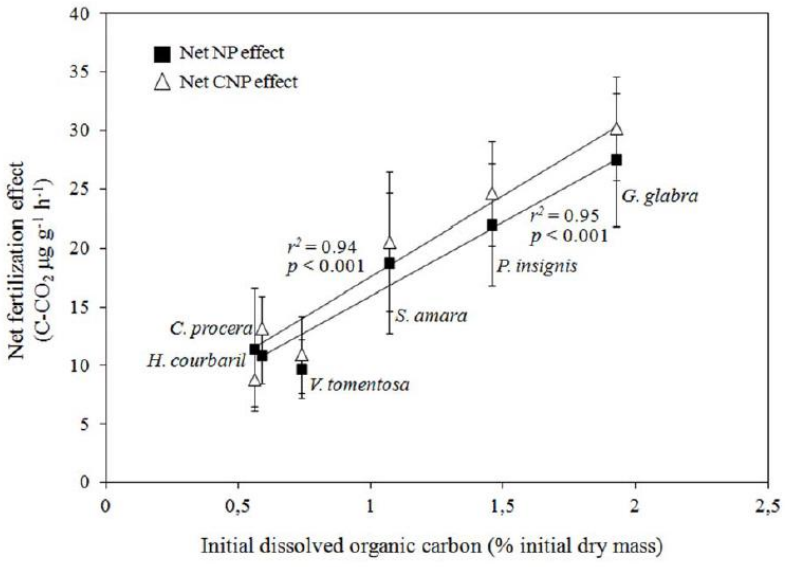



**Figure 15 - Effets de la fertilisation en fonction du carbone organique dissous des litières.** Effets nets de la fertilisation NP (carrés noirs) et CNP (triangles blancs) sur la respiration microbienne induite par le substrat (SIR) en fonction de la concentration initiale en carbone organique dissous (DOC) des litières. La réponse à la fertilisation augmente avec la disponibilité en carbone labile. Figure adaptée de Fanin et al. 2012 - *PlosOne*.

-raient déjà que la qualité des ressources ne conditionne pas uniquement la vitesse de décomposition, mais influence également la manière dont le carbone est utilisé par les microorganismes. En particulier, les travaux qui ont suivi ont montré que la qualité des substrats végétaux contrôle fortement l'efficacité avec laquelle les microorganismes utilisent le carbone apporté : des litières plus **labiles** favorisent des communautés microbiennes caractérisées par des **taux de respiration élevés** et un **fort investissement enzymatique**, tandis que des substrats plus **récalcitrants** conduisent à une dynamique plus **économe** en **carbone** avec une **incorporation** relativement plus importante dans la **biomasse microbienne** (Fanin et al., 2016a ; Fanin et al., 2016b). Afin d'explorer plus explicitement ces mécanismes, j'ai examiné comment la qualité des litières influence la partition du carbone entre **respiration**, **production** de **biomasse** et **investissement enzymatique** en utilisant quatre types de litières contrastées (blé, festuque, robinier et hêtre) incubées dans quatre types de sols (grande culture, prairie, plantation et forêt). La **Figure 14** illustre cette approche en montrant que l'activité enzymatique intégrée est étroitement corrélée à la minéralisation cumulée du carbone, confirmant que l'**investissement enzymatique** constitue un déterminant majeur de la dégradation des substrats. Toutefois, cette relation s'accompagne de réponses métaboliques différenciées selon la qualité des litières et le contexte édaphique, mises en évidence par les variations de la **respiration microbienne spécifique** ($qCO_2$). Le $qCO_2$, correspondant à la quantité de carbone respirée par unité de biomasse microbienne, constitue ici un indicateur de l'efficacité métabolique des communautés : des valeurs élevées traduisent une utilisation moins efficiente du carbone, avec une dissipation accrue sous forme de $CO_2$, tandis que des valeurs plus faibles indiquent une utilisation plus économe du carbone et une incorporation plus importante dans la biomasse. Ces résultats démontrent ainsi que des substrats plus **labiles** tendent à s'accompagner d'une **activité enzymatique élevée** et de **valeurs plus fortes de $qCO_2$**, alors que des litières plus **récalcitrantes** favorisent des **stratégies métaboliques** plus **conservatrices**. Ces travaux soulignent que la qualité des ressources végétales ne contrôle pas uniquement la vitesse de décomposition, mais détermine également les compromis métaboliques par lesquels les communautés microbiennes arbitrent entre respiration et assimilation du carbone.

### 1.2.2 La fertilité du sol modifie l'exploitation microbienne du carbone

Dans une seconde série d'expérience en parallèle, j'ai cherché à déterminer si ces dynamiques dépendaient uniquement des propriétés des substrats ou également de la **disponibilité en nutriments externes**. Ainsi, en utilisant une expérimentation de **fertilisation** sur le terrain, nous avons montré que la réponse microbienne face à des litières contrastées variait fortement selon la disponibilité en nutriments dans le milieu, ce qui souligne que le **contexte nutritionnel** conditionne directement la manière dont les microorganismes exploitent le carbone apporté (Fanin et al., 2012). En particulier, lorsque les nutriments demeurent limitants, une plus grande fraction du carbone assimilé est respirée plutôt qu'incorporée dans la biomasse microbienne, traduisant une **contrainte nutritionnelle** imposant un compromis entre croissance microbienne et respiration. Cependant, lorsque les éléments sont apportés sous forme externes, la quantité de carbone facilement accessible au sein des litières détermine la réponse à la fertilisation (**Figure 15**). Ces résultats suggèrent que les composés carbonés labiles présents dans les litières fournissent aux microorganismes l'**énergie nécessaire** pour **exploiter efficacement ces nutriments externes** (Cleveland et al., 2006; Fanin et al., 2012). Des résul-

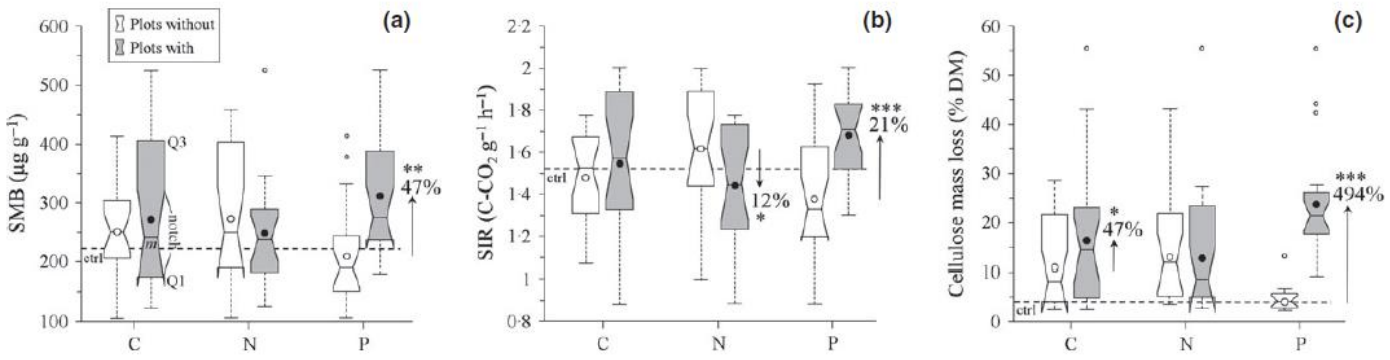



**Figure 16 - Effets de la fertilisation sur la biomasse microbienne, l'activité respiratoire et la décomposition de la cellulose.** Effets des apports en carbone (C), azote (N) et phosphore (P) sur (**a**) la biomasse microbienne du sol (SMB), (**b**) taux de respiration induite par le substrat (SIR) et (**c**) la décomposition de papier de cellulose. Les boxplots comparent les parcelles contrôle (blanc) et fertilisées (gris), les pourcentages indiquant les variations moyennes liées aux traitements. Les résultats montrent que la disponibilité en nutriments modifie simultanément la biomasse microbienne, l'activité de respiration et la capacité de décomposition. Figure tirée de Fanin et al. (2015) - *Functional Ecology*.

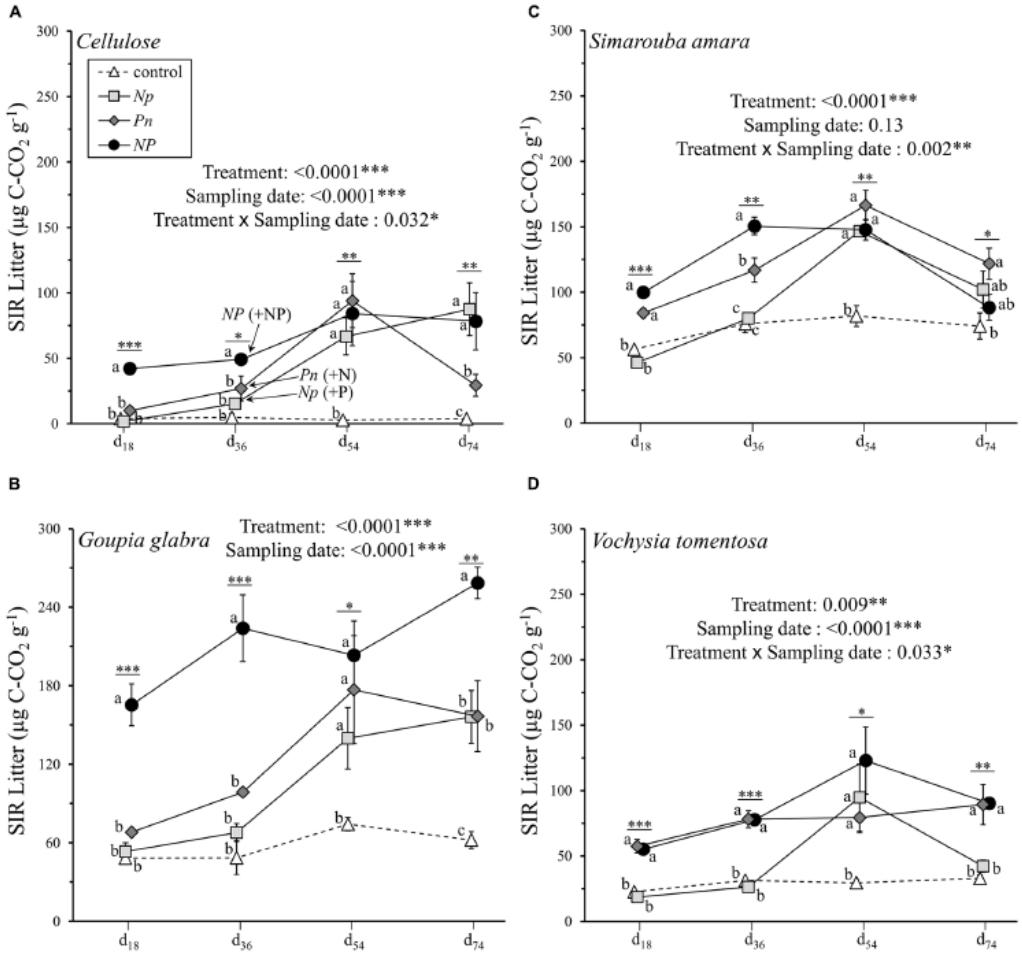



**Figure 17 - Effets de la fertilisation en nutriments sur la respiration microbienne induite par la litière au cours de la décomposition.** Évolution des taux de respiration microbienne induite par le substrat (SIR) pour quatre types de litières (cellulose, *Goupia glabra*, *Simarouba amara* et *Vochysia tomentosa*) en fonction du temps de décomposition et des traitements de fertilisation (contrôle, N puis P = *Np*, P puis N = *Pn* et NP). Le second élément est ajouté à $d_{36}$. Les résultats montrent que la disponibilité en nutriments modifie la dynamique de décomposition, avec des effets variables selon la qualité des substrats et la durée d'incubation. Figure tirée de Fanin et al. (2016b) - *Frontiers in Microbiology*.

-tats obtenus par la suite confirment également que ces contraintes nutritionnelles modifient durablement la répartition du carbone entre production de biomasse et respiration microbienne (Fanin et al., 2016b). En particulier, dans des sols tropicaux pauvres en nutriments, l'enrichissement en **phosphore** entraîne une forte augmentation de la biomasse microbienne, de l'activité de respiration et des capacités de décomposition, traduisant une **levée de la limitation nutritionnelle** qui permet aux microorganismes d'incorporer une plus grande fraction du carbone assimilé dans leur biomasse plutôt que de la dissiper sous forme de $CO_2$ (Fanin et al., 2015). La **Figure 16** illustre clairement cet effet de la fertilisation en phosphore sur le fonctionnement des communautés microbiennes, en montrant des modifications simultanées de la **biomasse**, de **l'activité métabolique** et de la **capacité de dégradation des substrats carbonés**. Ces résultats indiquent que la fertilisation n'affecte pas uniquement l'intensité de l'activité microbienne, mais aussi l'efficacité de transformation du carbone au cours de la décomposition. Plus largement, la partition entre respiration, croissance microbienne et dégradation des substrats dépend fortement de l'équilibre entre carbone et nutriments disponibles (Fanin et al., 2015). Cela renforce l'idée que la décomposition ne peut être pleinement comprise qu'en considérant **conjointement les caractéristiques de la litière et du sol**, dont l'interaction détermine les contraintes nutritionnelles et les réponses microbiennes associées.

Enfin, des travaux ultérieurs menés en conditions contrôlées ont permis de préciser les mécanismes par lesquels les communautés microbiennes ajustent leurs **stratégies d'acquisition** du carbone et des nutriments **lorsque** les **contraintes nutritionnelles varient au cours du temps** (Fanin et al., 2016b). Cette expérimentation a montré que **des disponibilités asynchrones** en **azote** et en **phosphore** modifiaient rapidement l'activité microbienne, la décomposition des substrats et la structure des communautés, en particulier l'équilibre relatif entre **bactéries** et **champignons**. En particulier, lorsque l'un des nutriments devient temporairement limitant, les microorganismes ajustent leur allocation métabolique vers la production d'enzymes permettant l'acquisition de l'élément manquant, ce qui modifie simultanément la part de carbone allouée à la respiration et à la production de biomasse. Ces réponses apparaissent **rapides** et **largement réversibles lorsque l'élément limitant redevient disponible**, soulignant que la décomposition résulte d'un **arbitrage dynamique** et continu entre acquisition énergétique *via* le carbone et acquisition des nutriments nécessaires à la croissance microbienne (**Figure 17**).

Ainsi, des **substrats chimiquement comparables** peuvent conduire à des **dynamiques de décomposition contrastées** selon la **disponibilité en nutriments du sol** ou dans **l'environnement direct**, soulignant que la qualité effective des ressources dépend du contexte nutritionnel auquel sont confrontées les communautés microbiennes. La **qualité chimique des litières** et **la disponibilité en nutriments** du sol apparaissent donc comme deux **dimensions complémentaires** du contrôle du **processus de décomposition**. Ainsi, je pense qu'il est important de retenir que les microorganismes exploitent les substrats organiques non seulement en fonction de leur composition biochimique, mais également en fonction des contraintes nutritionnelles imposées par le sol. Cette double **contrainte carbone-nutriments** conduit alors naturellement à s'interroger sur la manière dont les **communautés microbiennes** ajustent leurs **besoins** et leurs **stratégies d'acquisition des ressources**. Cette question constitue précisément le point d'entrée de la section suivante, consacrée au rôle de la **stœchiométrie microbienne** dans le contrôle des processus de décomposition et du couplage entre cycles biogéochimiques.

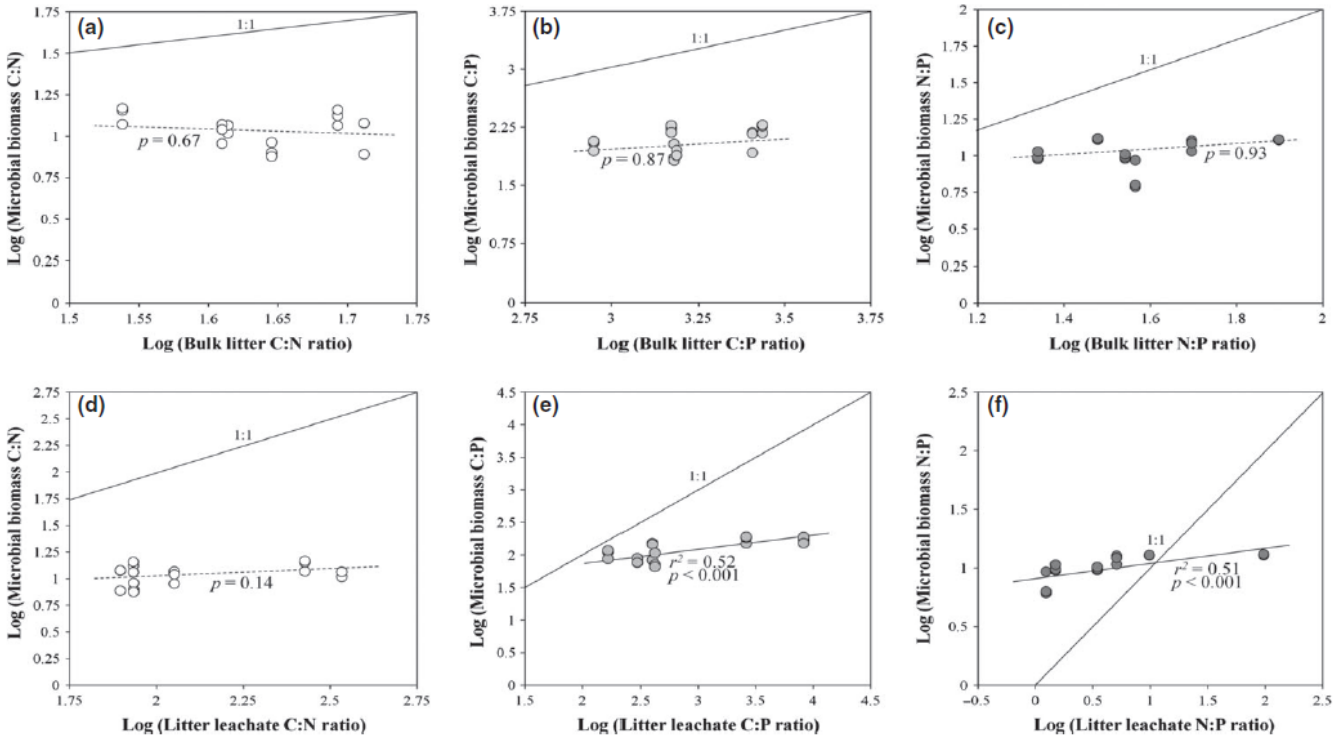



**Figure 18 - Relations entre la stœchiométrie des litières, la fraction soluble et la stœchiométrie de la biomasse microbienne.** Relations entre les rapports élémentaires C:N, C:P et N:P de la biomasse microbienne et ceux des litières totales (**a-c**) ou de leur fraction soluble (**d-f**). Les résultats montrent que la stœchiométrie microbienne reste relativement stable malgré la variabilité des ratios totaux au sein des litières, tandis que la composition de la fraction soluble est davantage liée aux rapports élémentaires de la biomasse. Ces résultats soulignent l'importance du déséquilibre stœchiométrique entre ressources disponibles et besoins microbiens au cours dy processus de décomposition. Figure tirée de Fanin et al. (2013) - *Ecology Letters*.

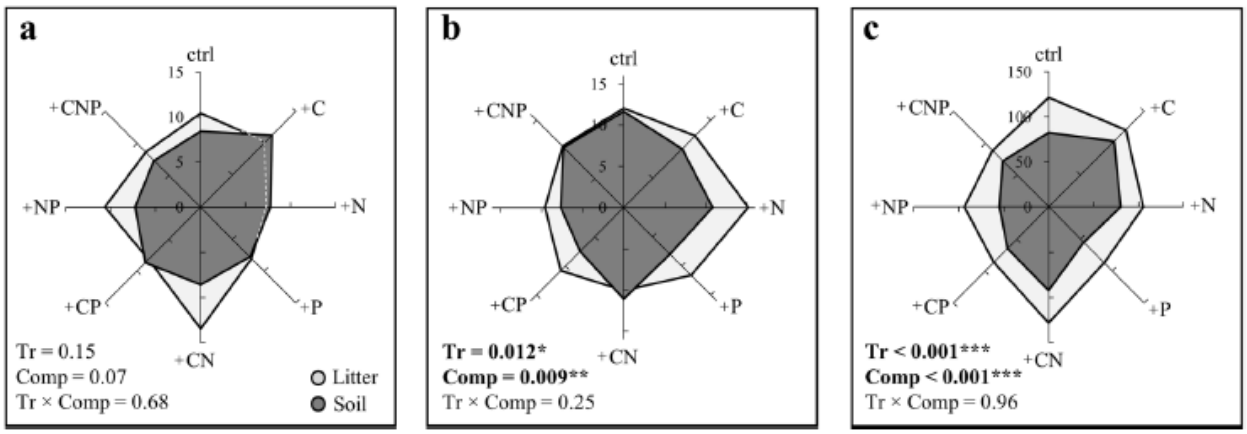



**Figure 19 - Effets de la fertilisation sur la stœchiométrie des communautés microbiennes.** Diagrammes en radar illustrant l'effet des traitements de fertilisation (apports de C, N et P seuls ou combinés) sur les rapports stœchiométriques de la biomasse microbienne : (**a**) C:N microbien, (**b**) N:P microbien et (**c**) C:P microbien. Les réponses sont présentées pour les communautés associées à la litière (gris clair) et au sol (gris foncé). Les résultats montrent que les apports nutritifs modifient la stœchiométrie microbienne, révélant une plasticité fonctionnelle des communautés en réponse aux contraintes nutritionnelles. Figure tirée de Fanin et al. (2017) - *Scientific Reports.*

## 1.3 Les besoins nutritionnels microbiens régulent la décomposition et le couplage des cycles C-N-P

### 1.3.1 Contraintes stœchiométriques et utilisation des ressources

Si la qualité des litières et la disponibilité en nutriments du sol contrôlent en partie l'exploitation microbienne des ressources, elles n'expliquent pas entièrement les variations observées des flux de carbone et de nutriments au cours de la décomposition. Un élément clé réside dans les **besoins nutritionnels** propres aux microorganismes, qui conditionnent la manière dont ils utilisent et transforment la matière organique. En effet, les microorganismes du sol présentent une composition élémentaire relativement contrainte, avec des rapports **C:N:P de la biomasse microbienne** beaucoup moins variables que ceux des substrats qu'ils décomposent (Cleveland & Liptzin, 2007 ; Xu et al., 2013). Lorsque la **stœchiométrie des ressources** diffère fortement de celle requise pour la **croissance microbienne**, les communautés doivent ajuster leurs **stratégies d'utilisation des ressources**. Ce **déséquilibre** entre la composition des substrats et les besoins des microorganismes constitue un moteur central des processus de décomposition, comme le suggère la théorie de la 'stœchiométrie écologique' appliquée aux microorganismes (Elser et al., 2007 ; Sardans et al., 2012 ; Manzoni et al., 2010). Dans ce cadre, mes travaux ont également montré que la minéralisation du carbone et des nutriments dépend non seulement de la qualité chimique des substrats, mais également de la **capacité des communautés microbiennes** à **satisfaire leurs besoins nutritionnels** (Fanin et al., 2013). En effet, en manipulant la stœchiométrie de substrats organiques, nous avons montré que la décomposition et la libération des nutriments variaient fortement en fonction du déséquilibre entre carbone et nutriments disponibles, et notamment dans la **fraction soluble** (**Figure 18**). Ces résultats montrent ainsi que la décomposition ne peut être comprise uniquement à travers la **qualité intrinsèque** des litières sur les **éléments totaux**, mais résulte d'un ajustement dynamique entre la **stœchiométrie des ressources disponibles** (et notamment au sein de la fraction soluble) et les **contraintes nutritionnelles** propres aux communautés microbiennes, faisant du déséquilibre élémentaire un mécanisme central du contrôle des flux de carbone et de nutriments dans les sols.

### 1.3.2 Différences de besoins nutritionnels et plasticité stœchiométrique

Les besoins nutritionnels microbiens ne sont pas homogènes et résultent d'une certaine **plasticité stœchiométrique** qui s'exprime à **l'échelle de la communauté**. En effet, la biomasse microbienne conserve une composition élémentaire relativement contrainte, mais peut ajuster ses **rapports C:N:P** en réponse aux variations de **disponibilité en carbone** et en nutriments du **milieu** (Cleveland & Liptzin, 2007 ; Mooshammer et al., 2014). Cette **capacité d'ajustement** influence directement les **stratégies d'utilisation des ressources** et les compromis entre **croissance**, **respiration** et **acquisition de nutriments** (Manzoni et al., 2012 ; Sinsabaugh et al., 2013 ; Mooshammer et al., 2014 ; Malik et al., 2020). Nos travaux ont ainsi montré que les modifications de disponibilité en éléments nutritifs entraînent des variations mesurables de la **stœchiométrie microbienne**, reflétant une **réorganisation fonctionnelle des communautés** face aux contraintes environnementales (Fanin et al., 2017). Comme l'illustre la **Figure 19**, les traitements de fertilisation modi-

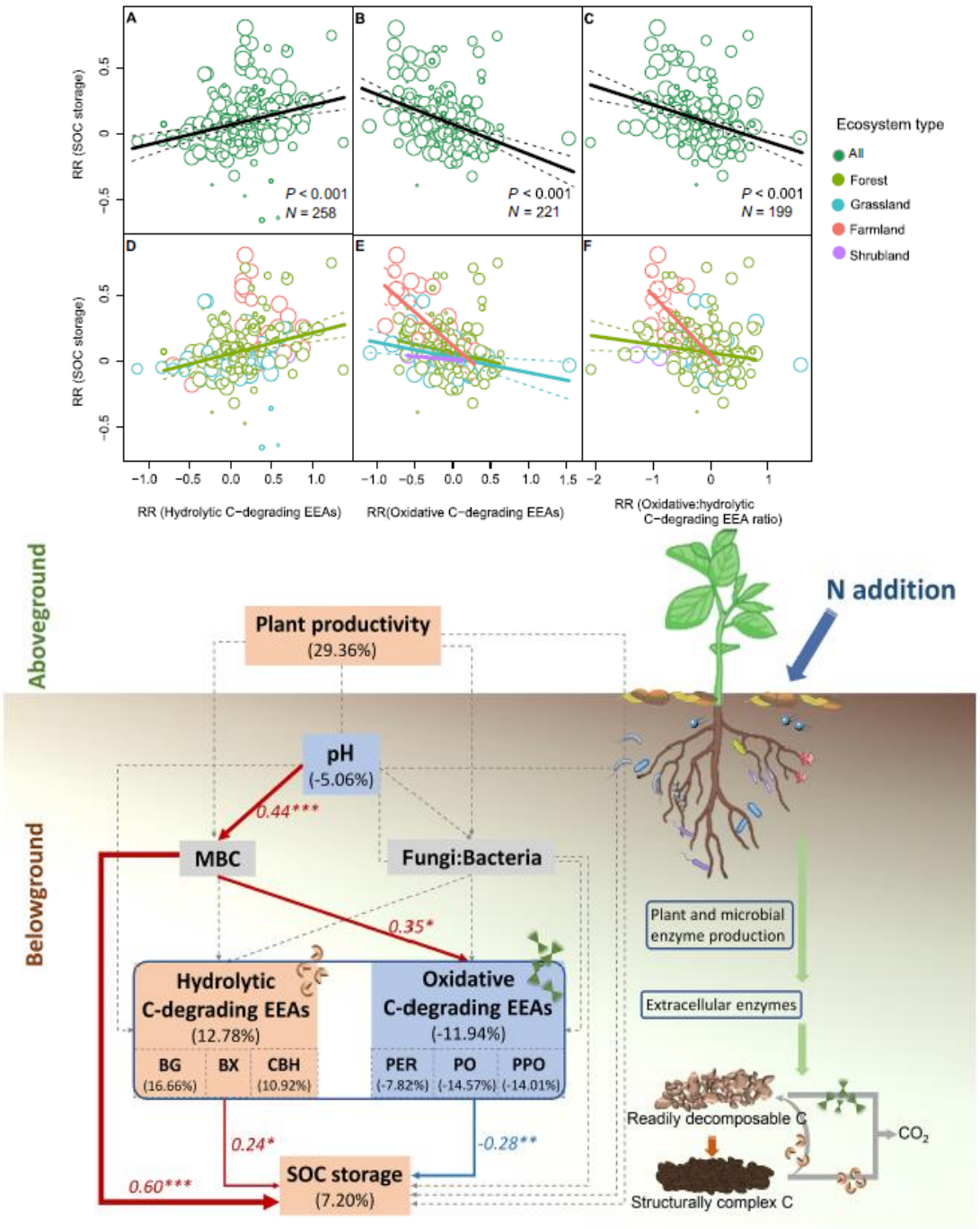



**Figure 20 - Effets de l'apport d'azote sur les activités enzymatiques microbiennes et le stockage du carbone organique du sol.** La figure combine une méta-analyse et un modèle d'équations structurelles pour illustrer les effets de l'enrichissement en azote sur le fonctionnement microbien et le stockage du carbone organique du sol (SOC) en fonction de différents écosystèmes. Les relations observées montrent que l'apport d'azote est globalement associé à une augmentation des activités enzymatiques hydrolytiques impliquées dans la dégradation du carbone labile, tandis que les activités enzymatiques oxydatives liées à la dégradation de composés plus complexes tendent à diminuer. Ces changements fonctionnels s'accompagnent de modifications de la biomasse microbienne et des stratégies d'utilisation du carbone, influençant directement la dynamique de décomposition et le stockage du carbone dans les sols. Le modèle conceptuel synthétise ces interactions en mettant en évidence les effets directs et indirects de l'azote sur les communautés microbiennes, la production enzymatique et, *in fine*, la stabilisation ou la perte de carbone organique du sol. Figures tirées de Chen et al. (2025) - *Biological Reviews*.

-fient les rapports C:N, N:P et C:P de la biomasse microbienne des litières et du sol, indiquant que les microorganismes ajustent leur fonctionnement afin de **maintenir l'équilibre entre besoins métaboliques** et **ressources disponibles**. Ces résultats remettent en question l'hypothèse classique d'une **homéostasie stœchiométrique stricte** des décomposeurs en montrant que les communautés microbiennes disposent d'une **plasticité marquée** de leur composition élémentaire en réponse aux **déséquilibres de ressources**. Le fait que les rapports **C:nutriments** apparaissent plus **flexibles** que les **rapports N:P** suggère que cette plasticité repose principalement sur un **découplage entre carbone et éléments nutritifs**, permettant aux microorganismes de maintenir leur fonctionnement malgré la variabilité des substrats. Ainsi, la **stœchiométrie microbienne** doit être considérée comme une propriété dynamique, capable d'évoluer en fonction du contexte environnemental.

### 1.3.3 Contraintes nutritionnelles, activités enzymatiques et couplage de cycles biogéochimiques

Lorsque certains nutriments deviennent limitants, les microorganismes peuvent **immobiliser** temporairement ces éléments dans leur biomasse ou modifier leurs **stratégies enzymatiques**, entraînant un **découplage** entre flux de carbone et de nutriments (Sinsabaugh et al., 2008 ; Wallenstein & Weintraub, 2008 ; Manzoni et al., 2010 ; Fanin et al., 2016a ; Fanin et al., 2016b). Dans cette ligne, mes travaux ont montré que ce couplage dépend également de la **capacité des communautés microbiennes** à **acquérir** les éléments limitants dans le sol ou dans la MO. En effet, toutes les communautés ne disposent pas des mêmes potentiels enzymatiques ou des mêmes stratégies d'acquisition des nutriments, ce qui influence leur aptitude à exploiter des substrats pauvres en éléments nutritifs (Fanin et al., 2016a ; Fanin et al., 2016b ; Maillard et al., 2022). Ainsi, ce n'est pas uniquement la **disponibilité des ressources** ou le **déséquilibre stœchiométrique** qui détermine **les flux biogéochimiques**, mais aussi la **capacité fonctionnelle** des communautés microbiennes à accéder aux nutriments limitants, notamment au travers de la production d'enzymes extracellulaires. En effet, de nombreux travaux ont montré que les **communautés microbiennes ajustent leur investissement enzymatique** en fonction des contraintes nutritionnelles auxquelles elles sont confrontées, avec des conséquences directes sur la décomposition de la MO et le recyclage des nutriments (Allison & Vitousek, 2005 ; Sinsabaugh et al., 2008 ; Wallenstein & Weintraub, 2008 ; Sinsabaugh et al., 2013). Des expérimentations de fertilisation ont notamment montré que l'enrichissement en azote ou en phosphore modifie non seulement l'**intensité globale** des **activités enzymatiques**, mais également la **répartition entre enzymes** impliquées dans l'exploitation des substrats labiles et celles nécessaires à la dégradation de composés organiques plus complexes, traduisant une **réallocation fonctionnelle des communautés microbiennes** en réponse aux contraintes nutritionnelles du milieu (Saiya-Cork et al., 2002 ; Allison et al., 2010).

À plus large échelle, des **synthèses récentes** confirment que ces **ajustements enzymatiques** constituent une réponse généralisée des communautés microbiennes aux limitations nutritives. Notamment, j'ai contribué récemment à la méta-analyse de Chen et al. (2025) qui a mis en évidence que les variations de limitation en nutriments à l'échelle globale s'accompagnent généralement de modifications du rapport entre enzymes oxydatives et hydrolytiques (ratio $C_{ox}/C_{hydro}$) (**Figure 20**). Lorsque les nutriments deviennent limitants, les communautés microbiennes augmentent proportionnellement leur investissement dans la production d'**enzymes oxydatives** capables de dégrader des **composés organiques complexes**, souvent associés à des

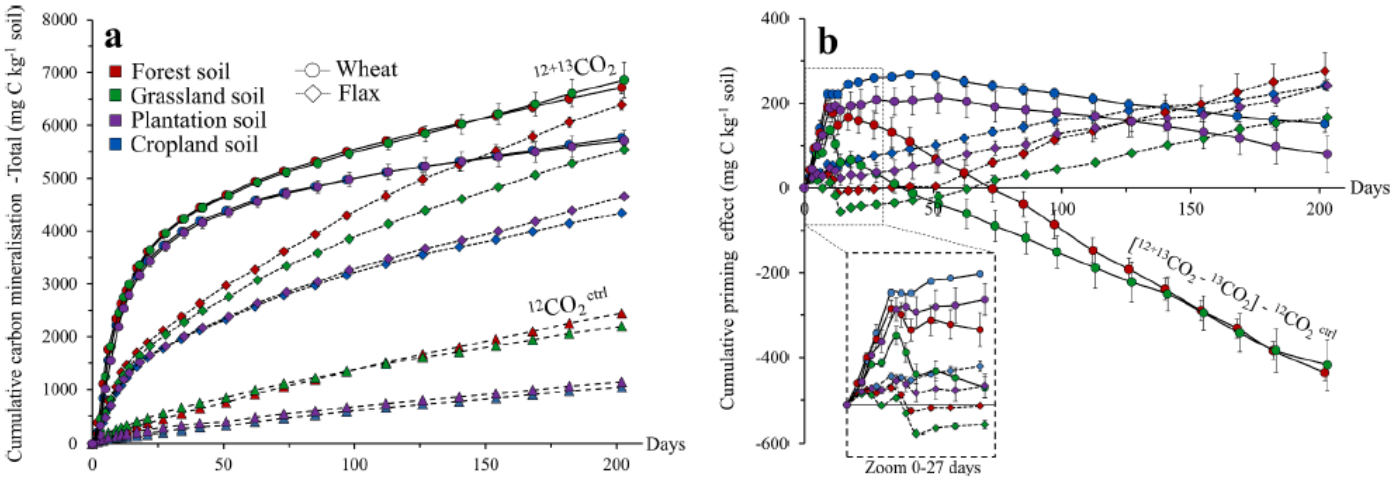



**Figure 21 - Minéralisation cumulée du carbone et priming effect en réponse à l'apport de résidus végétaux.** (**a**) Minéralisation cumulée du carbone au cours de l'incubation pour différents types de sols, en absence de résidus ou amendés avec des résidus végétaux (blé ou lin). (**b**) Évolution temporelle de l'effet de priming, correspondant à la modification de la minéralisation de la matière organique du sol induite par l'ajout de résidus. Les résultats montrent que l'apport de résidus organiques influence fortement la dynamique de minéralisation du carbone, avec des effets contrastés selon le type de sol et la nature des résidus, traduisant des interactions entre qualité des ressources et fonctionnement microbien du sol. Figure tirée de Fanin et al. (2020) - *Geoderma*.

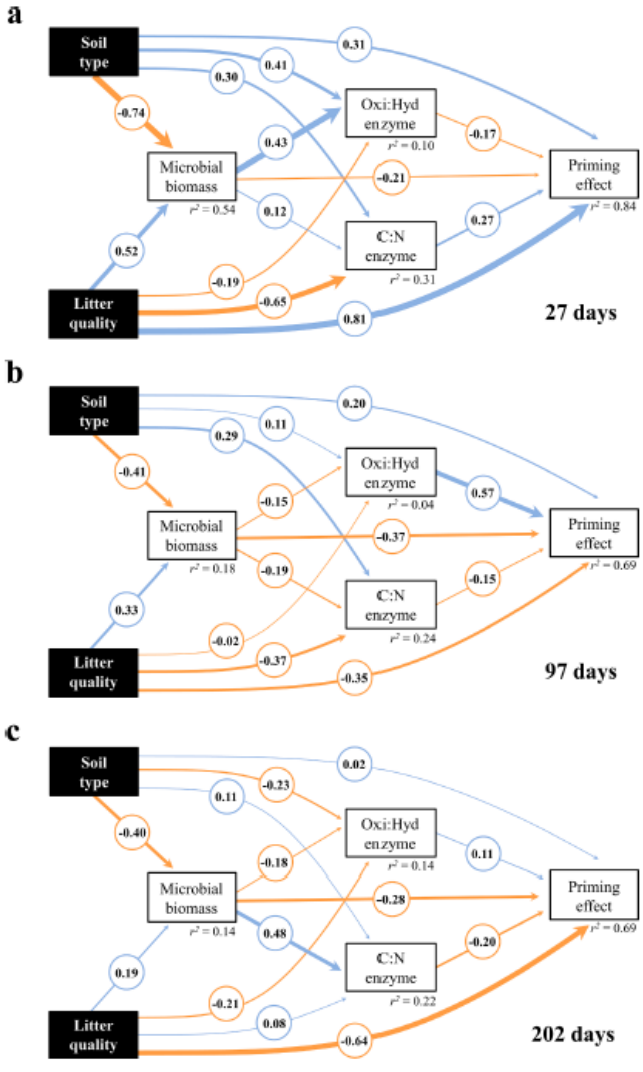



**Figure 22 - Qualité des litières, activités enzymatiques et priming effect au cours de la décomposition.** Modèles d'équations structurelles illustrant les changements de qualité des litières et des activités enzymatiques au cours de la décomposition de T1 (**a**) vers T2 (**b**) vers T3 (**c**) pour différents types de sols et de résidus végétaux de blé ou de lin. La trajectoire des points entre le début et la fin de l'incubation traduit l'évolution conjointe des propriétés des litières et du fonctionnement microbien. Les vecteurs indiquent les variables explicatives liées à la qualité des substrats, aux activités enzymatiques et à la minéralisation des nutriments. Les résultats montrent que la modification progressive de la qualité des litières est étroitement associée à l'intensité de l'effet du priming et aux dynamiques de minéralisation, soulignant le rôle central des interactions entre qualité des ressources et réponses microbiennes dans le contrôle de la décomposition. Figure tirée de Fanin et al. (2020) - *Geoderma*.

fractions de MO plus anciennes ou plus récalcitrantes. À l'inverse, lorsque les ressources facilement accessibles sont abondantes, par exemple après fertilisation azotée, l'investissement enzymatique se concentre davantage sur des **enzymes hydrolytiques** permettant l'exploitation rapide de **substrats labiles**. Ces ajustements enzymatiques ne modifient pas uniquement la vitesse de décomposition, mais influencent également la **trajectoire de transformation de la MO** et, à potentiellement à plus long terme, la dynamique de stockage du carbone dans les sols. En conclusion, les **variations de contraintes nutritionnelles** et les **ajustements enzymatiques** associés peuvent modifier l'**équilibre** entre **minéralisation** et **stabilisation** du carbone organique, avec des conséquences potentielles sur le stockage du carbone à long terme.

### 1.3.4 Contraintes nutritionnelles et priming effect

Cette importance des besoins nutritionnels des communautés microbiennes est également soulignée dans le cadre du '**priming effect**', désigne la modification de la **décomposition de la MO** du sol **consécutive** à l'**apport de nouvelles ressources carbonées**, qu'il s'agisse de **litières fraîches** ou d'**exsudats** produits par les plantes vivantes (Kuzyakov et al., 2000 ; Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008). Initialement décrit comme une stimulation de la **minéralisation de la MO ancienne** suite à l'**apport de substrats labiles**, ce phénomène peut toutefois conduire aussi bien à une **accélération** qu'à une **suppression** de la décomposition, selon les contraintes nutritionnelles et les réponses des communautés microbiennes (Fontaine et al., 2007 ; Dijkstra et al., 2013). Plusieurs travaux suggèrent notamment que le priming résulte précisément du compromis entre croissance et acquisition en nutriments (Chen et al., 2014 ; Razanamalala et al., 2018). Lorsque les microorganismes reçoivent un apport de carbone facilement assimilable mais restent **limités par l'azote**, ils peuvent investir davantage dans la production d'enzymes permettant d'extraire ces nutriments à partir de la MO plus ancienne, entraînant ainsi une **décomposition accrue** des stocks de carbone préexistants (Fontaine et al., 2007 ; Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008). À l'inverse, lorsque les **nutriments sont disponibles** en quantité suffisante, l'apport de carbone peut favoriser la croissance microbienne sans nécessiter l'exploitation accrue de la MO stabilisée, conduisant à un **priming plus faible**, voire **négatif** (Guenet et al., 2010).

Mes travaux ont contribué à préciser les mécanismes sous-jacents au priming effect en démontrant que la réponse des sols à l'apport de carbone frais dépend conjointement de la **qualité des résidus végétaux**, des **propriétés des sols** et des **stratégies d'acquisition des ressources** des **communautés microbiennes** (**Figure 21**). Dans cette étude, nous avons suivi pendant plus de six mois la dynamique des flux de carbone après l'ajout de deux litières contrastées (blé et lin) marquées au $^{13}C$, et dans différents types de sols, permettant de distinguer explicitement la minéralisation du carbone frais de celle de la matière organique préexistante. Nos résultats ont montré que l'ajout d'une litière de haute qualité, riche en composés facilement accessibles, induit un **priming immédiat** lié à l'exploitation rapide de substrats carbonés labiles, tandis qu'une litière de faible qualité provoque un **priming retardé** associé à la dégradation progressive de composés plus complexes, notamment lignifiés. Ces dynamiques temporelles s'accompagnent de modifications des stratégies microbiennes d'acquisition des ressources. Au cours de la décomposition, l'activité enzymatique évolue progressivement, passant d'une dominance des enzymes **hydrolytiques**, associées à l'exploitation de compo-

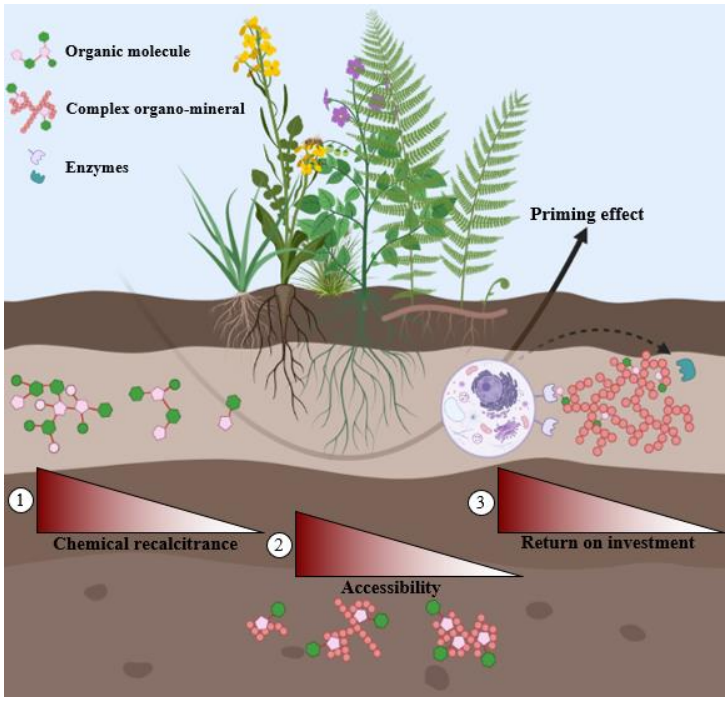



**Figure 23 - Cadre conceptuel des mécanismes enzymatiques contrôlant le priming effect dans les sols.** Schéma conceptuel illustrant les principaux facteurs contrôlant le *priming effect* à travers les interactions entre apports végétaux, communautés microbiennes et matière organique du sol. Le priming résulte de la production d'enzymes par les microorganismes en réponse aux apports de carbone frais issus des plantes, conduisant à la dégradation conjointe de la matière organique récente et ancienne. Trois dimensions sont mises en avant : (**1**) la récalcitrance chimique des substrats, (**2**) leur accessibilité dans la matrice du sol et (**3**) le retour sur investissement associé à la production d'enzymes. L'interaction entre ces mécanismes détermine l'intensité de la décomposition de la matière organique et le devenir du carbone dans le sol. Figure créée pour l'HDR.

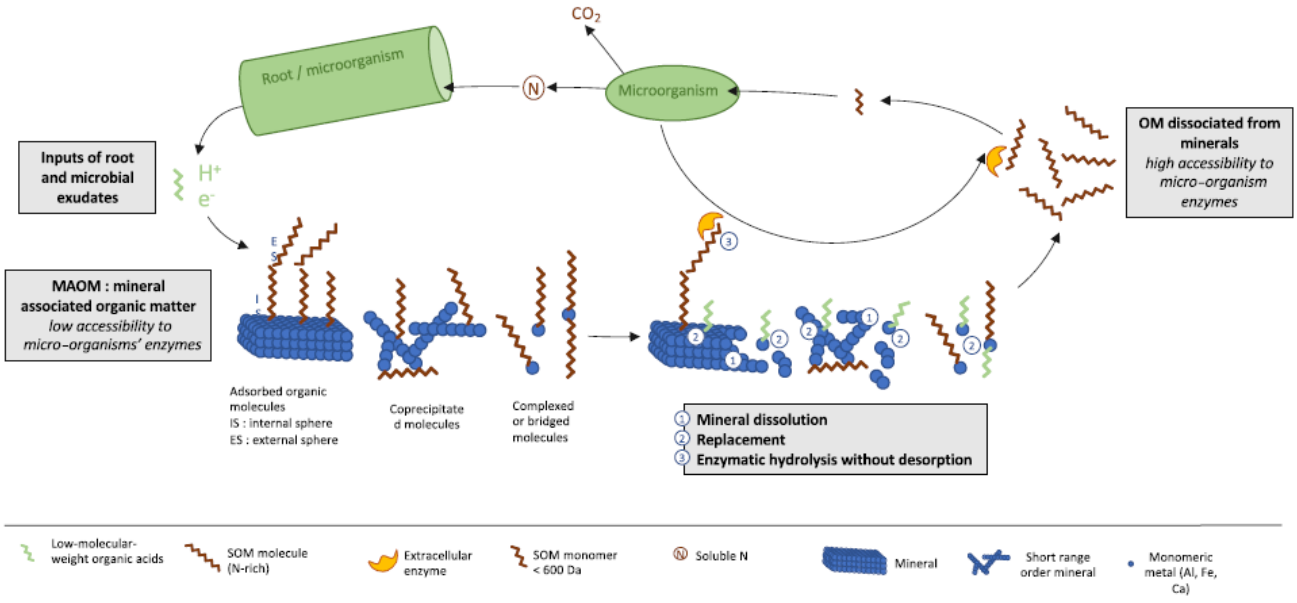



**Figure 24 - Schéma conceptuel du priming abiotique de la matière organique associée aux minéraux.** Schéma illustrant les mécanismes par lesquels les apports de composés issus des racines et de l'activité microbienne peuvent entraîner la mobilisation de la matière organique associée aux minéraux (MAOM). Les exsudats racinaires et métabolites microbiens modifient les interactions organo-minérales par plusieurs mécanismes complémentaires : dissolution des minéraux, réactions de remplacement et hydrolyse enzymatique, conduisant à la désorption ou à la déstabilisation de la matière organique auparavant protégée. Cette mise en accessibilité augmente la disponibilité des composés organiques pour les microorganismes et peut stimuler la minéralisation du carbone, illustrant le rôle des processus physico-chimiques dans le priming effect. Figure tirée de Bernard et al. (2022) - *Functional Ecology*.

-sés facilement accessibles comme la **cellulose**, vers des enzymes **oxydatives** pour décomposer la **MO plus récalcitrante** et des enzymes impliquées dans l'acquisition de l'azote. La **Figure 22** illustre cette transition en mettant en évidence la manière dont les déterminants du *priming effect* évoluent au cours du temps et selon les étapes de la décomposition. Les modèles d'équations structurelles montrent ici que l'intensité du priming résulte d'interactions dynamiques entre la qualité des litières, le type de sol, la biomasse microbienne et les stratégies enzymatiques mobilisées par les communautés (Fanin et al., 2020). Aux **stades précoces** de la décomposition (27 jours), le priming est principalement contrôlé par la **qualité initiale** des **litières** et par la **stimulation rapide** de la biomasse microbienne et des activités enzymatiques, traduisant une exploitation prioritaire des ressources facilement accessibles. À mesure que la **décomposition progresse** (97 puis 202 jours), la contribution directe de la qualité des litières diminue progressivement, tandis que les interactions entre **activité enzymatique**, **structure microbienne** et **contexte édaphique** deviennent prépondérantes, reflétant une transition vers des stratégies d'acquisition des nutriments et de dégradation de composés plus complexes. Cette **évolution temporelle** met en évidence que le *priming effect* n'est pas un processus fixe, mais le résultat d'un **ajustement progressif** des stratégies microbiennes en fonction de l'épuisement des ressources labiles et de l'augmentation des contraintes nutritionnelles. Ainsi, **les communautés microbiennes réorientent leur investissement enzymatique au cours du temps**, modifiant l'équilibre entre utilisation du carbone frais et mobilisation de la matière organique native, ce qui conduit à des trajectoires fonctionnelles distinctes selon la qualité des résidus végétaux et les propriétés du sol (Fanin et al., 2020).

Comme l'illustre la **Figure 23**, l'intensité et la nature du *priming effect* résultent de l'interaction de trois dimensions majeures qui contrôlent les stratégies enzymatiques microbiennes. La première concerne la **récalcitrance chimique des substrats**, qui détermine directement le type d'enzymes nécessaires à leur dégradation ainsi que le coût métabolique associé. Comme vu précédemment, les composés labiles favorisent généralement l'activité d'enzymes **hydrolytiques** et une croissance microbienne rapide, tandis que les substrats plus complexes ou aromatiques nécessitent la mobilisation d'**enzymes oxydatives plus coûteuses,** souvent associées à la dégradation de la matière organique ancienne (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008 ; Chen et al., 2014 ; Moorhead & Sinsabaugh, 2006). La seconde dimension correspond à l'**accessibilité des substrats dans la matrice du sol**, qui dépend des **contraintes physiques et spatiales** gouvernant la rencontre entre enzymes, microorganismes et MO. En particulier, la protection physique des substrats par les **agrégats** ou les **associations organo-minérales** limite l'accès enzymatique et module fortement l'intensité du priming (Allison, 2005 ; Burns et al., 2013). À l'inverse, lorsque les **ressources** sont **spatialement accessibles**, les microorganismes peuvent rapidement capter les produits de **dépolymérisation**, renforçant les rétroactions positives entre **activité enzymatique** et **décomposition** (Schimel & Weintraub, 2003). Enfin, la troisième dimension repose sur le **retour sur investissement associé à la production d'enzymes**, concept central pour comprendre les **arbitrages métaboliques** des **microorganismes**. En effet, comme la **synthèse** et **l'excrétion d'enzymes extracellulaires** représentent un coût important en carbone et en nutriments, et leur maintien n'est possible que si les bénéfices en termes **d'acquisition de ressources compensent cet investissement** (Allison et al., 2014). Ce bilan dépend notamment de la **distance** entre producteurs d'enzymes et substrats, mais aussi de la **persistance** des enzymes dans le sol, certaines pouvant être stabilisées par adsorption sur les surfaces

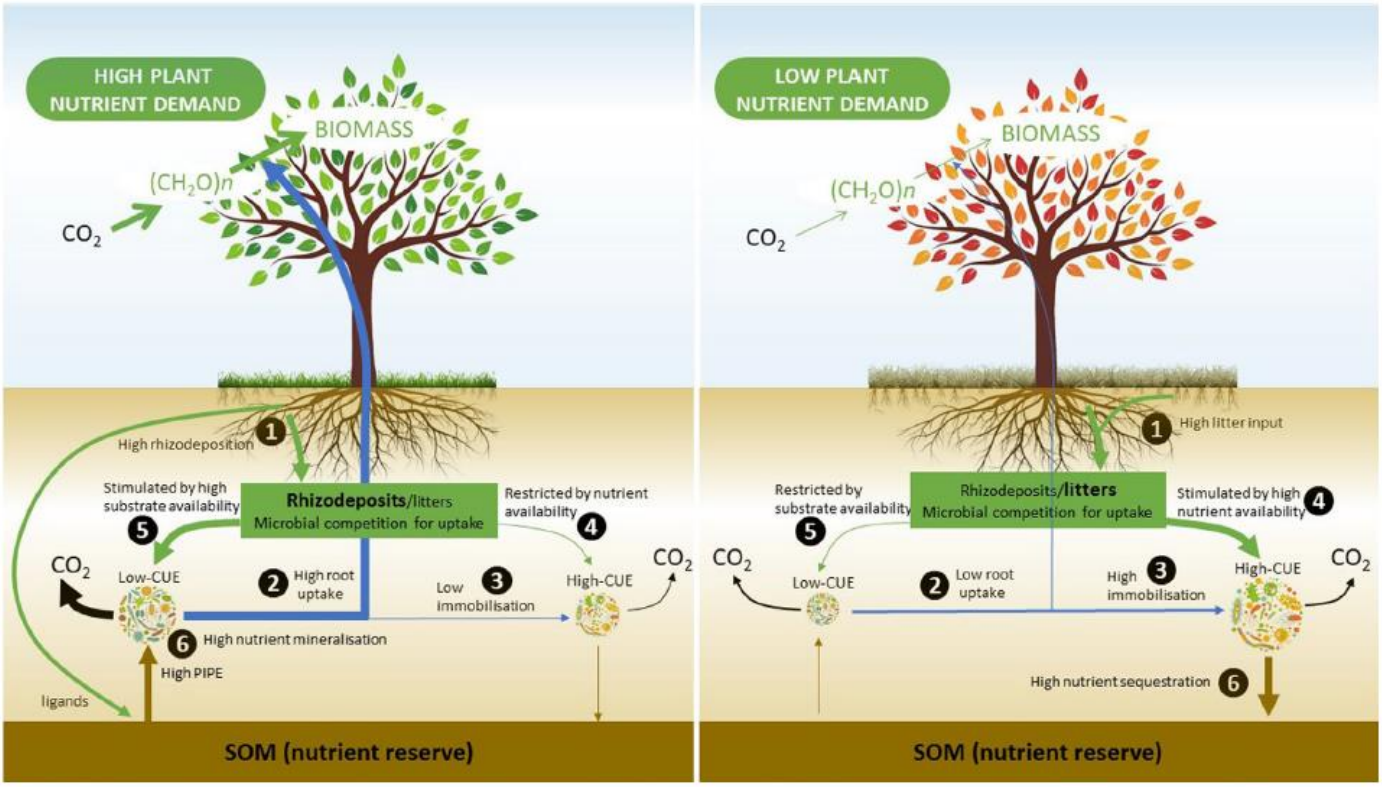



**Figure 25 - Contrôle des plantes sur la dynamique de la matière organique du sol *via* les interactions plante-microorganismes.** Schéma conceptuel illustrant les mécanismes par lesquels la demande en nutriments des plantes influence la dynamique de la matière organique du sol (SOM) à travers les interactions avec les communautés microbiennes. Lorsque la demande en nutriments des plantes est élevée (gauche), les apports de carbone racinaire stimulent des microorganismes à faible efficience d'utilisation du carbone (low-CUE), favorisant la minéralisation et la libération rapide des nutriments. À l'inverse, lorsque la demande en nutriments est faible (droite), les apports de carbone favorisent des communautés à forte efficience (high-CUE), conduisant à une immobilisation accrue des nutriments et à une stabilisation du carbone dans le sol. Le schéma met en évidence le rôle central des rhizodépôts, de la compétition pour les nutriments et des stratégies microbiennes dans le couplage entre cycle du carbone et disponibilité en nutriments. Figure tirée de Bernard et al. (2022) - *Functional Ecology*.

minérales et continuer à agir indépendamment de la biomasse vivante (Olagoke et al., 2019, 2020). Par ailleurs, les interactions entre racines, microbes et phase minérale peuvent induire un *priming effect* de la MO associée aux minéraux. Les exsudats et métabolites microbiens modifient localement le pH, le potentiel rédox et la composition de la solution du sol, ce qui peut **déstabiliser** les **associations organo-minérales** et rendre le C plus accessible aux enzymes (Bonneville et al., 2011 ; Clarholm et al., 2015). Cette mobilisation peut résulter de la **dissolution des minéraux**, du remplacement des **composés adsorbés** ou d'une **dépolymérisation enzymatique** (**Figure 24**). Ainsi, le priming ne résulte pas uniquement des stratégies microbiennes, mais aussi de modifications physico-chimiques contrôlant l'accessibilité du C dans le sol.

Au-delà des contraintes imposées par les propriétés intrinsèques des substrats et par la matrice du sol, ces mécanismes enzymatiques s'inscrivent dans un cadre écologique plus large où les plantes jouent un rôle central dans la régulation des **dynamiques microbiennes** et du devenir de la MO. En effet, les apports de carbone frais issus des rhizodépôts et des résidus végétaux ne constituent pas uniquement une source d'énergie pour les microorganismes, mais représentent également un levier par lequel les plantes peuvent indirectement moduler les **stratégies microbiennes d'acquisition des ressources**. Cette idée est synthétisée dans la **Figure 25**, qui propose un cadre conceptuel intégrant les **interactions plante-microorganismes** dans le contrôle de la dynamique de la MO du sol. Le schéma met en évidence que la demande en nutriments des plantes conditionne la nature des communautés microbiennes stimulées par les apports de carbone racinaire. Lorsque la demande végétale en nutriments est élevée, les flux de carbone vers le sol favorisent des communautés microbiennes à faible efficience d'utilisation du carbone (**low-CUE**), associées à une minéralisation accrue de la MO et à une libération rapide des nutriments, processus pouvant renforcer le *priming effect*. À l'inverse, lorsque la demande en nutriments est plus faible, les apports carbonés tendent à favoriser des communautés à forte efficience (**high-CUE**), qui immobilisent davantage les nutriments et contribuent à la stabilisation du carbone dans le sol. Ainsi, les stratégies enzymatiques décrites précédemment ne peuvent être pleinement comprises sans considérer le **rôle régulateur** des **plantes**, qui pilotent indirectement l'**équilibre** entre **minéralisation** et **stockage du carbone** *via* la quantité et la qualité des ressources carbonées transférées au sol. Ce cadre met en lumière une vision intégrée où le *priming effect* émerge de l'interaction dynamique entre **traits végétaux**, **contraintes nutritionnelles** et **stratégies fonctionnelles des communautés microbiennes**.

En résumé, l'ensemble des résultats présentés dans cette section montre que la décomposition de la MO et le recyclage des nutriments ne peuvent être expliqués uniquement par la qualité chimique des substrats ou par la quantité de ressources disponibles. Ils résultent avant tout de l'interaction entre la composition des ressources, les contraintes stœchiométriques imposées aux communautés microbiennes et leur capacité fonctionnelle à acquérir les nutriments nécessaires à leur croissance. Les **microorganismes** apparaissent ainsi comme des **acteurs centraux du couplage entre cycles du carbone, de l'azote et du phosphore**, en ajustant continuellement leurs stratégies métaboliques, leur **allocation enzymatique** et la **partition du carbone** entre **respiration**, **croissance** et **acquisition** de nutriments. Ces ajustements conditionnent directement les dynamiques de minéralisation, de stabilisation et, à plus long terme, de stockage du carbone dans les sols. Cette compréhension mécanistique conduit alors naturellement à élargir la réflexion au-delà des seules contraintes nutritionnelles pour examiner comment les modifications durables de disponibilité des ressources

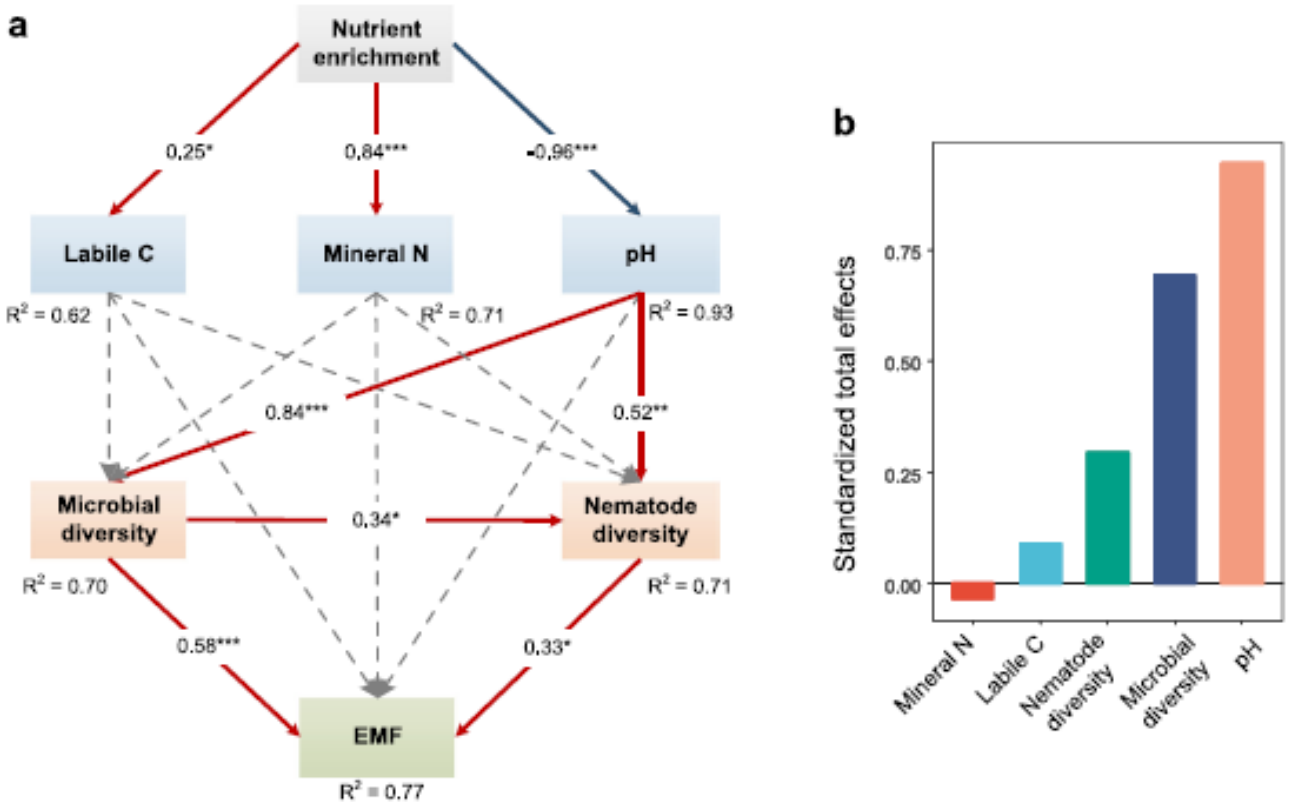



**Figure 26 - Effets de l'enrichissement en nutriments sur la diversité du sol et la multifonctionnalité des écosystèmes.** Modèle d'équations structurelles illustrant les effets directs et indirects de l'enrichissement en nutriments sur la multifonctionnalité des écosystèmes (EMF) *via* des modifications des propriétés édaphiques et de biologie du sol. Le schéma (**a**) met en évidence les relations entre l'enrichissement nutritif, la disponibilité en carbone labile, l'azote minéral, le pH du sol, la diversité microbienne et la diversité des nématodes, ainsi que leurs effets conjoints sur la multifonctionnalité. Les flèches rouges et bleues indiquent respectivement des effets positifs et négatifs significatifs, tandis que les flèches grises correspondent à des relations non significatives. Le pannel (**b**) synthétise l'importance relative des différents facteurs en présentant leurs effets standardisés totaux sur la multifonctionnalité, soulignant le rôle prépondérant du pH du sol et de la diversité biologique comme médiateurs des réponses écosystémiques à l'enrichissement en nutriments. Figure tirée de Hu et al. (2024) - *Nature Communications*.

influencent la diversité, la structure et les interactions biologiques dans les sols, ainsi que les rétroactions plante-sol qui en résultent. Cette transition constitue le point d'entrée de la section suivante, consacrée aux effets des changements de ressources sur la **biodiversité microbienne** et les '**plant-soil feedbacks**' à plus long terme.

## 1.4 Altérer la disponibilité des ressources modifie diversité et la structure des communautés microbiennes

### 1.4.1 Enrichissement en ressources et perte de biodiversité microbienne des sols

Les sections précédentes ont montré que la qualité des ressources organiques et la disponibilité en nutriments contrôlent fortement les processus de décomposition *via* les **besoins nutritionnels** et les **capacités fonctionnelles** des communautés microbiennes. Toutefois, lorsque ces modifications de ressources deviennent durables, leurs effets dépassent les réponses physiologiques à court terme et entraînent des changements profonds de la **diversité** et de la **structure** des communautés biologiques du sol. À titre d'exemple à l'échelle globale, les enrichissements en nutriments liés aux **pratiques agricoles**, aux **dépôts atmosphériques d'azote** ou aux **changements d'usage des terres** constituent aujourd'hui l'un des principaux facteurs de transformation des sols (Vitousek et al., 1997 ; Foley et al., 2005 ; Erisman et al., 2008 ; Galloway et al., 2008 ; Steffen et al., 2015). Ces apports prolongés modifient durablement les contraintes nutritionnelles, la chimie des sols et la nature des ressources disponibles pour les microorganismes. De nombreuses études montrent notamment que ces enrichissements conduisent fréquemment à une **diminution de la diversité microbienne** et à une altération des **relations** entre **biodiversité** et **fonctionnement** des sols (Allison & Martiny, 2008 ; Delgado-Baquerizo et al., 2016 ; Crowther et al., 2019). Les apports prolongés d'azote provoquent notamment une **acidification** des sols, qui constitue un **filtre environnemental majeur** pour les microorganismes et entraîne souvent une simplification des réseaux trophiques souterrains ainsi qu'une réduction de la diversité bactérienne et fongique. Ces modifications se traduisent par une dégradation de processus clés tels que la décomposition de la matière organique et le recyclage des nutriments (Tian & Niu, 2015 ; Zhang et al., 2018).

Ces mécanismes ont récemment été confirmés à l'échelle mondiale dans l'étude de Hu et al. (2024), à laquelle j'ai activement contribué. Cette étude montre que **l'enrichissement en nutriments**, en particulier en azote, modifie profondément les réseaux trophiques souterrains *via* l'**acidification** des sols, entraînant une **perte** coordonnée de **biodiversité microbienne** et une rupture des relations positives entre **diversité** et **fonctionnement des sols** (**Figure 26**). Autrement dit, lorsque la diversité biologique du sol décline, la capacité des sols à assurer simultanément plusieurs fonctions biogéochimiques diminue également. Ces changements traduisent une sélection de communautés adaptées à des environnements riches en nutriments, souvent au détriment de microorganismes spécialisés dans l'exploitation de ressources complexes. Ces observations montrent ainsi que les **changements durables de disponibilité en ressources** ne modifient pas uniquement l'**intensité des processus** microbiens, mais restructurent profondément la **diversité microbienne**, constituant un premier niveau de transformation du fonctionnement des sols.

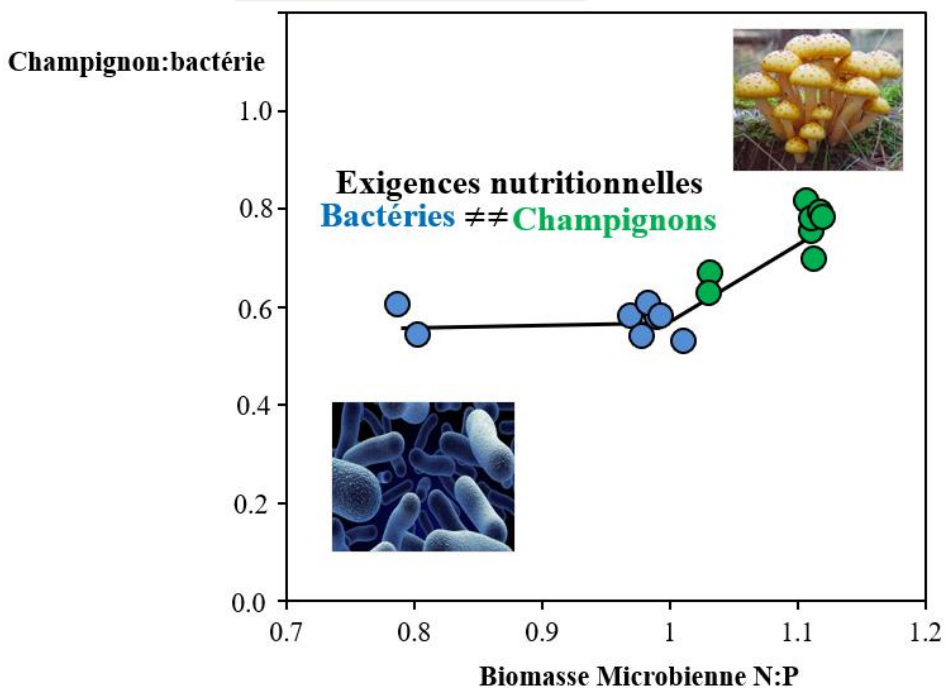
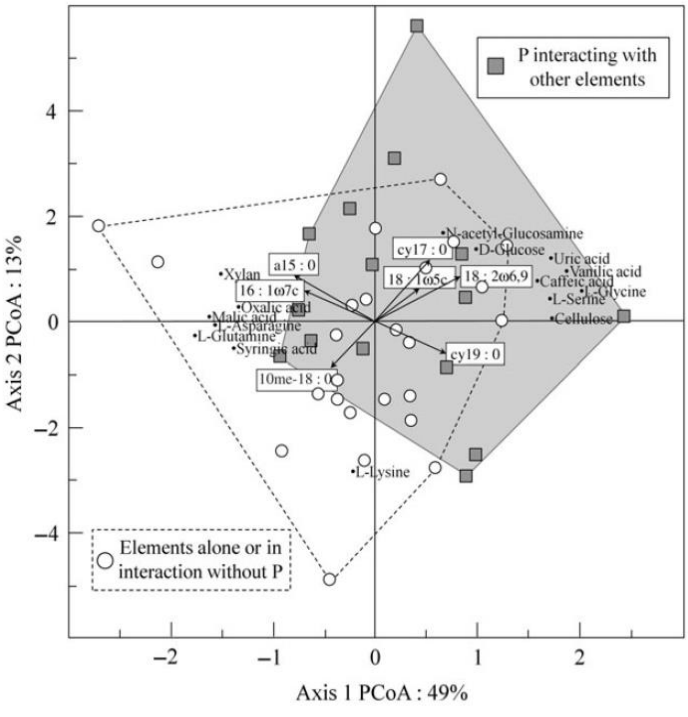



**Figure 27 - Relation entre la stœchiométrie de la biomasse microbienne et la structure des communautés.** Relation entre le ratio N:P de la biomasse microbienne et le ratio champignons:bactéries. La figure illustre une augmentation relative de la dominance fongique lorsque le ratio N:P de la biomasse microbienne s'élève, suggérant des exigences nutritionnelles contrastées entre bactéries et champignons et un lien étroit entre stœchiométrie microbienne et organisation des communautés. Figure adaptée de Fanin et al. (2013) - *Ecology Letters*.

**Figure 28 - Effets interactifs des apports ou non en phosphore en interaction avec des autres éléments sur le fonctionnement et la structure des communautés microbiennes du sol en forêt tropicale de Guyane française.** Ordination des profils cataboliques microbiens par MicroResp montrant la séparation des communautés selon les traitements de fertilisation. Les analyses de structure microbienne (*via* PLFA) indiquent que les apports en nutriments, en particulier en phosphore, modifient la composition des communautés microbiennes vers des communautés plutôt dominées par les bactéries. Figure tirée de Fanin et al. (2015) - *Functional Ecology*.



### 1.4.2 Changements de ressources et réorganisation des communautés microbiennes : bactéries, champignons et stratégies d'utilisation des substrats

Au-delà des variations globales de diversité, les changements durables de disponibilité et de qualité des ressources entraînent une **réorganisation profonde des communautés microbiennes**, en modifiant à la fois leurs besoins nutritionnels, leur structure et les stratégies d'utilisation des substrats qu'elles déploient. Les besoins nutritionnels microbiens ne sont en effet pas homogènes à l'échelle des communautés et reflètent des stœchiométries contrastées entre groupes fonctionnels. De manière générale, des biomasses microbiennes caractérisées par des rapports **C:N:P plus faibles** traduisent **une demande accrue en nutriments** pour soutenir des dynamiques de **croissance rapides**, tandis que des **rapports plus élevés** reflètent une **meilleure capacité à exploiter des substrats pauvres en nutriments** et riches en composés structuraux (Cleveland & Liptzin, 2007 ; Mooshammer et al., 2014). Dans ce contexte, nos travaux ont montré que la stœchiométrie de la biomasse microbienne répondait étroitement à celle des ressources disponibles, comme vu en Section 1.3.2. Cependant, cette **plasticité stœchiométrique** ne permet pas de déterminer si elle résulte d'une réelle **flexibilité physiologique** des mêmes microorganismes capables d'ajuster leurs rapports C:N:P, ou si elle reflète plutôt des **changements de la structure des communautés**, liés à des remplacements de souches présentant des stœchiométries intrinsèquement différentes. Pour répondre à cette question, nous avons mis en place une expérimentation innovante évaluant le rôle de la stœchiométrie des composés dissous issus des litières sur la structure des communautés microbiennes. Nos résultats ont montré que la **plasticité** observée à l'échelle de la communauté provenait en grande partie de **changements de composition microbienne** (**Figure 27**). Des ressources relativement riches en nutriments favorisent en général des communautés dominées par des **bactéries**, généralement associées à des rapports **C:N faibles** souvent **proches de 4 à 10** (Cleveland & Liptzin, 2007 ; Fierer et al., 2003 ; Strickland & Rousk, 2010). À l'inverse, lorsque les rapports C:P et N:P des ressources augmentent, la contribution relative des champignons s'accroît, ceux-ci présentant des rapports **C:N plus élevés**, souvent **autour de 15-20**, traduisant une meilleure capacité à exploiter des substrats pauvres en nutriments et riches en composés structuraux (de Boer et al., 2005 ; Keiblinger et al., 2010 ; Mooshammer et al., 2014). Ces résultats rejoignent ceux obtenus dans d'autres systèmes, où la **plasticité stœchiométrique** des **communautés** est principalement expliquée par des **changements de dominance entre groupes microbiens** aux **exigences élémentaires distinctes** plutôt que par une flexibilité physiologique forte des mêmes souches (Makino et al., 2003 ; Danger et al., 2008). Ainsi, les contraintes stœchiométriques ne modulent pas uniquement l'activité microbienne, mais orientent également l'**organisation fonctionnelle** des communautés, un patron largement observé dans différents contextes écologiques reliant qualité des ressources et stratégies microbiennes (de Boer et al., 2005 ; Strickland & Rousk, 2010 ; Malik et al., 2016).

Ces tendances sont encore renforcées lorsque la disponibilité en nutriments est modifiée par des changements de la disponibilité en nutriments. Comme vu précédemment, dans une expérimentation de fertilisation croisée en CNP en forêt amazonienne, nous avons montré que l'enrichissement en nutriments modifiait simultanément la biomasse microbienne, l'activité métabolique et la structure fonctionnelle des communautés (Fanin et al., 2015). La **Figure 28** illustre clairement ces réponses à travers les profils physiologiques mesurés par **MicroResp** et les analyses **PLFA** (cf. Section Méthodes) utiles à mesurer les bio-

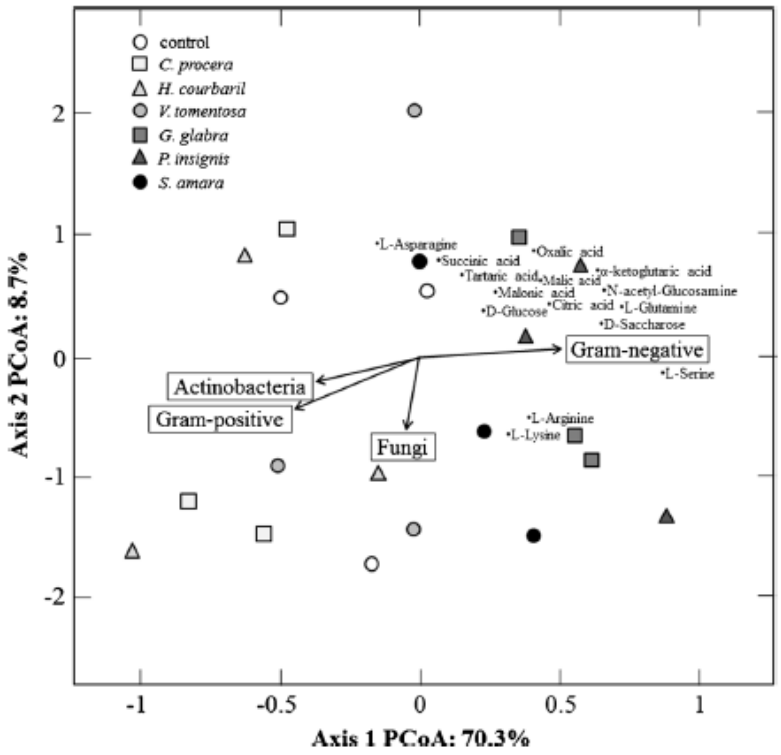



**Figure 29 - Profils physiologiques des communautés microbiennes selon la qualité des litières.** Analyse PCoA des profils physiologiques communautaires (CLPPs) de microorganismes issus d'un même sol incubé avec différentes litières en décomposition. Les distances entre points reflètent les différences fonctionnelles entre communautés, tandis que les vecteurs indiquent les groupes microbiens associés aux principaux substrats carbonés dégradés. Figure tirée de Fanin et al. (2014) - *Plant and Soil.*

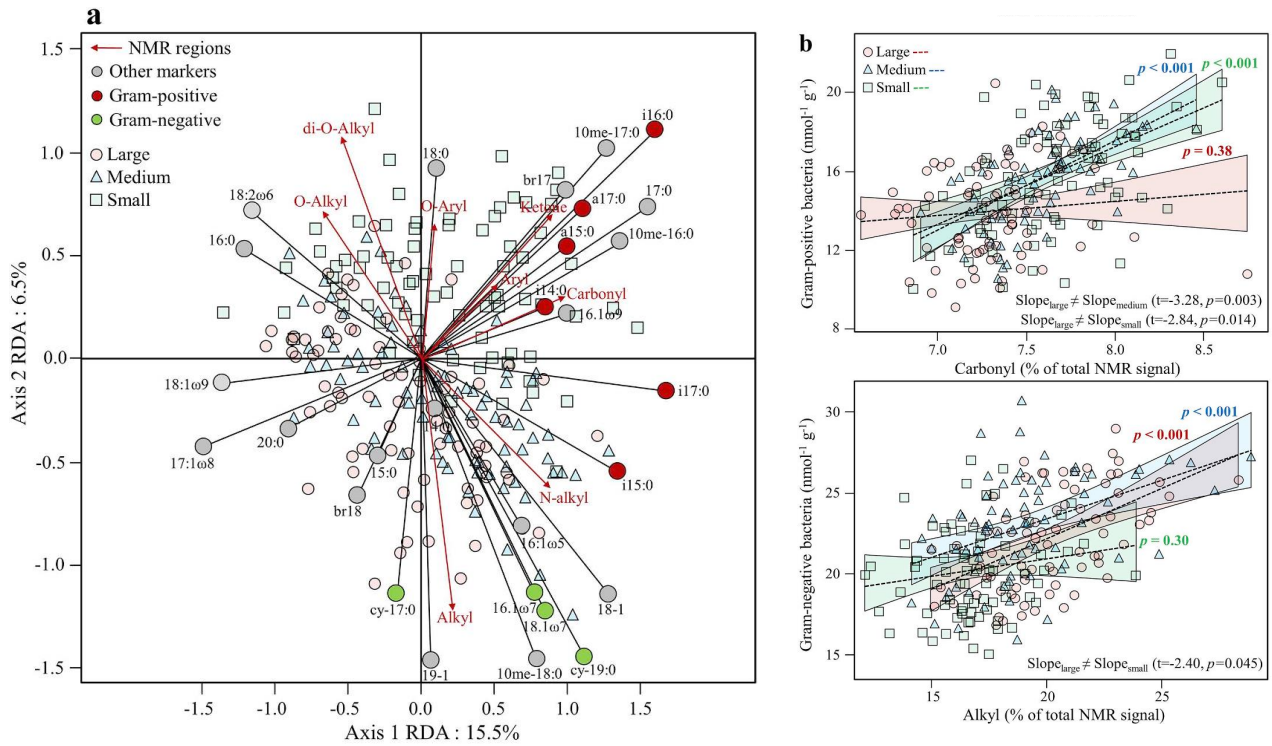



**Figure 30 - Relations entre chimie de la matière organique et structure fonctionnelle des communautés microbiennes.** (**a**) Analyse multivariée (RDA) reliant la composition chimique de la matière organique, déterminée par spectroscopie RMN (lignes rouges), aux marqueurs PLFA des communautés microbiennes (rond vert = GN bacteria; rond rouge = GP bacteria). (**b**) Les pannels à droite illustrent les relations entre groupes bactérien et régions NMR pour 3 types d'écosystèmes représentant un gradient de succession (de jeune = rouge, intermédiaire = bleu et ancien = vert) pour GP et proportion de composés carbonyls ou GN et proportion de composés alkyles. Figure tirée de Fanin et al. (2019) - *Soil Biology Biochemistry*.

-masses bactériennes et fongiques. Ces résultats couplés mettent en évidence une réorganisation marquée du fonctionnement microbien en lien à la structure des communautés, en particulier lorsque le phosphore est ajouté seul ou en interaction avec d'autres éléments. Cela rejoint des observations plus générales montrant que les apports en nutriments modifient profondément les stratégies d'utilisation des ressources et **la structure des communautés microbiennes** (Allison & Vitousek, 2005 ; Saiya-Cork et al., 2002 ; Leff et al., 2015).

Cette sensibilité des communautés microbiennes à la qualité des ressources apparaît également lorsque la disponibilité en carbone soluble varie (Fanin et al., 2014). Dans des microcosmes recevant des litières contrastées, nous avons notamment démontré que les apports riches en composés carbonés facilement lessivables entraînaient une augmentation de la biomasse microbienne et une modification significative de la structure des communautés bactériennes du sol, caractérisée par une diminution du **ratio bactéries Gram positives** sur **Gram négatives** (GP:GN) (**Figure 29**). Ce résultat indique une augmentation relative des bactéries Gram négatives, généralement associées à des stratégies **copiotrophes**, capables d'exploiter rapidement des ressources labiles et de soutenir des taux de croissance élevés lorsque le carbone est abondant (Fierer et al., 2003 ; Fierer et al., 2007). À l'inverse, lorsque les litières présentent de faibles concentrations en carbone soluble, les bactéries GP deviennent relativement plus abondantes, cohérent avec leur association fréquente à des stratégies plus **oligotrophes** et à l'utilisation de composés carbonés plus complexes (Kramer & Gleixner, 2008 ; Nemergut et al., 2010). Ce **changement de guildes bactériennes** a eu des **conséquences cataboliques** pour la dégradation de divers substrats carbonés, ce qui renforce l'idée que tous les taxons ne sont pas égaux dans leur stratégie de vie et dans leur utilisation des ressources.

Dans la continuité de ces résultats, le **ratio GP:GN** peut ainsi être mobilisé comme un indicateur synthétique de la **disponibilité en carbone organique** dans les sols. En effet, comme vu précédemment, plusieurs travaux ont montré que ce ratio varie de manière cohérente avec le niveau de ressources carbonées accessibles (Fierer et al., 2007 ; Kramer & Gleixner, 2008). Cependant, jusqu'à présent, cette relation n'avait été démontrée que dans des expérimentations en laboratoire comparant des sols ou des apports de ressources contrastés, sans avoir été explicitement testée dans des conditions naturelles de terrain. Cette lacune a été comblée dans des sols organiques le long d'une chronoséquence en Suède, où j'ai démontré que le **ratio GP:GN** peut être utilisé comme un **indicateur fonctionnel de la disponibilité en carbone *in situ***. En particulier, nous avons trouvé que la structure des communautés microbiennes était étroitement liée à la composition chimique de la MO déterminée par spectroscopie RMN (**Figure 30**). Les analyses multivariées montrent notamment que les variations du **ratio GP:GN** sont associées à des gradients de **composition moléculaire de la MO**, en particulier à l'équilibre entre fractions carbonées labiles et composés plus structuraux. En détail, les régions spectrales correspondant aux composés alkyls et carbonyls allant du plutôt simple au plutôt complexe, était associé majoritairement au GN ou GP respectivement le long du gradient de succession. Ainsi, bien que cela reste simpliste et que ce type d'approche reste à considérer avec précaution, **le ratio GP:GN constitue un proxy fonctionnel** pertinent pour suivre les **variations de qualité et d'accessibilité du carbone organique.**

Dans l'ensemble, ces travaux montrent que les **contraintes stœchiométriques** et la **qualité des ressources** agissent comme des **filtres écologiques** sélectionnant des assemblages microbiens distincts, ayant potentiellement des **capacités fonctionnelles** différentes. À l'échelle des écosystèmes, les **variations de qua-**

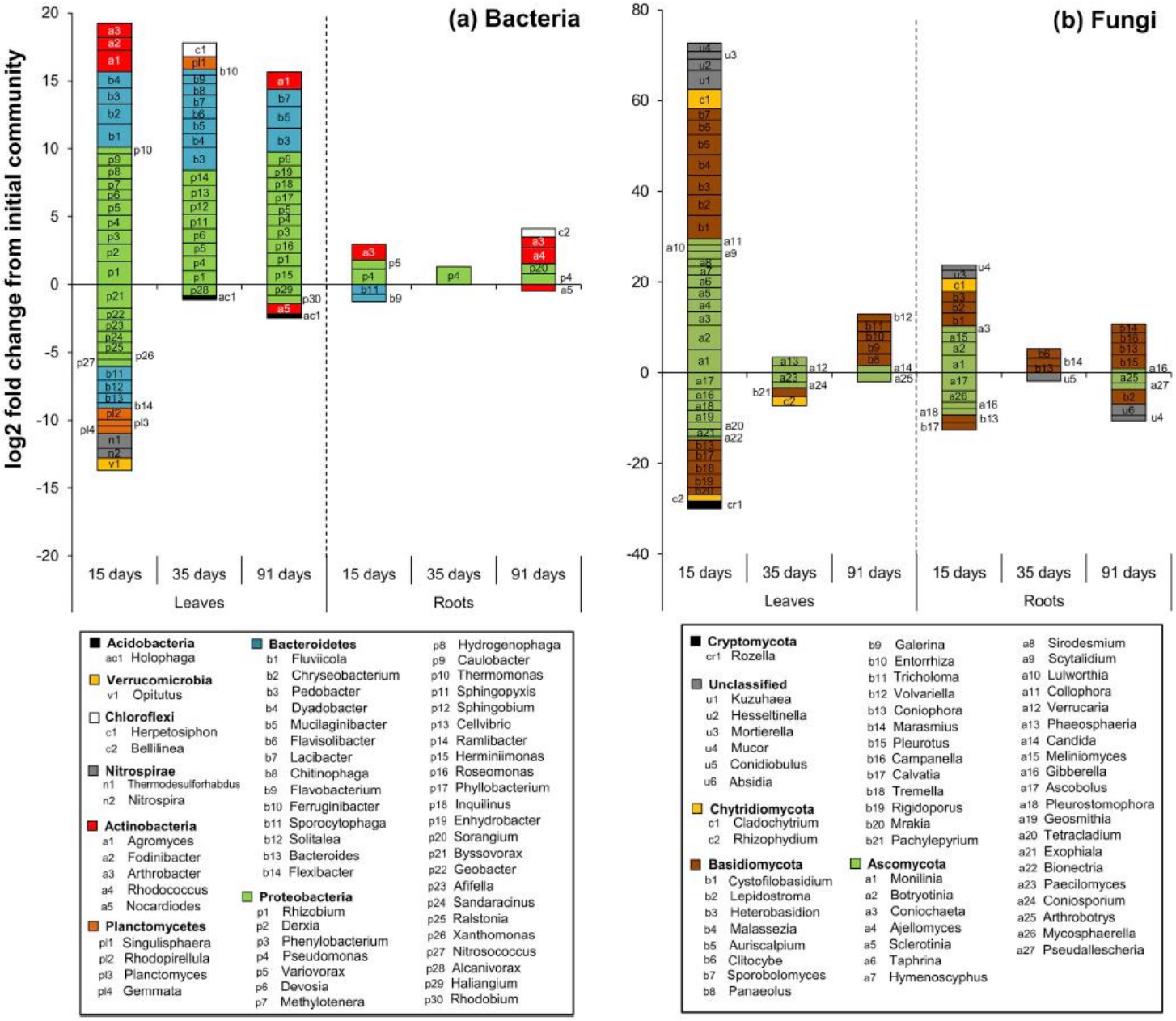



**Figure 31 - Réponses différentielles des communautés bactériennes et fongiques aux apports de résidus végétaux.** Variation de l'abondance relative des genres bactériens (**a**) et fongiques (**b**) après l'apport de résidus de feuilles et de racines, mesurée après 15, 35 et 91 jours par comparaison à des sols non amendés. Les barres représentent les taxons présentant des changements significatifs d'abondance (positif > 0 ou négatif < 0), illustrant la dynamique temporelle et les réponses contrastées des communautés microbiennes selon la nature des résidus et le compartiment végétal. Cette figure met en évidence le caractère fortement sélectif des apports organiques sur la composition taxonomique des microorganismes du sol. Figure tirée de Sauvadet et al. (2019) - *Soil Biology Biochemistry*.

**-lité et de quantité** des apports organiques peuvent ainsi conduire à une **réorganisation durable des communautés microbiennes**, avec des conséquences directes sur les trajectoires de décomposition, le recyclage des nutriments et, plus largement, le fonctionnement biogéochimique des sols.

### 1.4.3 Qualité des ressources et structuration de la diversité microbienne à l'échelle taxonomique et fonctionnelle

Au-delà des changements d'équilibre entre bactéries et champignons, ou GP et GN pour les bactéries, les modifications de qualité et de quantité des ressources influencent également la diversité microbienne à des niveaux taxonomiques et fonctionnels plus fins, en sélectionnant des **assemblages spécialisés** dans l'exploitation de différentes fractions de la MO. Plusieurs synthèses récentes montrent que la diversité microbienne des sols est fortement corrélée à la diversité et à la qualité des apports organiques végétaux, qui déterminent la diversité des niches écologiques disponibles pour les microorganismes (Fierer, 2017 ; Crowther et al., 2019). Lorsque **la nature des apports organiques change**, qu'il s'agisse de transitions de végétation, de modifications de litières dominantes ou d'apports de substrats contrastés, la **composition taxonomique et fonctionnelle des communautés microbiennes se réorganise** durablement, certains groupes étant favorisés tandis que d'autres régressent. La synthèse récente de Bernard et al. (2022), montre notamment que la nature chimique de la matière organique contrôle directement les communautés capables d'exploiter différentes fractions organiques, reliant composition des substrats et structuration de la biodiversité microbienne. Les apports de substrats riches en composés facilement dégradables favorisent ainsi des bactéries copiotrophes telles que ***Pseudomonas***, ***Burkholderia***, ***Massilia*** **ou certains** ***Bacillus***, ainsi que des champignons saprotrophes rapides comme ***Mucor***, ***Rhizopus***, ***Cladosporium*** **ou** ***Aureobasidium***, spécialisés dans l'exploitation rapide de ressources labiles. À l'inverse, lorsque dominent des substrats plus complexes ou des fractions organiques associées aux minéraux, les communautés incluent davantage de microorganismes capables d'exploiter des composés plus récalcitrants, tels que des ***Actinobacteria*** **comme** ***Streptomyces***, ***Nocardia*** **ou** ***Rhodococcus***, ainsi que des champignons ligninolytiques spécialisés dans la dégradation de polymères complexes (Baldrian, 2017 ; Malik et al., 2016, 2020).

Ces dynamiques ont été également observées expérimentalement dans le travail conduit par Marie Sauvadet, qui a permis de préciser comment la qualité des ressources influence la structuration de la biodiversité microbienne au cours de la décomposition (Sauvadet et al., 2019). En comparant la décomposition de résidus végétaux contrastés, riches soit en composés solubles facilement accessibles comme les feuilles, soit en composés plus structuraux et récalcitrants comme les racines, nous avons montré que la qualité du substrat conditionne fortement les **trajectoires de succession des communautés bactériennes et fongiques**. Les apports de feuilles, riches en carbone labile, entraînent ainsi une différenciation rapide des communautés par rapport aux sols non amendés, avec un enrichissement de bactéries opportunistes telles que ***Pseudomonas***, ***Arthrobacter*** **ou** ***Variovorax***, ainsi que de champignons saprotrophes spécialisés dans l'exploitation des composés facilement accessibles (**Figure 31**). À l'inverse, l'apport de racines, plus riches en composés structuraux et généralement plus pauvres en nutriments, conduit à des changements plus progressifs et sélectionne des microorganismes capables d'exploiter des substrats complexes, rapprochant davantage les

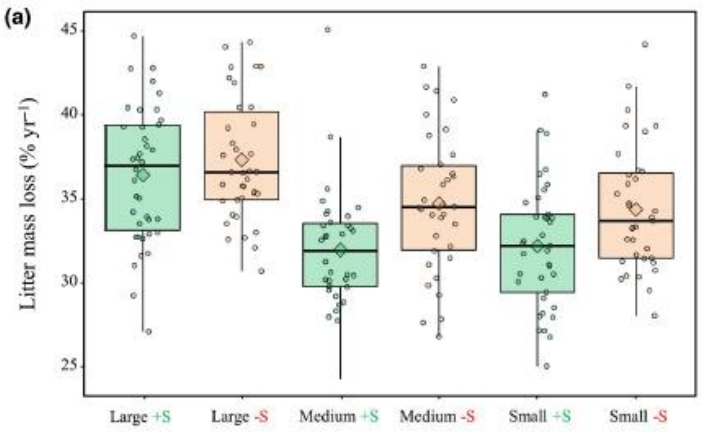



**Figure 32 - Effet de la suppression des arbustes sur la décomposition de la litière.** Boxplots montrant la perte de masse de la litière avec arbustes présents (+S) ou supprimés (-S) dans un gradient de fertilité d'iles allant de 'grandes iles' (fertile), vers des 'iles moyennes' vers des 'petites iles' (peu fertile). La figure illustre que la suppression des arbustes influence positivement les taux de décomposition, avec des réponses variables en termes d'intensité selon la taille des îles. Figure tirée de Fanin et al. (2022) - *New Phytologist*.

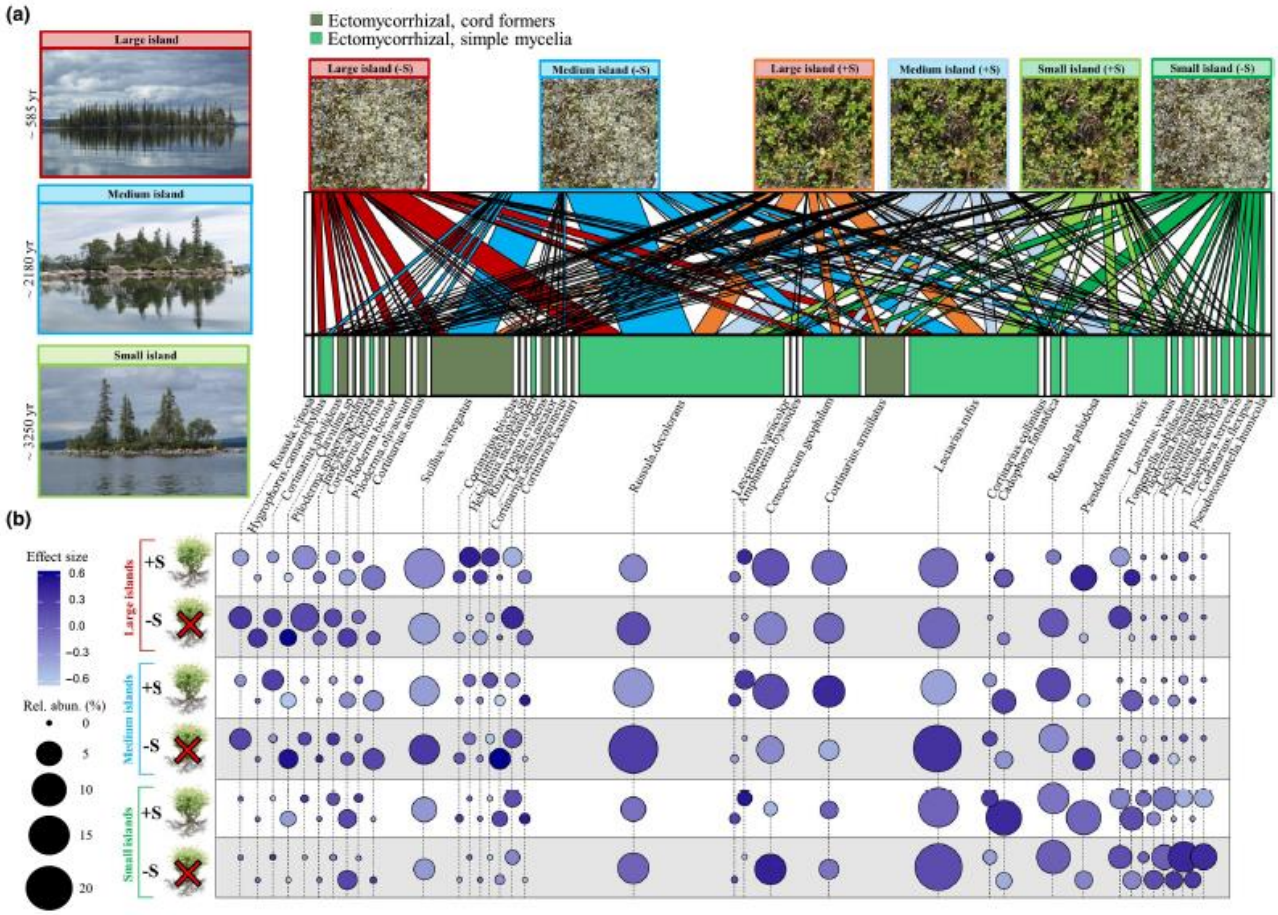



**Figure 33 - Effets des arbustes sur les communautés ectomycorhiziennes le long d'un gradient environmental.** (**a**) Réseau bipartite montrant les associations entre traitements (taille des iles, présence/absence d'arbustes) et espèces ectomycorhiziennes (cord-formers *versus* simple mycelia), révélant une forte réorganisation des communautés le long du gradient des iles larges (rouge) vers les iles petites (vert). (**b**) Effets des traitements sur l'abondance relative des espèces, indiquant que la présence d'arbustes en association avec des champignons mycorrhiziens éricoides modifie la dominance et la composition des communautés fongiques d'ectomycorrhizes. Figure tirée de Fanin et al. (2022) - *New Phytologist*.

communautés de celles observées dans les sols non amendés. Ce travail montre également que **les successions microbiennes ne se résument pas à un simple remplacement global de bactéries par des champignons au cours de la décomposition**. Bactéries et champignons participent simultanément aux différentes phases du processus, avec des réponses fortement dépendantes de la qualité du substrat et du stade de décomposition, ce qui rejoint des synthèses récentes montrant que la **partition fonctionnelle** entre **bactéries et champignons varie continuellement** selon la nature des substrats et les contraintes environnementales plutôt que de suivre une opposition stricte entre décomposeurs bactériens et fongiques (Strickland & Rousk, 2010 ; Bahram et al., 2018). Ces résultats soulignent également que les réponses microbiennes varient fortement à l'échelle des genres et des espèces, indiquant que des **taxons appartenant à des mêmes grands groupes phylogénétiques peuvent présenter des stratégies écologiques contrastées**. Ils mettent ainsi en évidence les **limites d'une classification trop grossière des microorganismes en groupes copiotrophes ou oligotrophes basés sur les phylums** et rejoignent les travaux récents montrant que la diversité microbienne fonctionnelle se structure à des résolutions taxonomiques fines, directement liées aux stratégies d'acquisition des ressources et aux niches trophiques occupées (Allison & Martiny, 2008 ; Krause et al., 2014 ; Delgado-Baquerizo et al., 2018).

En conclusion, les variations de qualité et d'accessibilité de la MO n'affectent pas uniquement l'intensité de la décomposition, mais entraînent une **réorganisation profonde de la diversité et la structure des communautés microbiennes** en sélectionnant des assemblages spécialisés dans l'exploitation de fractions organiques distinctes. Ces changements de composition et de diversité fonctionnelle influencent directement les trajectoires de transformation, de recyclage et de stabilisation du carbone, et peuvent contribuent ainsi à déterminer l'évolution à long terme des stocks de carbone dans les sols.

### 1.4.4 Changement de qualité des ressources le long de gradients : exemple sur la structuration des communautés fongiques

Les changements durables de disponibilité et de qualité des ressources organiques ne modifient pas uniquement la **diversité bactérienne**, mais entraînent également des réorganisations profondes des **communautés fongiques**, en particulier dans l'équilibre entre grandes **guildes fonctionnelles** impliquées dans la décomposition et l'acquisition des nutriments (Clemmensen et al., 2013). Ces réorganisations constituent un mécanisme clé reliant changements de végétation, disponibilité en nutriments et dynamique de transformation de la matière organique dans les sols forestiers (Phillips et al., 2013 ; Averill et al., 2014 ; Clemmensen et al., 2015 ; Lindahl & Tunlid, 2015). Mes travaux récents menés le long d'une chronoséquence forestière en Suède ont montré que les modifications conjointes de végétation, de qualité de la MO et de fertilité des sols entraînent des changements marqués **dans l'équilibre entre champignons saprotrophes et mycorhiziens**, avec des conséquences directes sur la dynamique de décomposition et le stockage du carbone dans les sols (**Figure 32**) (Fanin et al., 2022). En particulier, la présence d'un sous-bois dominé par des arbustes éricacées, associés à des mycorhizes éricoïdes capables d'exploiter des formes organiques complexes d'azote et de phosphore, favorise des environnements pauvres en nutriments et l'accumulation progressive de MO peu décomposée (Read & Perez-Moreno, 2003 ; Clemmensen et al., 2013). Ces transitions ne correspondent pas à une simple substitution entre guildes fongiques, mais impliquent également des **réorganisations internes fines au sein des communautés ectomycorhiziennes** (**Figure 33**).

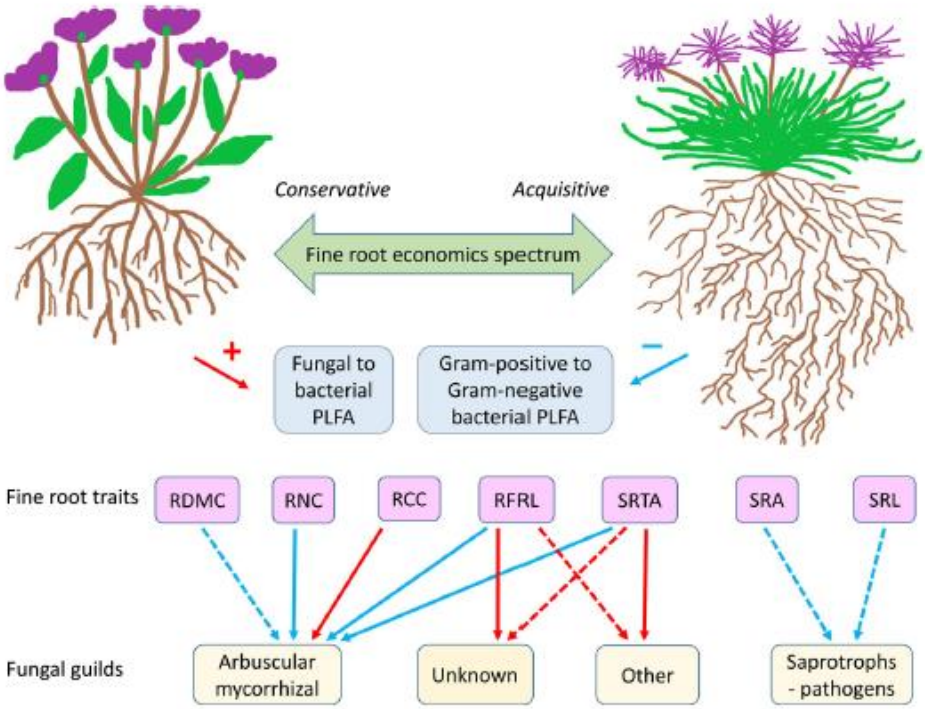



**Figure 34 - Spectre économique des racines fines et associations microbiennes.** Schéma conceptuel illustrant les relations entre traits fonctionnels des racines fines, stratégies d'acquisition des ressources et organisation des communautés microbiennes du sol. Le gradient allant d'une stratégie conservatrice à acquisitive s'accompagne de variations du ratio champignons:bactéries et du ratio bactéries Gram positives:Gram négatives, ainsi que de changements dans les guildes fongiques associées. Les flèches rouges indiquent des relations positives et les bleues des relations négatives entre traits racinaires et groupes microbiens. Figure tirée de Spitzer et al. (2021) - *New Phytologist*.

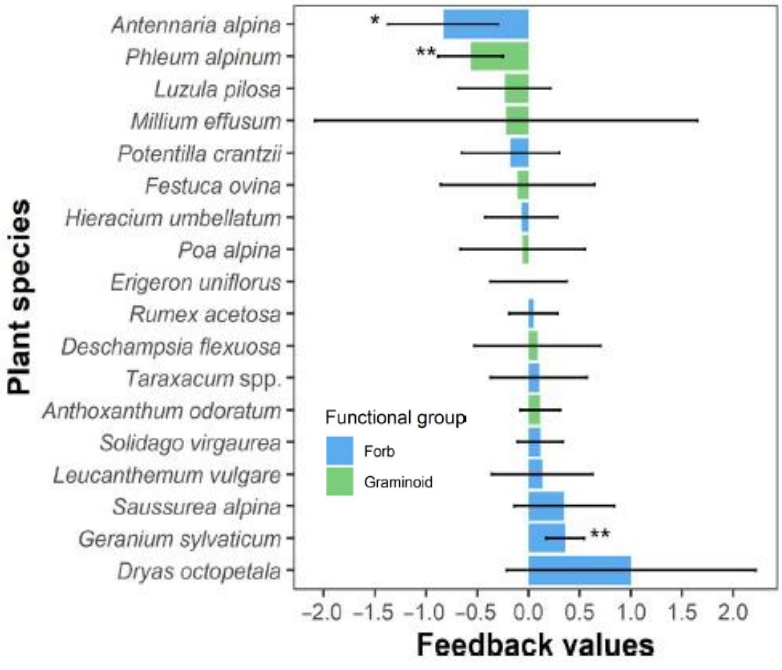



**Figure 35 - étroactions plante–sol (plant–soil feedback) chez des espèces de toundra.** Histogramme montrant les valeurs de rétroaction plante-sol pour 18 espèces végétales, calculées comme la différence de biomasse entre un sol conspecifique et un sol hétérospécifique. Les barres représentent la moyenne ± intervalle de confiance à 95 %. Les valeurs positives indiquent un effet favorable du sol d'origine sur la croissance, tandis que les valeurs négatives traduisent un effet défavorable. Les couleurs distinguent les groupes fonctionnels végétaux (forbs vs graminées) et les astérisques signalent les effets significativement différents de zéro. Figure tirée de Spitzer et al. (2022) - *Journal of Ecology*.

Dans les stades les plus fertiles de la succession, les communautés ectomycorhiziennes sont davantage dominées par des espèces formant des cordons mycéliens (**cord-formers**), capables d'étendre leur réseau loin des racines et d'exploiter efficacement des ressources distribuées de manière hétérogène dans le sol (Agerer, 2001 ; Lilleskov et al., 2011). À mesure que la succession progresse et que la disponibilité en nutriments diminue, les espèces ectomycorhiziennes à mycélium simple (**simple mycelia**) représentent une proportion relativement stable des communautés ectomycorhiziennes. En parallèle, l'abondance relative des **champignons éricoïdes** (ERI) augmente, en association avec un ralentissement de la décomposition de la matière organique et du recyclage de l'azote. Ainsi, lorsque ces **arbustes disparaissent** ou régressent, l'abondance des **ERI diminue** au profit des **ectomycorhizes**. Cette **réorganisation** des communautés fongiques s'accompagne de modifications des stratégies d'acquisition des ressources et des **interactions** entre **groupes fonctionnels**, avec des conséquences notables sur la décomposition de la matière organique et sur la compétition avec les **décomposeurs saprotrophes** dans les horizons de surface (Clemmensen et al., 2013). Ainsi, il en résulte une **disponibilité accrue** des nutriments et une **moindre accumulation de carbone**, ce qui traduit un basculement vers un fonctionnement du sol caractérisé par un recyclage plus rapide de la matière organique (Clemmensen et al., 2015 ; Fanin et al., 2022). Au global, ces résultats montrent que les variations dans la structure des communautés végétales entraînent non seulement des **changements de dominance** entre **guildes fongiques**, mais également des **réorganisations fonctionnelles** au sein des communautés mycorhiziennes, notamment en termes de stratégies d'exploration et d'acquisition des nutriments (Agerer, 2001 ; Averill et al., 2014). Ces changements ont des conséquences directes sur la **dynamique de décomposition** et sur **l'équilibre entre minéralisation** et **stockage du carbone** dans les sols forestiers, en accord avec les travaux montrant que les communautés mycorhiziennes jouent un rôle central dans la régulation du devenir du carbone du sol (Phillips et al., 2013 ; Averill et al., 2014 ; Clemmensen et al., 2015).

### 1.4.5 Rétroactions plante-sol pilotées par les ressources et les communautés microbiennes

Sur le long terme, les rétroactions plante-sol, ou '***plant-soil feedbacks'*** (PSF), résultent de l'influence réciproque des plantes et des communautés du sol *via* les modifications de la disponibilité des ressources, de la composition microbienne et du fonctionnement biogéochimique. Si les premières études sur les PSF se sont principalement concentrées sur les interactions plante-pathogènes ou mutualistes, il est désormais clairement établi que ces **rétroactions** émergent plus largement de **changements intégrés de ressources** et de **communautés microbiennes** affectant la décomposition et la disponibilité des nutriments (Bever et al., 2010 ; van der Putten et al., 2013 ; Bardgett & Wardle, 2010). Dans ce cadre, l'étude de Spitzer et al. (2021) à laquelle j'ai contribué montre que les **traits racinaires** le long du root economics spectrum (cf. Section 1.1) structurent directement les **communautés microbiennes de la rhizosphère** *via* la qualité et la quantité des ressources fournies par les racines, notamment par les exsudats et la litière racinaire. En s'appuyant sur des analyses combinant **traits racinaires**, biomasse microbienne et composition des communautés (par PLFA), cette étude met en évidence que le '*spectre économique des racines*' influence fortement l'équilibre entre communautés bactériennes et fongiques ainsi que la composition des guildes fongiques (**Figure 34**). Les espèces présentant des **stratégies racinaires plus acquisitives**, caractérisées par des racines fines, riches en

azote et à renouvellement rapide, favorisent des communautés microbiennes associées à un recyclage rapide des nutriments et à une dominance relative de **groupes bactériens copiotrophes**. À l'inverse, des stratégies racinaires **plus conservatrices**, associées à des tissus plus denses et à des durées de vie plus longues, tendent à favoriser des communautés plus dominées par des **champignons**, notamment **mycorhiziens**, associées à des dynamiques de recyclage plus lentes. Ces résultats rejoignent des travaux montrant que la nature des **apports organiques** et des composés de la **rhizodéposition** constitue un **déterminant majeur** de la **structuration des communautés microbiennes** et de la transformation de la MO dans les sols (Bardgett & Wardle, 2010 ; De Deyn et al., 2011 ; Fierer, 2017). Ces mécanismes se traduisent ensuite par des rétroactions mesurables sur la performance végétale, comme l'illustre l'étude complémentaire de Spitzer et al. (2022) menée en toundra subarctique. En analysant simultanément traits racinaires, composition microbienne par **métabarcoding** et performance des plantes, cette étude montre que espèces végétales à **stratégie acquisitive**, caractérisées par des racines ramifiées, riches en azote et à faible densité tissulaire, développent des **rétroactions plante-sol plus négatives** (**Figure 35**). Ces traits favorisent des communautés microbiennes associées à un recyclage rapide des nutriments, mais aussi à une accumulation d'effets négatifs liés à l'**épuisement** local des **ressources** et à des **déséquilibres élémentaires** pour les microorganismes. À l'inverse, des stratégies racinaires plus **conservatrices**, souvent associées à une plus forte dépendance aux symbioses mycorhiziennes, tendent à générer des **PSF plus neutres ou positifs**. Ces résultats soulignent que les PSF ne reflètent pas uniquement l'accumulation de pathogènes ou de mutualistes, mais résultent d'un ajustement fonctionnel entre **traits végétaux**, **ressources disponibles** et **communautés microbiennes**, dans lequel la vitesse de recyclage des nutriments joue un rôle central. Toutefois, ces effets ne sont pas systématiques à l'échelle des espèces, suggérant que les PSF émergent davantage de réorganisations fonctionnelles des communautés que de la présence d'un taxon particulier, rejoignant ainsi les cadres conceptuels proposés par Bever et al. (2012), selon lesquels les rétroactions plante-sol résultent principalement des **effets cumulés de communautés entières**, *via* les modifications conjointes de mutualistes, de décomposeurs et d'organismes potentiellement pathogènes, plutôt que de l'action d'un organisme isolé.

Pris ensemble, ces travaux permettent de proposer une vision intégrative des **PSF** comme une **boucle fonctionnelle** dans laquelle les changements de ressources induits par les plantes modifient la composition et le fonctionnement des communautés microbiennes, ce qui influence ensuite la décomposition et la disponibilité des nutriments, affectant en retour la croissance végétale et la nature des nouvelles ressources entrant dans le sol. Dans cette perspective, les **PSF apparaissent comme un mécanisme clé** par lequel les changements de **traits végétaux et de ressources contrôlent**, à moyen et long terme, **la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes** et *vis-versa*.

## 1.5 Synthèse de l'Axe 1 - La ressource comme filtre et moteur du fonctionnement microbien des sols

Les sections précédentes ont montré que la décomposition de la MO et le recyclage des nutriments ne peuvent être expliqués uniquement par la quantité de ressources présentes dans les litières ou les sols. Au contraire, la nature des substrats, la disponibilité relative des éléments nutritifs, les besoins élémentaires des communau-

-tés microbiennes et leur capacité à exploiter ces ressources déterminent conjointement les trajectoires de transformation de la MO et le couplage entre cycles biogéochimiques. Cette section propose une **synthèse conceptuelle** de ces travaux en mettant en évidence les principaux cadres permettant d'intégrer explicitement la **dimension microbienne** dans la compréhension du fonctionnement des sols, avant d'ouvrir vers les axes suivants consacrés au rôle de l'habitat, des interactions biotiques et des changements environnementaux. Le but n'est pas uniquement de re-synthétiser les résultats déjà présentés, mais plutôt d'apporter une vision globale avec une **prise de recul** sur le **futur**, les **besoins** et les **limitations** de nos approches en écologie microbienne fonctionnelle.

### 1.5.1 Vers une écologie microbienne fonctionnelle centrée sur l'acquisition et l'utilisation des ressources

Comme vu précédemment, la nature chimique des substrats, leur contenu en nutriments et la disponibilité relative en carbone, azote et phosphore constituent des **filtres majeurs** du **fonctionnement microbien**, mais ces facteurs n'agissent qu'en interaction avec les **besoins nutritionnels** et les **capacités fonctionnelles** des communautés microbiennes (Elser et al., 2007 ; Manzoni et al., 2010 ; Sardans et al., 2012 ; Sinsabaugh et al., 2013). La qualité des ressources organiques détermine d'abord la vitesse potentielle de transformation des substrats, les composés facilement accessibles étant rapidement consommés tandis que les fractions plus complexes sont transformés sur des temps plus longs (Melillo et al., 1982 ; Cornwell et al., 2008 ; Berg & McClaugherty, 2013). Toutefois, les résultats présentés dans cet axe montrent que cette **qualité intrinsèque des ressources n'explique qu'une partie des variations observées** dans les dynamiques de décomposition. La manière dont ces ressources sont effectivement exploitées dépend fortement des contraintes nutritionnelles auxquelles sont confrontés les microorganismes, ainsi que de leur capacité à accéder aux nutriments limitants *via* la production d'enzymes extracellulaires ou la mobilisation de ressources du sol (Sinsabaugh et al., 2008 ; Wallenstein & Weintraub, 2008 ; Mooshammer et al., 2014 ; Allison, 2012). Ainsi, les **communautés microbiennes ajustent ainsi continuellement leurs stratégies métaboliques** et **leurs investissements enzymatiques** afin de satisfaire leurs besoins en éléments nutritifs, ce qui conditionne directement la partition du carbone entre respiration et production de biomasse, ainsi que le couplage (ou le découplage) entre cycles du carbone, de l'azote et du phosphore (Manzoni et al., 2010 ; Sinsabaugh et al., 2013 ; Mooshammer et al., 2014). Ces mécanismes expliquent notamment pourquoi des substrats chimiquement similaires peuvent conduire à des dynamiques de décomposition contrastées selon le contexte nutritionnel ou la structure des communautés microbiennes impliquées, comme montré dans mes travaux sur l'effet conjoint de la qualité des litières et de la disponibilité en nutriments (Fanin et al., 2011 ; Fanin et al., 2012 ; Fanin et al., 2013 ; Fanin et al., 2016a ; Fanin et al., 2016b). Par ailleurs, les **modifications durables de la disponibilité en ressources ne modifient pas uniquement l'intensité de l'activité microbienne à court terme**, mais peuvent entraîner des **changements persistants dans les capacités fonctionnelles** dominantes des sols. Les enrichissements en nutriments, les changements de végétation ou les modifications des apports organiques sélectionnent progressivement des assemblages microbiens adaptés à de nouvelles conditions environmentales, modifiant ainsi le recyclage des nutriments à moyen et long terme (Allison & Martiny, 2008 ; Delgado-Baquerizo et al.,

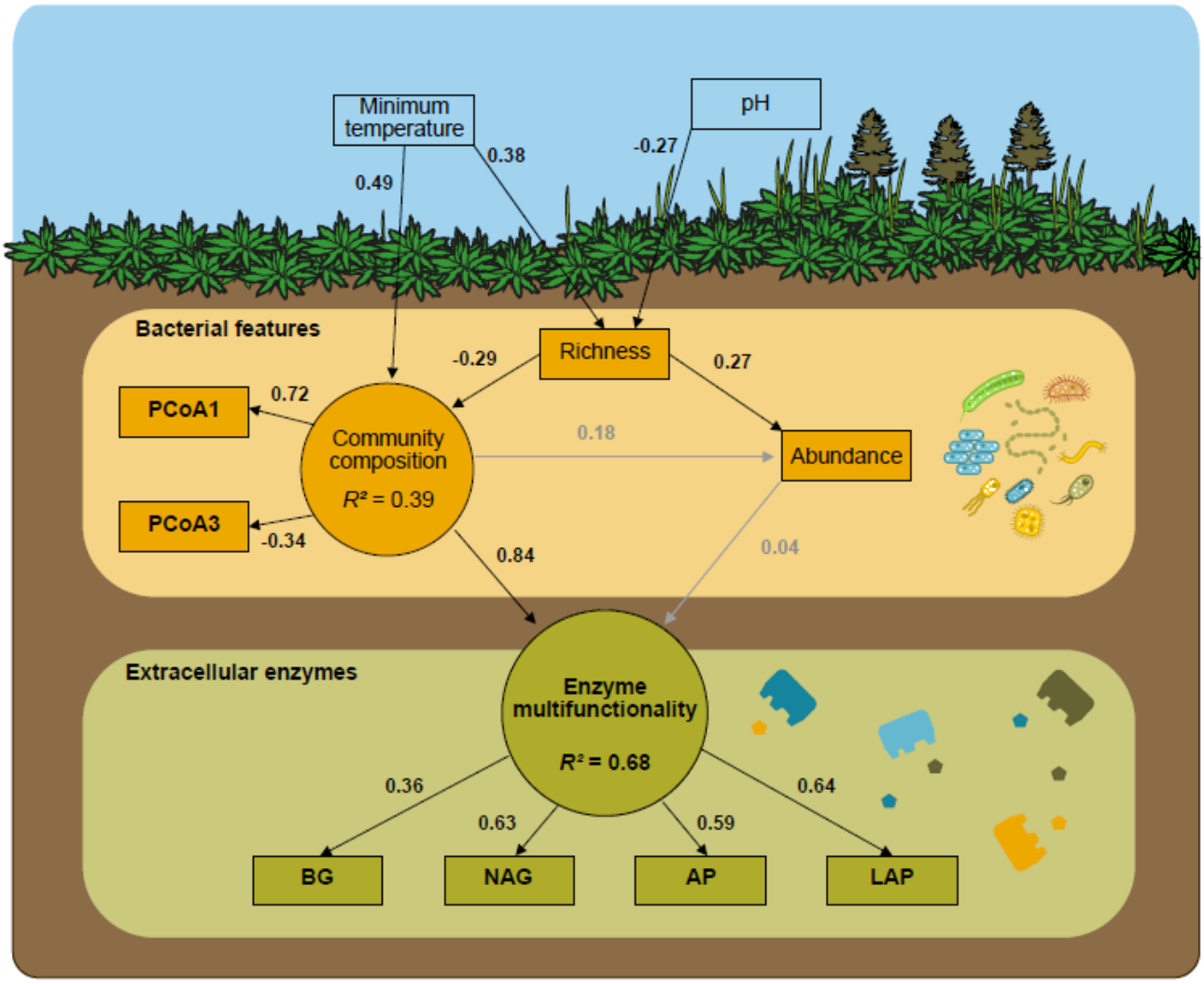



**Figure 36 - Fonctionnalité des communautés microbiennes : un cadre intégré biomasse - structure - activité.** Schéma conceptuel illustrant les principaux déterminants de la fonctionnalité des communautés microbiennes du sol. Le fonctionnement microbien résulte de l'interaction entre trois dimensions complémentaires : la biomasse microbienne, qui reflète le potentiel global d'activité, l'activité métabolique, traduisant l'intensité des processus biologiques, et la structure des communautés, qui conditionne les capacités fonctionnelles et les stratégies d'utilisation des ressources. Ces composantes interagissent pour contrôler les processus de décomposition, la dynamique des enzymes extracellulaires et le recyclage des nutriments. La figure souligne ainsi qu'une approche intégrative, combinant quantité, activité et organisation des communautés, est nécessaire pour comprendre et prédire le fonctionnement microbien des sols. Figure tirée de Jassey et al. (2026) - submitted to *Global Change Biology*.

2016 ; Crowther et al., 2019). Ces effets ont également été mis en évidence dans mes travaux montrant que la **fertilisation** modifie durablement la **structure et les capacités fonctionnelles des communautés microbiennes** tropicales (Fanin et al., 2012 ; Fanin et al., 2015 ; Fanin et al., 2017). Ces résultats conduisent à dépasser une vision strictement chimique de la décomposition, dans laquelle la MO serait transformée indépendamment des organismes impliqués, pour **replacer explicitement les microorganismes au cœur du contrôle des flux élémentaires** (Schimel & Schaeffer, 2012 ; Wieder et al., 2013 ; Allison, 2012). Ainsi, les sols doivent apparaitre comme des systèmes dynamiques dans lesquels la qualité des ressources agit à la fois comme un **filtre écologique** sélectionnant certaines stratégies microbiennes et comme un **moteur biogéochimique** contrôlant les flux de carbone et de nutriments.

Cette perspective conduit naturellement à adopter une approche **d'écologie microbienne fonctionnelle**, centrée non seulement sur l'identification des organismes présents, mais surtout sur leur capacité à acquérir et transformer les ressources disponibles. Comprendre le fonctionnement des sols implique ainsi d'intégrer explicitement les **stratégies microbiennes** d'utilisation des ressources, qui constituent un **levier central** reliant **composition des communautés** et **fonctionnement biogéochimique** (Allison, 2012 ; Krause et al., 2014 ; Delgado-Baquerizo et al., 2018 ; Chen et al., 2025). Cette approche fonctionnelle fournit le cadre conceptuel sur lequel reposent les sections suivantes, qui proposent d'examiner plus précisément les différentes dimensions permettant d'évaluer la fonctionnalité des communautés microbiennes du sol.

### 1.5.2 Fonctionnalité centrée sur les communautés microbiennes : un triptyque biomasse-diversité-activité

Les résultats de mes travaux de recherche montrent que comprendre le rôle des microorganismes dans le fonctionnement des sols nécessite de dépasser une approche reposant uniquement sur la qualité de la MO ou sur la composition taxonomique des communautés. Après plus de **dix-sept années à travailler sur les microorganismes du sol**, il m'apparaît nécessaire d'adopter une **approche intégrée** permettant d'évaluer simultanément plusieurs dimensions de la **fonctionnalité microbienne**. Ainsi, basé sur mes travaux jusqu'en 2020, j'ai souvent enseigné à l'Université l'idée de structurer l'analyse du rôle fonctionnel des communautés microbiennes autour de **trois composantes complémentaires** (mais non-exhaustive) : (i) la **biomasse microbienne**, (ii) **l'activité microbienne**, et (iii) **la structure des communautés** (**Figure 36**). Ces dimensions, bien que non exhaustives, conditionnent conjointement la manière dont les microorganismes contrôlent la décomposition de la MO et le recyclage des éléments nutritifs. Prendre seulement l'une ou l'autre des parties, ne donne qu'une vision partielle de la **fonctionnalité** des communautés de décomposeurs face à leurs ressources.

Tout d'abord, la biomasse microbienne représente la **fraction vivante** de la MO du sol et constitue souvent un indicateur du potentiel métabolique d'un sol (Jenkinson & Ladd, 1981 ; Anderson & Domsch, 2010). Elle joue un rôle central comme réservoir temporaire de nutriments et comme **moteur biologique** de la décomposition. Toutefois, l'estimation de la biomasse microbienne reste sensible aux méthodes utilisées, qu'il s'agisse de fumigation-extraction, d'analyses PLFA ou d'approches moléculaires (Vance et al., 1987 ; Frostegård et al., 1993 ; Blagodatskaya & Kuzyakov, 2013). De plus, une biomasse élevée ne garantit pas né-

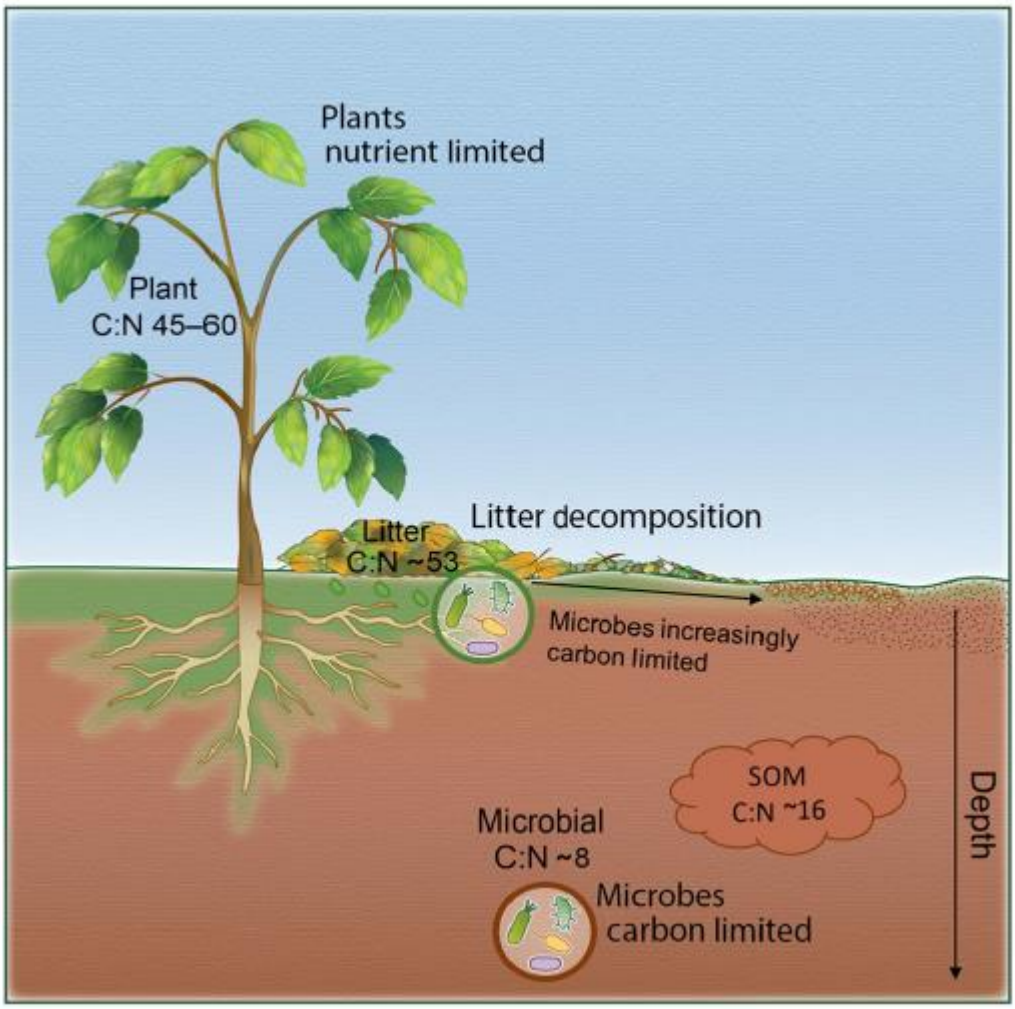



**Figure 37 - Contrastes de limitations nutritionnelles entre plantes, litière et microorganismes du sol.** Schéma conceptuel illustrant le décalage stœchiométrique entre plantes, litière et microorganismes au cours de la décomposition. Les plantes, caractérisées par des rapports C:N élevés, sont principalement limitées en nutriments, tandis que les microorganismes hétérotrophes du sol présentent des rapports C:N plus faibles et sont majoritairement limités par le carbone. À la surface du sol, l'accès au carbone labile issu de la litière et de la rhizosphère peut temporairement déplacer cette limitation vers les nutriments. Avec la profondeur et la décomposition progressive de la matière organique, le carbone devient plus rare, renforçant la limitation en carbone des communautés microbiennes. Cette figure met ainsi en évidence les contrastes de contraintes nutritionnelles entre compartiments et leur rôle central dans la régulation des processus de décomposition et du cycle du carbone. Figure tirée de Soong et al. (2019) - *Global Change Biology*.

-cessairement une forte activité fonctionnelle, car une part importante des microorganismes du sol peut se trouver en état de dormance ou de faible activité métabolique (Lennon & Jones, 2011 ; Blagodatskaya & Kuzyakov, 2013). **L'un des défis actuels consiste donc à mieux relier le stock microbien à sa capacité effective de transformation de la MO.**

La seconde dimension concerne **l'activité microbienne**, qui reflète les **flux métaboliques** associés à la respiration, à la production d'enzymes extracellulaires et à l'assimilation des nutriments. Ces processus sont directement responsables des flux de carbone et d'éléments nutritifs dans les sols (Schimel & Weintraub, 2003 ; Sinsabaugh et al., 2008 ; Allison, 2012). Toutefois, la mesure de l'activité microbienne reste délicate, car les indicateurs disponibles, tels que la respiration du sol ou les activités enzymatiques potentielles, ne représentent souvent que des instantanés d'un système hautement dynamique, fortement influencé par l'humidité, la température et la disponibilité en substrats (Davidson & Janssens, 2006 ; Blagodatskaya & Kuzyakov, 2013). **Un défi majeur consiste donc à relier ces mesures ponctuelles à des dynamiques fonctionnelles intégrées capables de prédire les réponses des sols aux changements environnementaux à court et moyen terme.**

La troisième dimension concerne **la structure des communautés microbiennes**, c'est-à-dire leur composition taxonomique et leur organisation en groupes fonctionnels. Les progrès récents du **séquençage haut débit** permettent désormais de caractériser finement la diversité bactérienne et fongique des sols (Fierer et al., 2012 ; Bahram et al., 2018). Toutefois, l'un des verrous majeurs reste de relier cette **diversité taxonomique** à l'abondance relative aux processus biogéochimiques. La redondance fonctionnelle entre espèces, la plasticité métabolique et la complexité des interactions biotiques rendent la relation entre composition et fonction loin d'être triviale (Allison & Martiny, 2008 ; Krause et al., 2014). **Il devient donc essentiel de dépasser une simple description des taxons présents pour comprendre comment la composition des communautés conditionne les trajectoires de décomposition et de stabilisation du carbone.**

Ces trois dimensions ne sont pas indépendantes mais je pense qu'adopter une **approche intégrée** combinant biomasse, activité et structure des communautés constitue ainsi une étape clé pour mieux comprendre comment les microorganismes régulent les flux de carbone et de nutriments dans les sols. Nous verrons également dans la synthèse finale que je propose d'étendre ce concept avec une 4$^{ème}$ dimension portant sur les interactions biotiques. Cette vision **multidimensionnelle** permet également de dépasser l'opposition classique entre approches biogéochimiques et écologiques, en intégrant explicitement les **différentes facettes des communautés microbiennes** dans l'analyse des processus du sol.

### 1.5.3 Ressources multipartites : partitionnement entre litière, sol et microorganismes pour comprendre le couplage entre cycles biogéochimiques

En plus de considérer les communautés microbiennes sous plusieurs angles, il parait important d'aller au-delà des traits des litières uniquement pour prédire le processus de décomposition, et ce même si il est vrai que la qualité des litières et la disponibilité en nutriments constituent des déterminants majeurs de la vitesse de décomposition. Toutefois, **considérer uniquement la litière comme ressource conduit à une vision incomplète des processus en jeu**. L'ensemble de mes travaux récents de recherche suggèrent que la ressource

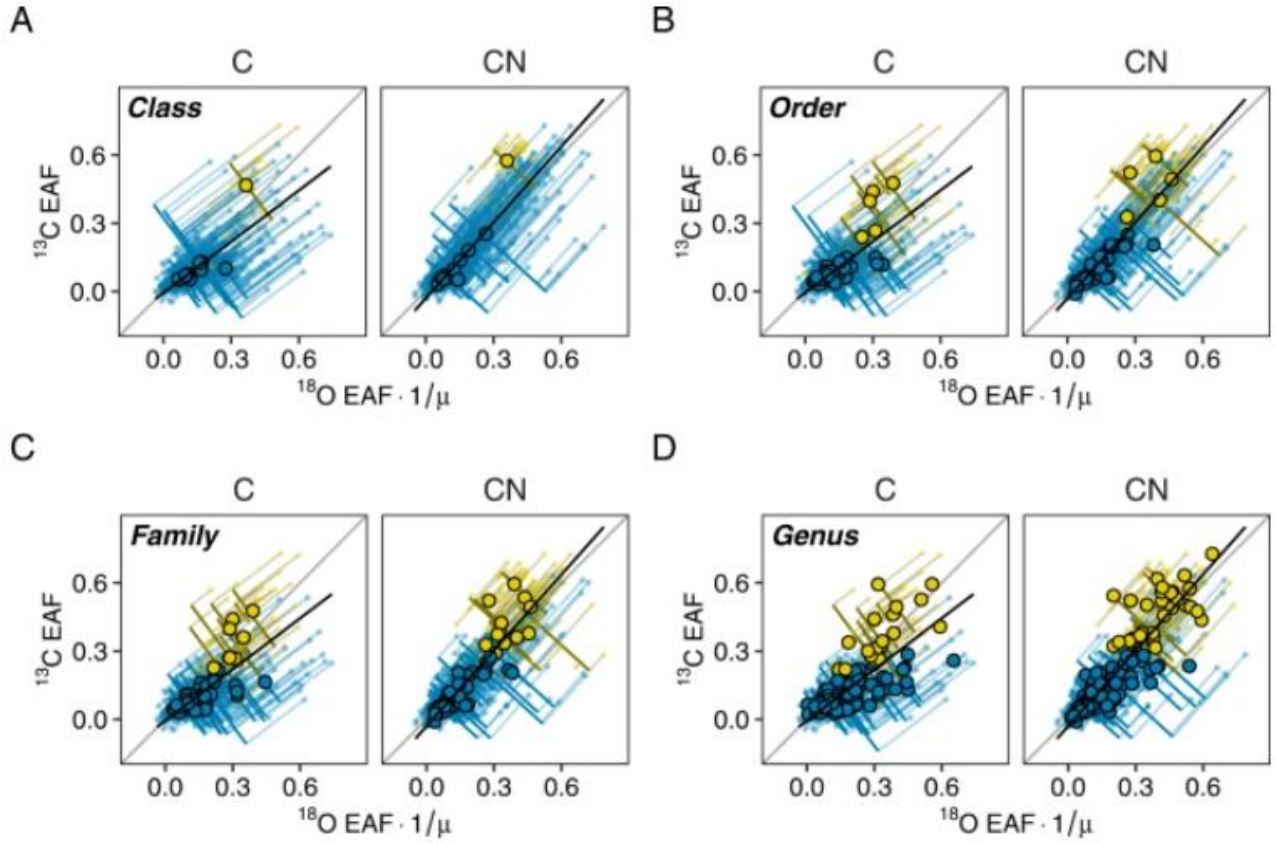



**Figure 38 - Importance de la résolution taxonomique pour décrire les stratégies de réponse microbienne.** Relation entre l'enrichissement isotopique en $^{13}$C et $^{18}$O de lignées bactériennes soumises à un apport de carbone seul (C) ou combiné carbone-azote (CN), représentées à différents niveaux taxonomiques : (**A**) classe, (**B**) ordre, (**C**) famille et (**D**) genre. Les résultats montrent qu'à mesure que la résolution taxonomique augmente, la diversité des stratégies de réponse devient plus apparente et le regroupement des lignées fonctionnelles est mieux défini. Cette figure illustre que les stratégies d'histoire de vie bactériennes et les réponses aux apports nutritifs sont mieux décrites à des niveaux taxonomiques fins, soulignant la forte variabilité fonctionnelle au sein des grands groupes microbiens. Figure tirée de Stone et al. (2023) - *ISME*.

exploitée par les microorganismes résulte d'un système intégré associant les apports végétaux, les propriétés du sol et des communautés microbiennes elles-mêmes. La ressource doit ainsi être envisagée comme un **continuum litière-sol-microorganismes** plutôt que comme une entrée externe indépendante du système, une idée désormais largement reconnue dans les synthèses récentes sur la formation et la stabilisation de la matière organique des sols (Schmidt et al., 2011 ; Cotrufo et al., 2013 ; Lehmann & Kleber, 2015 ; Lavallee et al., 2020). Ainsi, il va être de plus en plus important de considérer également le **contexte édaphique** et les **besoins des communautés** pour pleinement prédire le processus de décomposition.

Comme l'illustre la synthèse proposée par Soong et al. (2019), les effets de la qualité des litières sur la décomposition et la formation de MO du sol dépendent étroitement des propriétés du sol et des besoins élémentaires des communautés. La **Figure 37** montre que les plantes, caractérisées par des rapports C:N élevés, sont principalement **limitées par la disponibilité en nutriments**, tandis que les **microorganismes du sol** présentent des rapports C:N plus faibles et **sont majoritairement limités par l'accès au carbone**. Au niveau de la litière fraîche, la présence de carbone labile peut temporairement lever cette limitation et conduire à une limitation en nutriments des microorganismes. Au fur et à mesure de la décomposition et avec la profondeur du sol, la **disponibilité en carbone diminue**, ce qui renforce la limitation en carbone des communautés microbiennes. Le schéma met ainsi en évidence le **découplage des contraintes entre plantes et microorganismes** et souligne que les dynamiques de décomposition résultent de l'évolution conjointe de la qualité des ressources organiques et des besoins stœchiométriques des organismes impliqués.

Je pense que cette **approche multipartite** permet de dépasser la vision linéaire dans laquelle la litière serait simplement transformée puis stockée dans le sol. Elle conduit plutôt à considérer la dynamique du carbone comme le résultat d'interactions permanentes entre **végétation, sol et communautés microbiennes** (ainsi que de faune de sol), en cohérence avec les cadres conceptuels actuels sur la stabilisation du carbone des sols (Schmidt et al., 2011 ; Lehmann & Kleber, 2015 ; Lavallee et al., 2020). Ainsi, comprendre le fonctionnement des sols nécessite ainsi d'intégrer **simultanément ces différentes composantes** afin de mieux prédire les trajectoires de transformation et de stabilisation de la MO. En plus de cela, à une échelle plus large, il est important de noter que ces dynamiques s'inscrivent également dans des **échanges continus avec l'atmosphère et l'hydrosphère**, qui contrôlent notamment les flux d'eau, les dépôts atmosphériques et les transferts d'éléments nutritifs susceptibles d'influencer directement ou indirectement l'activité et la structure des communautés microbiennes. Sans constituer ici un objet d'étude central dans le cadre de cette HDR, ces compartiments rappellent que les sols fonctionnent comme des **interfaces intégrées** au sein des cycles biogéochimiques globaux, et qu'il reste encore de nombreux sujets et connexions peu explorées avec d'autres compartiments que ceux présentés ici.

### 1.5.4 Dépasser les cadres r/K et copiotrophes-oligotrophes pour décrire les stratégies microbiennes

Les microorganismes du sol sont fréquemment décrits à l'aide de cadres conceptuels hérités de l'écologie des organismes macroscopiques, en particulier l'opposition entre stratégies de type ***r*** **et** ***K*** ou entre organismes **copiotrophes et oligotrophes**. Ces approches ont permis de poser un premier cadre interprétatif reliant dispo-

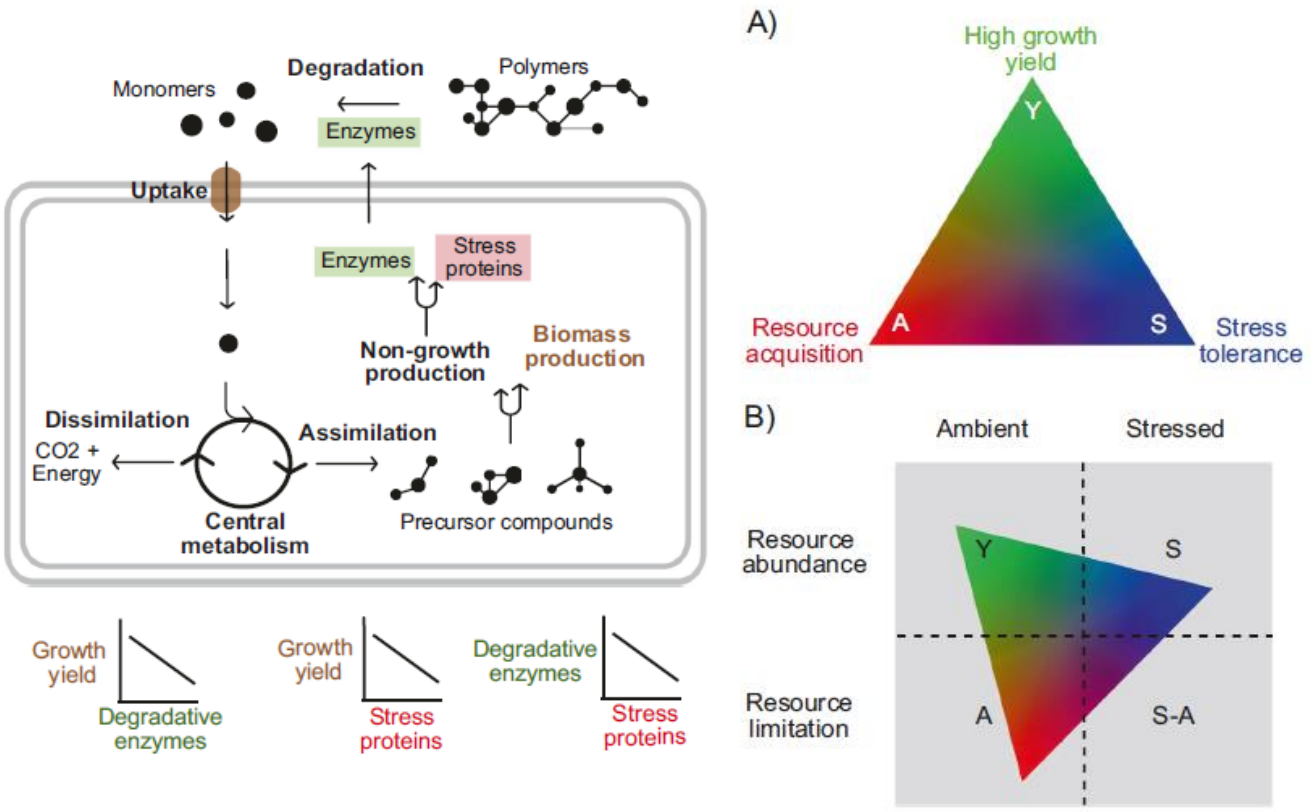



**Figure 39 - Cadre conceptuel des stratégies de vie microbiennes.** (**A**) Continuum de stratégies fonctionnelles microbiennes organisé autour de trois axes principaux : l'acquisition des ressources (A), le rendement de croissance (Y) et la tolérance au stress (S). Le triangle conceptuel en heut à droite représente les compromis métaboliques entre ces trois dimensions, chaque communauté se positionnant selon son allocation relative des ressources. (**B**) Le pannel en bas à droite replace ces stratégies le long de gradients environnementaux combinant disponibilité des ressources et intensité du stress, montrant que les microorganismes adaptent leur fonctionnement entre stratégies orientées vers la croissance, l'acquisition de ressources ou la résistance aux contraintes. Ce cadre théorique propose ainsi une vision continue, plutôt qu'une opposition stricte, des stratégies microbiennes, permettant de relier conditions environnementales, allocation du carbone et fonctionnement des communautés du sol. Figure tirée de Malik et al. (2018) - *ISME*.

-nibilité en ressources, vitesse de croissance et réponses microbiennes aux apports de substrats. Comme présenté en début d'**Axe 1**, les microorganismes copiotrophes sont souvent décrits comme favorisés par des ressources abondantes et labiles, tandis que les organismes oligotrophes seraient mieux adaptés à des environnements pauvres et à des substrats complexes. Cependant, des travaux récents montrent que ces **classifications simplifiées décrivent imparfaitement la diversité des stratégies microbiennes** observées dans les sols (Sauvadet et al., 2019 ; Fanin et al., 2022). La synthèse proposée par Stone et al. (2023) souligne notamment que les réponses microbiennes aux variations de ressources ne suivent pas systématiquement un gradient unique allant d'organismes à croissance rapide vers des organismes à croissance lente. En effet, les microorganismes présentent en réalité **une grande diversité de compromis** entre capacités de croissance, investissements enzymatiques, tolérance aux stress, stratégies d'acquisition des nutriments et efficacité d'utilisation du carbone, et ce, **au sein d'un niveau taxonomique donnée**. La **Figure 38** illustre cette idée en montrant que la réponse des bactéries aux apports de carbone ou de carbone+azote varie fortement selon le **niveau de résolution taxonomique** considéré. Alors que les regroupements à l'échelle des **phylas** ou des **classes** n'identifient qu'un nombre limité de lignées copiotrophes, l'analyse à des **niveaux plus fins** révèle une **diversité beaucoup plus importante** de stratégies de croissance et d'acquisition des ressources. Ces résultats indiquent que des catégories écologiques simplifiées opposant microorganismes copiotrophes et oligotrophes restent utiles comme cadre conceptuel, mais qu'elles masquent une **hétérogénéité importante** au sein des **grands groupes microbiens**. Par ailleurs, plusieurs études montrent également que des microorganismes appartenant aux mêmes grands groupes taxonomiques peuvent adopter des stratégies fonctionnelles très différentes selon les conditions environnementales et la nature des substrats disponibles (Krause et al., 2014 ; Malik et al., 2016 ; Martiny et al., 2015). De même, certains taxons classiquement considérés comme copiotrophes peuvent persister dans des environnements pauvres en ressources grâce à une forte **plasticité métabolique** ou à des capacités d'utilisation de substrats variés (Lennon & Jones, 2011), tandis que des organismes réputés oligotrophes peuvent répondre rapidement à des pulses de carbone labile (Fierer et al., 2007 ; Malik et al., 2019). Ces limites reflètent notamment le fait que la disponibilité des **ressources** dans les sols est hautement **hétérogène** dans **l'espace et le temps**, avec des gradients microscopiques de substrats, d'humidité, d'oxygène et de nutriments qui sélectionnent simultanément une grande diversité de stratégies écologiques. Dans ce contexte, la **coexistence** de microorganismes aux stratégies contrastées apparaît comme une **propriété intrinsèque** des **sols** plutôt qu'une exception. En conséquence, je fais partie de ce groupe de chercheurs qui proposent de remplacer ces catégories binaires par un **cadre fonctionnel multidimensionnel** intégrant simultanément les **capacités de croissance**, les **stratégies d'acquisition enzymatique**, **l'efficacité d'utilisation des ressources**, la **tolérance aux contraintes environnementales** et les **interactions biotiques** (Allison, 2012 ; Krause et al., 2014 ; Stone et al., 2023). Bien que cette diversité de stratégies microbiennes puisse paraître complexe au premier abord, des cadres conceptuels récents, tels que le modèle **Y-A-S** (**Yield-Acquisition-Stress tolerance**), permettent de formaliser les compromis fondamentaux qui structurent le fonctionnement microbien (Malik et al., 2018 ; Malik et al., 2019). Ce cadre repose sur l'idée que les microorganismes arbitrent en permanence entre trois grandes dimensions fonctionnelles (**Figure 39**): maximiser le rendement de **croissance** et l'efficience d'utilisation du carbone (Y), investir dans l'acquisition des ressources *via* la **production d'enzymes** et de mécanismes d'exploration (A),

ou renforcer leur **tolérance** aux contraintes abiotiques et biotiques (S). Cette évolution conceptuelle rejoint directement les résultats présentés dans les sections précédentes. En effet, mes travaux montrent que les variations de qualité des substrats, de disponibilité en nutriments et de contexte édaphique conduisent à des ajustements cohérents avec ces compromis fonctionnels, qu'il s'agisse de modifications de l'investissement enzymatique, de variations d'efficience métabolique ou de réorganisations des communautés. Je rattache ainsi les **résultats de cette synthèse** à ce **cadre théorique émergent**, tout en soulignant que la réponse microbienne résulte toujours de l'**interaction** entre **qualité des ressources**, **contraintes nutritionnelles** et **propriétés physiques et chimiques du sol**. En conclusion, l'intégration de ces **approches fonctionnelles** ouvre des **perspectives prometteuses** pour mieux relier diversité microbienne, stratégies d'utilisation du carbone et fonctionnement biogéochimique des sols, et pour intégrer plus finement la **diversité fonctionnelle microbienne** dans les modèles de dynamique de la MO.

## 1.6 Bibliographie de l'Axe 1


Aber, J. D., Melillo, J. M., & McClaugherty, C. A. (1990). Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. *Canadian Journal of Botany*, *68*(10), 2201–2208. https://doi.org/10.1139/b90-287

Aerts, R. (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos*, 439–449.

Agerer, R. (2001). Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza*, *11*(2), 107–114. https://doi.org/10.1007/s005720100108

Allison, S. D. (2005). Cheaters, diffusion and nutrients constrain decomposition by microbial enzymes in spatially structured environments. *Ecology Letters*, *8*(6), 626–635. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00756.x

Allison, S. D. (2012). A trait-based approach for modelling microbial litter decomposition. *Ecology Letters*, *15*(9), 1058–1070. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01807.x

Allison, S. D., Chacon, S. S., & German, D. P. (2014). Substrate concentration constraints on microbial decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, *79*, 43–49. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.021

Allison, S. D., & Martiny, J. B. (2008). Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*, 11512–11519.

Allison, S. D., & Vitousek, P. M. (2005). Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology and Biochemistry*, *37*(5), 937–944. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.09.014

Allison, S. D., Wallenstein, M. D., & Bradford, M. A. (2010). Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nature Geoscience*, *3*(5), 336–340. https://doi.org/10.1038/ngeo846

Allison, S. D., Weintraub, M. N., Gartner, T. B., & Waldrop, M. P. (2011). Evolutionary-Economic Principles as Regulators of Soil Enzyme Production and Ecosystem Function. In G. Shukla & A. Varma (Eds.), *Soil Enzymology* (pp. 229–243). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-14225-3_12

Anderson, T.-H., & Domsch, K. H. (1989). Ratios of microbial biomass carbon to total organic carbon in arable soils. *Soil Biology and Biochemistry*, *21*(4), 471–479. https://doi.org/10.1016/0038-0717(89)90117-X

Anderson, T.-H., & Domsch, K. H. (2010). Soil microbial biomass: The eco-physiological approach. *Soil Biology and Biochemistry*, *42*(12), 2039–2043. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.06.026

Averill, C., Turner, B. L., & Finzi, A. C. (2014). Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*, *505*(7484), 543–545. https://doi.org/10.1038/nature12901

Bahram, M., Hildebrand, F., Forslund, S. K., Anderson, J. L., Soudzilovskaia, N. A., Bodegom, P. M., Bengtsson-Palme, J., Anslan, S., Coelho, L. P., Harend, H., Huerta-Cepas, J., Medema, M. H., Maltz, M. R., Mundra, S., Olsson, P. A., Pent, M., Põlme, S., Sunagawa, S., Ryberg, M., … Bork, P. (2018). Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature*, *560*(7717), 233–237. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0386-6

Baldrian, P. (2017). Forest microbiome: Diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology Reviews*, *41*(2), 109–130. https://doi.org/10.1093/femsre/fuw040

Bardgett, R. D., & Wardle, D. A. (2010). *Aboveground-Belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford University Press.

Berg, B., & McClaugherty, C. (2013). *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Springer Science & Business Media.

Bergmann, J., Weigelt, A., van der Plas, F., Laughlin, D. C., Kuyper, T. W., Guerrero-Ramirez, N., Valverde-Barrantes, O. J., Bruelheide, H., Freschet, G. T., Iversen, C. M., Kattge, J., McCormack, M. L., Meier, I. C., Rillig, M. C., Roumet, C., Semchenko, M., Sweeney, C. J., van Ruijven, J., York, L. M., & Mommer, L. (2020). The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Science Advances*, *6*(27), eaba3756. https://doi.org/10.1126/sciadv.aba3756

Bernard, L., Basile-Doelsch, I., Derrien, D., Fanin, N., Fontaine, S., Guenet, B., Karimi, B., Marsden, C., & Maron, P.-A. (2022). Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. *Functional Ecology*, *36*(6), 1355–1377. https://doi.org/10.1111/1365-2435.14038

Bever, J. D., Dickie, I. A., Facelli, E., Facelli, J. M., Klironomos, J., Moora, M., Rillig, M. C., Stock, W. D., Tibbett, M., & Zobel, M. (2010). Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(8), 468–478. https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.05.004

Bever, J. D., Platt, T. G., & Morton, E. R. (2012). Microbial Population and Community Dynamics on Plant Roots and Their Feedbacks on Plant Communities. *Annual Review of Microbiology*, *66*(Volume 66, 2012), 265–283. https://doi.org/10.1146/annurev-micro-092611-150107

Blagodatskaya, E., & Kuzyakov, Y. (2013). Active microorganisms in soil: Critical review of estimation criteria and approaches. *Soil Biology and Biochemistry*, *67*, 192–211. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.08.024

Blagodatskaya, E., & Kuzyakov, Y. (2008). Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: Critical review. *Biology and Fertility of Soils*, *45*(2), 115–131. https://doi.org/10.1007/s00374-008-0334-y

Boer, W. de, Folman, L. B., Summerbell, R. C., & Boddy, L. (2005). Living in a fungal world: Impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiology Reviews*, *29*(4), 795–811. https://doi.org/10.1016/j.femsre.2004.11.005

Bonneville, S., Morgan, D. J., Schmalenberger, A., Bray, A., Brown, A., Banwart, S. A., & Benning, L. G. (2011). Tree-mycorrhiza symbiosis accelerate mineral weathering: Evidences from nanometer-scale elemental fluxes at the hypha–mineral interface. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *75*(22), 6988–7005. https://doi.org/10.1016/j.gca.2011.08.041

Burns, R. G., DeForest, J. L., Marxsen, J., Sinsabaugh, R. L., Stromberger, M. E., Wallenstein, M. D., Weintraub, M. N., & Zoppini, A. (2013). Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry*, *58*, 216–234. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.009

Chen, R., Senbayram, M., Blagodatsky, S., Myachina, O., Dittert, K., Lin, X., Blagodatskaya, E., & Kuzyakov, Y. (2014). Soil C and N availability determine the priming effect: Microbial N mining and stoichiometric decomposition theories. *Global Change Biology*, *20*(7), 2356–2367. https://doi.org/10.1111/gcb.12475

Chen, X., Cao, J., Sinsabaugh, R. L., Moorhead, D. L., Bardgett, R. D., Fanin, N., Nottingham, A. T., Zheng, X., & Chen, J. (2025). Soil extracellular enzymes as drivers of soil carbon storage under nitrogen addition. *Biological Reviews*, *100*(4), 1716–1733. https://doi.org/10.1111/brv.70021

Clarholm, M., Skyllberg, U., & Rosling, A. (2015). Organic acid induced release of nutrients from metal-stabilized soil organic matter – The unbutton model. *Soil Biology and Biochemistry*, *84*, 168–176. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.02.019

Clemmensen, K. E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R. D., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2013). Roots and Associated Fungi Drive Long-Term Carbon Sequestration in Boreal Forest. *Science*, *339*(6127), 1615–1618. https://doi.org/10.1126/science.1231923

Clemmensen, K. E., Finlay, R. D., Dahlberg, A., Stenlid, J., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2015). Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests. *New Phytologist*, *205*(4), 1525–1536. https://doi.org/10.1111/nph.13208

Cleveland, C. C., & Liptzin, D. (2007). C:N:P stoichiometry in soil: Is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, *85*(3), 235–252. https://doi.org/10.1007/s10533-007-9132-0

Cleveland, C. C., Reed, S. C., & Townsend, A. R. (2006). Nutrient Regulation of Organic Matter Decomposition in a Tropical Rain Forest. *Ecology*, *87*(2), 492–503. https://doi.org/10.1890/05-0525

Coq, S., Souquet, J.-M., Meudec, E., Cheynier, V., & Hättenschwiler, S. (2010). Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rain forest of French Guiana. *Ecology*, *91*(7), 2080–2091. https://doi.org/10.1890/09-1076.1

Cornelissen, J. H. C., Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Grime, J. P., Marzano, B., Cabido, M., Vendramini, F., & Cerabolini, B. (1999). Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *The New Phytologist*, *143*(1), 191–200. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00430.x

Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., Hobbie, S. E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H. M., Santiago, L. S., Wardle, D. A., Wright, I. J., Aerts, R., Allison, S. D., Van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., … Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, *11*(10), 1065–1071. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x

Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Denef, K., & Paul, E. (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. https://doi.org/10.1111/gcb.12113

Crowther, T. W., van den Hoogen, J., Wan, J., Mayes, M. A., Keiser, A. D., Mo, L., Averill, C., & Maynard, D. S. (2019). The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, *365*(6455), eaav0550. https://doi.org/10.1126/science.aav0550

Danger, M., Daufresne, T., Lucas, F., Pissard, S., & Lacroix, G. (2008). Does Liebig's law of the minimum scale up from species to communities? *Oikos*, *117*(11), 1741–1751. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16793.x

Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, *440*(7081), 165–173. https://doi.org/10.1038/nature04514

De Deyn, G. B., Quirk, H., Oakley, S., Ostle, N., & Bardgett, R. D. (2011). Rapid transfer of photosynthetic carbon through the plant-soil system in differently managed species-rich grasslands. *Biogeosciences*, *8*(5), 1131–1139. https://doi.org/10.5194/bg-8-1131-2011

Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Reich, P. B., Jeffries, T. C., Gaitan, J. J., Encinar, D., Berdugo, M., Campbell, C. D., & Singh, B. K. (2016). Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, *7*(1), 10541. https://doi.org/10.1038/ncomms10541

Delgado-Baquerizo, M., Oliverio, A. M., Brewer, T. E., Benavent-González, A., Eldridge, D. J., Bardgett, R. D., Maestre, F. T., Singh, B. K., & Fierer, N. (2018). A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science*, *359*(6373), 320–325. https://doi.org/10.1126/science.aap9516

Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., … Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, *529*(7585), 167–171. https://doi.org/10.1038/nature16489

Dijkstra, F. A., Carrillo, Y., Pendall, E., & Morgan, J. A. (2013). Rhizosphere priming: A nutrient perspective. *Frontiers in Microbiology*, *4*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00216

Elser, J. J., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Ngai, J. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B., & Smith, J. E. (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, *10*(12), 1135–1142. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x

Erisman, J. W., Sutton, M. A., Galloway, J., Klimont, Z., & Winiwarter, W. (2008). How a century of ammonia synthesis changed the world. *Nature Geoscience*, *1*(10), 636–639. https://doi.org/10.1038/ngeo325

Fanin, N., Alavoine, G., & Bertrand, I. (2020). Temporal dynamics of litter quality, soil properties and microbial strategies as main drivers of the priming effect. *Geoderma*, *377*, 114576. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114576

Fanin, N., Augusto, L., Altinalmazis-Kondylis, A., Bon, L., Bourdin, A., Hättenschwiler, S., Martin-Blangy, S., Maxwell, T. L., Meredieu, C., Morin, X., Plat, N., Toïgo, M., Jactel, H., & Bakker, M. R. (2025). Soil secrets and tree tales: An in-depth comparison of carbon storage in mixed and pure stands of pine and birch. *Forest Ecology and Management*, *592*, 122827. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.122827

Fanin, N., Barantal, S., Fromin, N., Schimann, H., Schevin, P., & Hättenschwiler, S. (2012). Distinct Microbial Limitations in Litter and Underlying Soil Revealed by Carbon and Nutrient Fertilization in a Tropical Rainforest. *PLOS ONE*, *7*(12), e49990. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049990

Fanin, N., Clemmensen, K. E., Lindahl, B. D., Farrell, M., Nilsson, M.-C., Gundale, M. J., Kardol, P., & Wardle, D. A. (2022). Ericoid shrubs shape fungal communities and suppress organic matter decomposition in boreal forests. *New Phytologist*, *236*(2), 684–697. https://doi.org/10.1111/nph.18353

Fanin, N., Fromin, N., Barantal, S., & Hättenschwiler, S. (2017). Stoichiometric plasticity of microbial communities is similar between litter and soil in a tropical rainforest. *Scientific Reports*, *7*(1), 12498. https://doi.org/10.1038/s41598-017-12609-8

Fanin, N., Fromin, N., & Bertrand, I. (2016a). Functional breadth and home-field advantage generate functional differences among soil microbial decomposers. *Ecology*, *97*(4), 1023–1037. https://doi.org/10.1890/15-1263.1Fanin, N., Fromin, N., Buatois, B., & Hättenschwiler, S. (2013). An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter–microbe system. *Ecology Letters*, *16*(6), 764–772. https://doi.org/10.1111/ele.12108

Fanin, N., Hättenschwiler, S., Barantal, S., Schimann, H., & Fromin, N. (2011). Does variability in litter quality determine soil microbial respiration in an Amazonian rainforest? *Soil Biology and Biochemistry*, *43*(5), 1014–1022. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.01.018

Fanin, N., Hättenschwiler, S., Chavez Soria, P. F., & Fromin, N. (2016b). (A)synchronous Availabilities of N and P Regulate the Activity and Structure of the Microbial Decomposer Community. *Frontiers in Microbiology*, *6*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01507

Fanin, N., Hättenschwiler, S., & Fromin, N. (2014). Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. *Plant and Soil*, *379*(1), 79–91. https://doi.org/10.1007/s11104-014-2051-7

Fanin, N., Hättenschwiler, S., Schimann, H., & Fromin, N. (2015). Interactive effects of C, N and P fertilization on soil microbial community structure and function in an Amazonian rain forest. *Functional Ecology*, *29*(1), 140–150. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12329

Fanin, N., Kardol, P., Farrell, M., Nilsson, M.-C., Gundale, M. J., & Wardle, D. A. (2019). The ratio of Gram-positive to Gram-negative bacterial PLFA markers as an indicator of carbon availability in organic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, *128*, 111–114. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.10.010

Fierer, N. (2017). Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, *15*(10), 579–590. https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87

Fierer, N., Bradford, M. A., & Jackson, R. B. (2007). Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology*, *88*(6), 1354–1364.

Fierer, N., Leff, J. W., Adams, B. J., Nielsen, U. N., Bates, S. T., Lauber, C. L., Owens, S., Gilbert, J. A., Wall, D. H., & Caporaso, J. G. (2012). Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(52), 21390–21395. https://doi.org/10.1073/pnas.1215210110

Fierer, N., Schimel, J. P., & Holden, P. A. (2003). Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. *Soil Biology and Biochemistry*, *35*(1), 167–176. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00251-1

Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science*, *309*(5734), 570–574. https://doi.org/10.1126/science.1111772

Fontaine, S., Barot, S., Barré, P., Bdioui, N., Mary, B., & Rumpel, C. (2007). Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, *450*(7167), 277–280. https://doi.org/10.1038/nature06275

Freschet, G. T., Aerts, R., & Cornelissen, J. H. C. (2012). A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, *26*(1), 56–65. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01913.x

Frostegård, Å., Tunlid, A., & Bååth, E. (1993). Phospholipid fatty acid composition, biomass, and activity of microbial communities from two soil types experimentally exposed to different heavy metals. *Applied and Environmental Microbiology*, *59*(11), 3605–3617.

Galloway, J. N., Townsend, A. R., Erisman, J. W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J. R., Martinelli, L. A., Seitzinger, S. P., & Sutton, M. A. (2008). Transformation of the Nitrogen Cycle: Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *Science*, *320*(5878), 889–892. https://doi.org/10.1126/science.1136674

Guenet, B., Danger, M., Abbadie, L., & Lacroix, G. (2010). Priming effect: Bridging the gap between terrestrial and aquatic ecology. *Ecology*, *91*(10), 2850–2861. https://doi.org/10.1890/09-1968.1

Hättenschwiler, S., Coq, S., Barantal, S., & Handa, I. T. (2011). Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: Revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. *New Phytologist*, *189*(4), 950–965. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03483.x

Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., & Scheu, S. (2005). Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *36*(Volume 36, 2005), 191–218. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932

Hu, Z., Delgado-Baquerizo, M., Fanin, N., Chen, X., Zhou, Y., Du, G., Hu, F., Jiang, L., Hu, S., & Liu, M. (2024). Nutrient-induced acidification modulates soil biodiversity-function relationships. *Nature Communications*, *15*(1), 2858. https://doi.org/10.1038/s41467-024-47323-3

Jenkinson, D. S., & Ladd, J. N. (1981). Microbial biomass in soil: Measurement and turnover. In *Soil Biochemistry*. CRC Press.

Kallenbach, C. M., Frey, S. D., & Grandy, A. S. (2016). Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, *7*(1), 13630. https://doi.org/10.1038/ncomms13630

Keiblinger, K. M., Hall, E. K., Wanek, W., Szukics, U., Hämmerle, I., Ellersdorfer, G., Böck, S., Strauss, J., Sterflinger, K., Richter, A., & Zechmeister-Boltenstern, S. (2010). The effect of resource quantity and resource stoichiometry on microbial carbon-use-efficiency. *FEMS Microbiology Ecology*, *73*(3), 430–440. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00912.x

Kramer, C., & Gleixner, G. (2008). Soil organic matter in soil depth profiles: Distinct carbon preferences of microbial groups during carbon transformation. *Soil Biology and Biochemistry*, *40*(2), 425–433. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.09.016

Krause, S., Le Roux, X., Niklaus, P. A., Van Bodegom, P. M., Lennon, J. T., Bertilsson, S., Grossart, H.-P., Philippot, L., & Bodelier, P. L. E. (2014). Trait-based approaches for understanding microbial biodiversity and ecosystem functioning. *Frontiers in Microbiology*, *5*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00251

Kuzyakov, Y., Friedel, J. K., & Stahr, K. (2000). Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry*, *32*(11), 1485–1498. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00084-5

Lavallee, J. M., Soong, J. L., & Cotrufo, M. F. (2020). Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century. *Global Change Biology*, *26*(1), 261–273. https://doi.org/10.1111/gcb.14859

Leff, J. W., Jones, S. E., Prober, S. M., Barberán, A., Borer, E. T., Firn, J. L., Harpole, W. S., Hobbie, S. E., Hofmockel, K. S., Knops, J. M. H., McCulley, R. L., La Pierre, K., Risch, A. C., Seabloom, E. W., Schütz, M., Steenbock, C., Stevens, C. J., & Fierer, N. (2015). Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(35), 10967–10972. https://doi.org/10.1073/pnas.1508382112

Lehmann, J., & Kleber, M. (2015). The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, *528*(7580), 60–68. https://doi.org/10.1038/nature16069

Lennon, J. T., & Jones, S. E. (2011). Microbial seed banks: The ecological and evolutionary implications of dormancy. *Nature Reviews Microbiology*, *9*(2), 119–130. https://doi.org/10.1038/nrmicro2504

Lilleskov, E. A., Hobbie, E. A., & Horton, T. R. (2011). Conservation of ectomycorrhizal fungi: Exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecology*, *Conservation Underground: Fungi in a Changing World*, *4*(2), 174–183. https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.09.008

Lin, D., Pang, M., Fanin, N., Wang, H., Qian, S., Zhao, L., Yang, Y., Mi, X., & Ma, K. (2019). Fungi participate in driving home-field advantage of litter decomposition in a subtropical forest. *Plant and Soil*, *434*(1), 467–480. https://doi.org/10.1007/s11104-018-3865-5

Lindahl, B. D., & Tunlid, A. (2015). Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist*, *205*(4), 1443–1447. https://doi.org/10.1111/nph.13201

Maillard, F., Jusino, M. A., Andrews, E., Moran, M., Vaziri, G. J., Banik, M. T., Fanin, N., Trettin, C. C., Lindner, D. L., & Schilling, J. S. (2022). Wood-decay type and fungal guild dominance across a North American log transplant experiment. *Fungal Ecology*, *Fungal Community Structure, Development and Function in Decomposing Wood*, *59*, 101151. https://doi.org/10.1016/j.funeco.2022.101151

Makino, W., Cotner, J. B., Sterner, R. W., & Elser, J. J. (2003). Are Bacteria More Like Plants or Animals? Growth Rate and Resource Dependence of Bacterial C: N: P Stoichiometry. *Functional Ecology*, *17*(1), 121–130.

Makkonen, M., Berg, M. P., Handa, I. T., Hättenschwiler, S., van Ruijven, J., van Bodegom, P. M., & Aerts, R. (2012). Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. *Ecology Letters*, *15*(9), 1033–1041. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01826.x

Malik, A. A., Chowdhury, S., Schlager, V., Oliver, A., Puissant, J., Vazquez, P. G. M., Jehmlich, N., von Bergen, M., Griffiths, R. I., & Gleixner, G. (2016). Soil Fungal:Bacterial Ratios Are Linked to Altered Carbon Cycling. *Frontiers in Microbiology*, *7*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01247

Malik, A. A., Martiny, J. B. H., Brodie, E. L., Martiny, A. C., Treseder, K. K., & Allison, S. D. (2020). Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *The ISME Journal*, *14*(1), 1–9. https://doi.org/10.1038/s41396-019-0510-0

Manzoni, S., Taylor, P., Richter, A., Porporato, A., & Ågren, G. I. (2012). Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, *196*(1), 79–91. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04225.x

Manzoni, S., Trofymow, J. A., Jackson, R. B., & Porporato, A. (2010). Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs*, *80*(1), 89–106. https://doi.org/10.1890/09-0179.1

Martiny, J. B. H., Jones, S. E., Lennon, J. T., & Martiny, A. C. (2015). Microbiomes in light of traits: A phylogenetic perspective. *Science*, *350*(6261), aac9323. https://doi.org/10.1126/science.aac9323

Melillo, J. M., Aber, J. D., & Muratore, J. F. (1982). Nitrogen and Lignin Control of Hardwood Leaf Litter Decomposition Dynamics. *Ecology*, *63*(3), 621–626. https://doi.org/10.2307/1936780

Moorhead, D. L., & Sinsabaugh, R. L. (2006). A theoretical model of litter decay and microbial interaction. *Ecological Monographs*, *76*(2), 151–174.

Mooshammer, M., Wanek, W., Zechmeister-Boltenstern, S., & Richter, A. A. (2014). Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: Mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, *5*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00022

Nemergut, D. R., Cleveland, C. C., Wieder, W. R., Washenberger, C. L., & Townsend, A. R. (2010). Plot-scale manipulations of organic matter inputs to soils correlate with shifts in microbial community composition in a lowland tropical rain forest. *Soil Biology and Biochemistry*, *42*(12), 2153–2160. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.08.011

Olagoke, F. K., Kaiser, K., Mikutta, R., Kalbitz, K., & Vogel, C. (2020). Persistent Activities of Extracellular Enzymes Adsorbed to Soil Minerals. *Microorganisms*, *8*(11), 1796. https://doi.org/10.3390/microorganisms8111796

Olagoke, F. K., Kalbitz, K., & Vogel, C. (2019). Control of Soil Extracellular Enzyme Activities by Clay Minerals—Perspectives on Microbial Responses. *Soil Systems*, *3*(4), 64. https://doi.org/10.3390/soilsystems3040064

Phillips, R. P., Brzostek, E., & Midgley, M. G. (2013). The mycorrhizal-associated nutrient economy: A new framework for predicting carbon–nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist*, *199*(1), 41–51. https://doi.org/10.1111/nph.12221

Prescott, C. E. (2010). Litter decomposition: What controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, *101*(1), 133–149. https://doi.org/10.1007/s10533-010-9439-0

Razanamalala, K., Razafimbelo, T., Maron, P.-A., Ranjard, L., Chemidlin, N., Lelièvre, M., Dequiedt, S., Ramaroson, V. H., Marsden, C., Becquer, T., Trap, J., Blanchart, E., & Bernard, L. (2018). Soil microbial diversity drives the priming effect along climate gradients: A case study in Madagascar. *The ISME Journal*, *12*(2), 451–462. https://doi.org/10.1038/ismej.2017.178

Read, D. J., & Perez-Moreno, J. (2003). Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytologist*, *157*(3), 475–492. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00704.x

Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, *102*(2), 275–301. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211

Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *94*(25), 13730–13734. https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730

Saiya-Cork, K. R., Sinsabaugh, R. L., & Zak, D. R. (2002). The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, *34*(9), 1309–1315. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00074-3

Sardans, J., Rivas-Ubach, A., & Peñuelas, J. (2012). The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *14*(1), 33–47. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.08.002

Sauvadet, M., Fanin, N., Chauvat, M., & Bertrand, I. (2019). Can the comparison of above- and below-ground litter decomposition improve our understanding of bacterial and fungal successions? *Soil Biology and Biochemistry*, *132*, 24–27. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.01.022

Schimel, J. P., & Weintraub, M. N. (2003). The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: A theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry*, *35*(4), 549–563. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00015-4

Schimel, J., & Schaeffer, S. M. (2012). Microbial control over carbon cycling in soil. *Frontiers in Microbiology*, *3*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00348Schmidt, M. W. I., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A. C., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S., & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, *478*(7367), 49–56. https://doi.org/10.1038/nature10386

Sinsabaugh, R. L., Lauber, C. L., Weintraub, M. N., Ahmed, B., Allison, S. D., Crenshaw, C., Contosta, A. R., Cusack, D., Frey, S., Gallo, M. E., Gartner, T. B., Hobbie, S. E., Holland, K., Keeler, B. L., Powers, J. S., Stursova, M., Takacs-Vesbach, C., Waldrop, M. P., Wallenstein, M. D., … Zeglin, L. H. (2008). Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, *11*(11), 1252–1264. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01245.x

Sinsabaugh, R. L., Manzoni, S., Moorhead, D. L., & Richter, A. (2013). Carbon use efficiency of microbial communities: Stoichiometry, methodology and modelling. *Ecology Letters*, *16*(7), 930–939. https://doi.org/10.1111/ele.12113

Soong, J. L., Fuchslueger, L., Marañon-Jimenez, S., Torn, M. S., Janssens, I. A., Penuelas, J., & Richter, A. (2020). Microbial carbon limitation: The need for integrating microorganisms into our understanding of ecosystem carbon cycling. *Global Change Biology*, *26*(4), 1953–1961. https://doi.org/10.1111/gcb.14962

Spitzer, C. M., Lindahl, B., Wardle, D. A., Sundqvist, M. K., Gundale, M. J., Fanin, N., & Kardol, P. (2021). Root trait–microbial relationships across tundra plant species. *New Phytologist*, *229*(3), 1508–1520. https://doi.org/10.1111/nph.16982

Spitzer, C. M., Wardle, D. A., Lindahl, B. D., Sundqvist, M. K., Gundale, M. J., Fanin, N., & Kardol, P. (2022). Root traits and soil micro-organisms as drivers of plant–soil feedbacks within the sub-arctic tundra meadow. *Journal of Ecology*, *110*(2), 466–478. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13814

Steffen, W., Richardson, K., Rockström, J., Cornell, S. E., Fetzer, I., Bennett, E. M., Biggs, R., Carpenter, S. R., de Vries, W., de Wit, C. A., Folke, C., Gerten, D., Heinke, J., Mace, G. M., Persson, L. M., Ramanathan, V., Reyers, B., & Sörlin, S. (2015). Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science*, *347*(6223), 1259855. https://doi.org/10.1126/science.1259855

Stone, B. W. G., Dijkstra, P., Finley, B. K., Fitzpatrick, R., Foley, M. M., Hayer, M., Hofmockel, K. S., Koch, B. J., Li, J., Liu, X. J. A., Martinez, A., Mau, R. L., Marks, J., Monsaint-Queeney, V., Morrissey, E. M., Propster, J., Pett-Ridge, J., Purcell, A. M., Schwartz, E., & Hungate, B. A. (2023). Life history strategies among soil bacteria—Dichotomy for few, continuum for many. *The ISME Journal*, *17*(4), 611–619. https://doi.org/10.1038/s41396-022-01354-0

Strickland, M. S., Osburn, E., Lauber, C., Fierer, N., & Bradford, M. A. (2009). Litter quality is in the eye of the beholder: Initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology*, *23*(3), 627–636. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01515.x

Strickland, M. S., & Rousk, J. (2010). Considering fungal:bacterial dominance in soils – Methods, controls, and ecosystem implications. *Soil Biology and Biochemistry*, *42*(9), 1385–1395. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.05.007

Tian, D., & Niu, S. (2015). A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. *Environmental Research Letters*, *10*(2), 024019. https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/2/024019

van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J. N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J. A., Suding, K. N., Van de Voorde, T. F. J., & Wardle, D. A. (2013). Plant–soil feedbacks: The past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, *101*(2), 265–276. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054

Vance, E. D., Brookes, P. C., & Jenkinson, D. S. (1987). An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, *19*(6), 703–707. https://doi.org/10.1016/0038-0717(87)90052-6

Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., Schlesinger, W. H., & Tilman, D. G. (1997). Human Alteration of the Global Nitrogen Cycle: Sources and Consequences. *Ecological Applications*, *7*(3), 737–750.

Wallenstein, M. D., & Weintraub, M. N. (2008). Emerging tools for measuring and modeling the *in situ* activity of soil extracellular enzymes. *Soil Biology and Biochemistry, Special Section: Enzymes in the Environment*, *40*(9), 2098–2106. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.01.024

Wambsganss, J., Huys, R., Hättenschwiler, S., Poirier, V., Munson, A. D., & Freschet, G. T. (2025). The afterlife effects of leaf and root litter traits on soil N cycling. *Journal of Ecology*, *113*(4), 913–930. https://doi.org/10.1111/1365-2745.70011

Wardle, D. (1992). *A comparative assessment or factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil.*

Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setala, H., Van Der Putten, W. H., & Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, *304*(5677), 1629–1633.

Wieder, W. R., Bonan, G. B., & Allison, S. D. (2013). Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes. *Nature Climate Change*, *3*(10), 909–912. https://doi.org/10.1038/nclimate1951

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., … Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, *428*(6985), 821–827. https://doi.org/10.1038/nature02403

Xu, X., Thornton, P. E., & Post, W. M. (2013). A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, *22*(6), 737–749. https://doi.org/10.1111/geb.12029

Zhang, T., Chen, H. Y. H., & Ruan, H. (2018). Global negative effects of nitrogen deposition on soil microbes. *The ISME Journal*, *12*(7), 1817–1825. https://doi.org/10.1038/s41396-018-0096-y

# Axe 2

# Rôle de l'Habitat et Adaptation Locale des Microorganismes

*« La nature enseigne à qui prend le temps de regarder*. »*

**transmet des connaissances, des leçons ou une compréhension du vivant, mais seulement à ceux qui ralentissent, observent et prennent le temps d'être attentifs*



En forêt, j'ai eu la chance de présenter à mes champignons deux microorganismes pleins de curiosité. Ce n'est pas tous les jours qu'on trouve des spécimens rares. **Photo: N. Fanin**.

# Axe 2. Rôle de l'Habitat et Adaptation Locale des Microorganismes


**AXE 2 : ROLE DE L'HABITAT ET ADAPTATION LOCALE DES MICROORGANISMES ..... 159**

2.1 L'HABITAT COMME FILTRE ECOLOGIQUE DES COMMUNAUTES MICROBIENNES ..... 159

2.2 LES CARACTERISTIQUES DE L'HABITAT CONTROLENT L'EXPLOITATION MICROBIENNE DES RESSOURCES . 161

*2.2.1 Gradients d'usage des terres ..... 161*

*2.2.2 Fertilité des sols et contraintes nutritives modifient l'exploitation du carbone ..... 161*

*2.2.3 Dynamiques temporelles de l'exploitation microbienne des ressources en fonction des besoins en ressources dans l'habitat ..... 163*

2.3 ADAPTATION LOCALE DES COMMUNAUTES MICROBIENNES AUX RESSOURCES ET A L'HABITAT ..... 167

*2.3.1 Amplitude fonctionnelle des communautés microbiennes ..... 169*

*2.3.2 Adaptation des communautés aux substrats locaux : l'hypothèse du home-field advantage ..... 171*

*2.3.3 Amplitude fonctionnelle et adaptation locale au substrat: un compromis à prendre en compte ..... 175*

*2.3.4 Découplage entre composition taxonomique et fonctionnement des communautés microbiennes ... 176*

2.4 ROLE DE LA VEGETATION DANS LA STRUCTURATION DE L'ENVIRONNEMENT LOCAL DE DECOMPOSITION . 177

*2.4.1 Le cadre MANE : symbioses mycorhiziennes et économie des nutriments des écosystèmes forestiers ..... 177*

*2.4.2 Décomposition forestière : rôle respectif des litières et de l'environnement du sol ..... 179*

*2.4.3 Contrôle environnemental de la décomposition : qualité des substrats et position dans le sol ..... 181*

2.5 SYNTHESE DE L'AXE 2 - L'HABITAT COMME FILTRE ET MODULATEUR DU FONCTIONNEMENT MICROBIEN DES SOLS ..... 184

*2.5.1 L'habitat comme filtre environnemental structurant les communautés ..... 184*

*2.5.2 L'habitat comme régulateur du fonctionnement microbien ..... 187*

*2.5.3 Adaptation locale et plasticité fonctionnelle des communautés microbiennes ..... 189*

*2.5.4 La phyllosphère des feuilles doit être prise en compte pour comprendre l'adaptation locale des communautés à leur substrat ..... 191*

*2.5.5 Vers une écologie prédictive du fonctionnement microbien des sols ..... 192*

2.6 BIBLIOGRAPHIE DE L'AXE 2 ..... 193

# Axe 2

# Rôle de l'Habitat et Adaptation Locale des Microorganismes

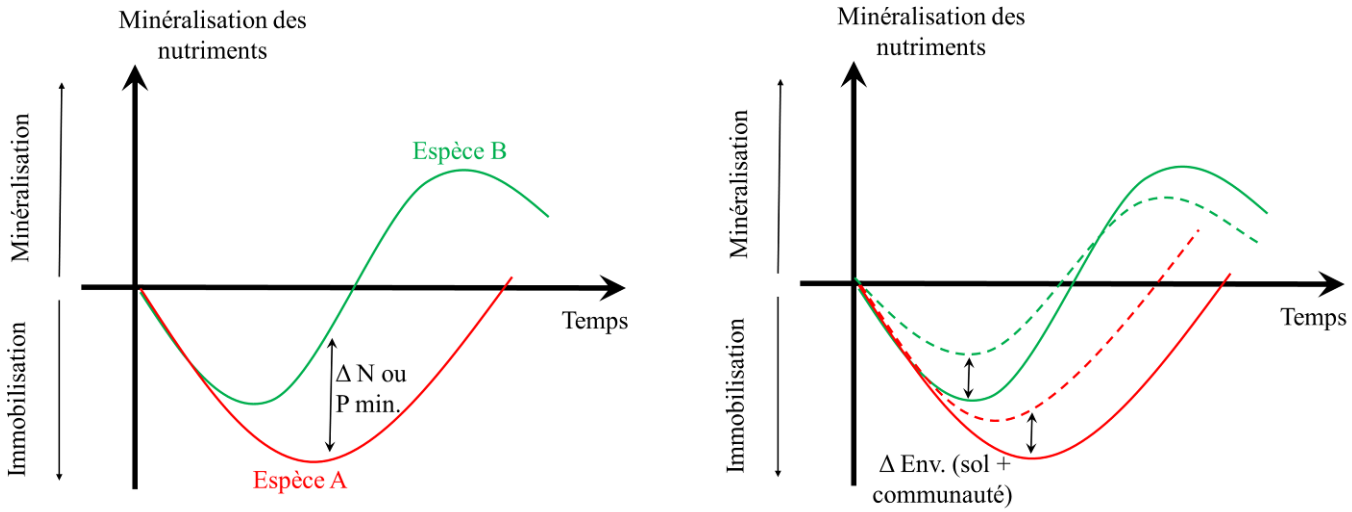



**Figure 40 - Importance potentielle des communautés de décomposeurs lors de la minéralisation des nutriments.** En fonction de la stœchiométrie C:N:P et des éléments disponibles dans le milieu, le relargage des nutriments dans l'environnement varie entre espèce selon les besoins nutritifs des communautés 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.

# Axe 2 : Rôle de l'Habitat et Adaptation Locale des Microorganismes

## 2.1 L'habitat comme filtre écologique des communautés microbiennes

Au-delà de la qualité des ressources organiques retournant au sol, les caractéristiques de l'**habitat** dans lequel s'effectue la décomposition jouent un **rôle déterminant** dans la structuration et le fonctionnement des communautés microbiennes. Les microorganismes évoluent en effet dans un environnement fortement contraint par les **propriétés physico-chimiques** du sol, mais aussi par l'historique d'**usage des terres** ou le **microclimat**, qui conditionnent conjointement l'accès aux ressources et l'activité des décomposeurs.

Les sols présentent en effet une grande variabilité de propriétés édaphiques, telles que le **pH**, la **texture**, la **teneur** en **MO**, l'**humidité** ou encore la disponibilité en **nutriments**, qui influencent directement la composition et la diversité des communautés microbiennes. Parmi ces facteurs, le pH apparaît comme l'un des déterminants majeurs de la structure microbienne à large échelle, tandis que la **fertilité du sol** et la disponibilité en éléments nutritifs conditionnent la **croissance** et **l'activité des communautés de décomposeurs** à l'échelle locale (Wallenstein & Weintraub, 2008 ; Sinsabaugh et al., 2008 ; Sinsabaugh et al., 2013 ; Bradford et al., 2014). Cependant, si les différences de composition microbienne entre habitats sont bien documentées, la question de savoir si ces communautés développent une véritable **adaptation locale** aux **conditions environnementales** reste encore discutée. Les communautés microbiennes présentent en effet une forte capacité d'ajustement fonctionnel face aux variations de ressources ou de contraintes environnementales, ce qui suggère une **plasticité élevée** de leur fonctionnement (Allison, 2012 ; Wieder et al., 2015). Néanmoins, des différences persistantes observées le long de gradients de fertilité ou d'usage des terres indiquent que l'**histoire environnementale** d'un sol peut influencer durablement les **capacités fonctionnelles** des communautés microbiennes qui s'y développent (Keiser et al., 2014 ; Fanin et al., 2016a). Ainsi, l'habitat ne se limite pas à sélectionner différentes communautés microbiennes, mais peut également orienter les stratégies d'utilisation des ressources, la production enzymatique et, plus largement, la manière dont les microorganismes participent au recyclage de la MO et des nutriments. Cette influence se traduit notamment par des **différences** dans la **dynamique temporelle** de minéralisation et d'**immobilisation** des nutriments en **fonction du type de sol** au cours de la décomposition (**Figure 40**). Selon le contexte environnemental, la phase initiale d'immobilisation peut être plus ou moins marquée, reflétant des besoins nutritifs contrastés et des stratégies différentes d'acquisition des ressources (noté ici $\Delta_{sol+communauté}$).

**Comprendre dans quelle mesure ces contraintes de l'habitat façonnent les communautés microbiennes et l'acquisition des nutriments constitue donc une étape essentielle pour mieux appréhender le rôle des microorganismes dans le fonctionnement biogéochimique des sols.** C'est dans ce contexte général que s'est inscrit une autre partie de mes travaux de recherche, visant à mieux comprendre comment les caractéristiques de l'**habitat et de l'usage des terres** modulent **l'exploitation des ressources organiques** par les **communautés microbiennes**. En particulier, mes travaux ont cherché à distinguer la part respective des **propriétés intrinsèques** des **substrats** organiques et celle des **caractéristiques du milieu** dans la dynamique de minéralisation du carbone.

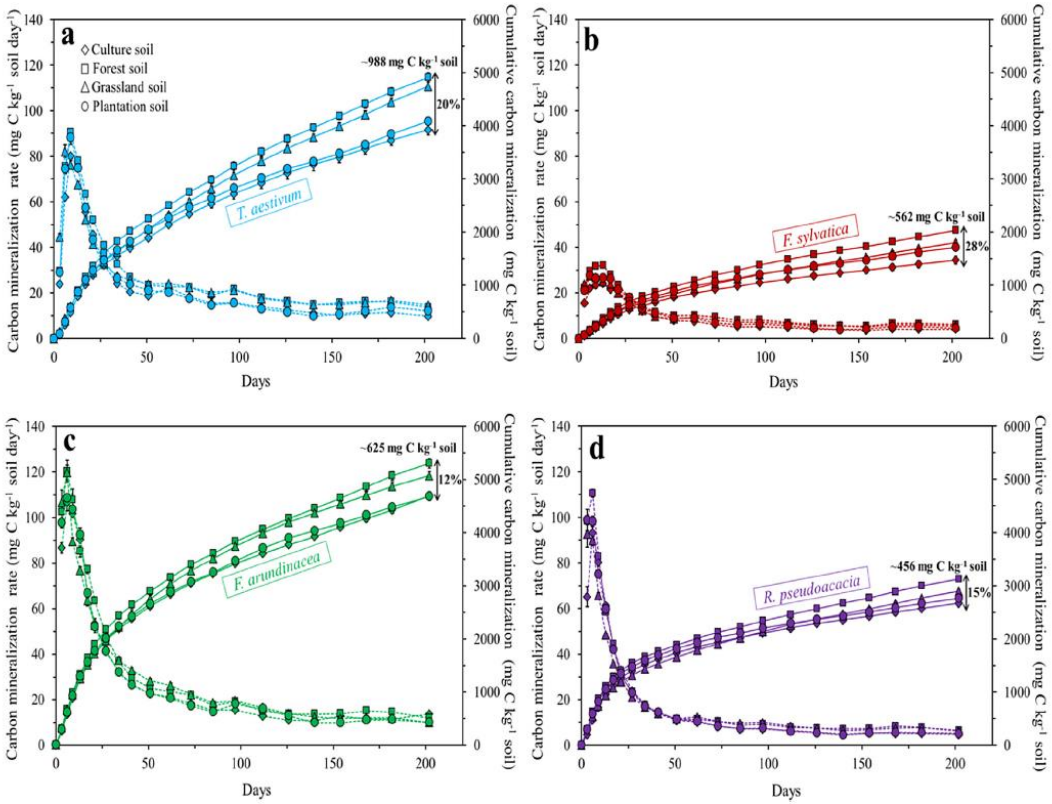



**Figure 41 - Variabilité de la minéralisation du carbone entre écosystèmes.** Les panels présentent les taux de minéralisation du carbone et la minéralisation cumulative mesurés dans quatre types de sols (représentés par différents symboles) après ajout de litières contrastées : (**a**) *T. aestivum* (blé), (**b**) *F. sylvatica*, (**c**) *F. arundinacea* et (**d**) *R. pseudoacacia*. La minéralisation dépend en premier lieu de la qualité du substrat, qui contrôle l'intensité des flux de carbone et leur dynamique temporelle. Cependant, entre écosystèmes, une part non négligeable de la variabilité observée est liée aux ressources disponibles du sol, à la fonctionnalité des microorganismes et à leurs interactions, qui modulent l'exploitation des substrats au cours de la décomposition. Ces résultats illustrent la nécessité de mieux hiérarchiser les effets respectifs de la qualité des substrats et des contraintes édaphiques afin d'intégrer plus finement le rôle des microorganismes dans les modèles prédictifs des cycles du carbone dans les sols. Figure tirée de Fanin & Bertrand (2016) - *Soil Biology Biochemistry*.

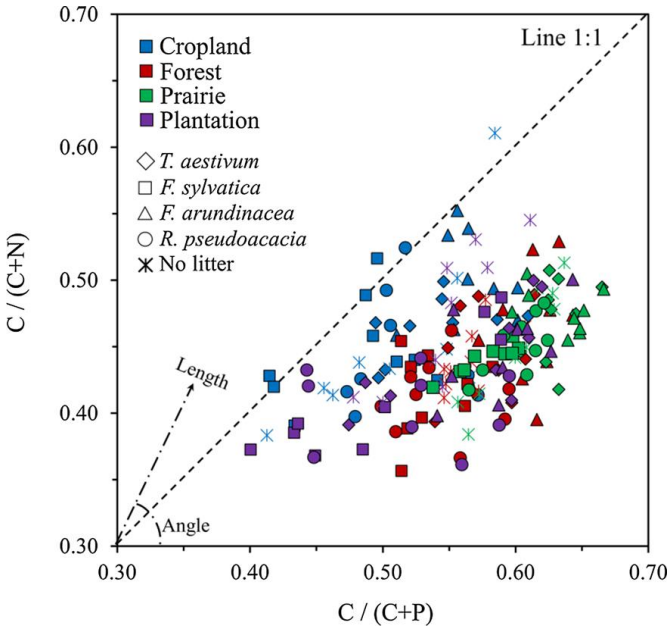



**Figure 42 - Stœchiométrie enzymatique le long de gradients d'usage des terres.** Proportions relatives d'activités enzymatiques impliquées dans l'acquisition du carbone, de l'azote et du phosphore selon les types de sols et de litières. L'angle traduit l'équilibre entre stratégies d'acquisition entre N et P, tandis que la longueur et l'orientation des vecteurs renseignent sur l'intensité des contraintes nutritives entre C et nutriments. Les résultats montrent que la qualité des litières influence principalement l'équilibre entre acquisition de carbone et de nutriments, alors que les propriétés des sols modulent davantage la partition entre acquisition d'azote et de phosphore. Figure tirée de Fanin et al. (2016a) - *Biogeochemistry*.

## 2.2 Les caractéristiques de l'habitat contrôlent l'exploitation microbienne des ressources

### 2.2.1 Gradients d'usage des terres

Les **changements d'usage des terres** constituent l'un des **principaux moteurs** de transformation des sols à l'échelle globale, modifiant simultanément la **quantité et la qualité** de la **MO** disponible ainsi que les **contraintes environnementales** imposées aux communautés microbiennes. En particulier, les sols soumis à une **agriculture intensive**, au **travail mécanique** ou à des apports réguliers d'**intrants** présentent souvent des communautés microbiennes dominées par des **bactéries** capables de répondre rapidement aux apports de ressources facilement disponibles. À l'inverse, les sols **forestiers**, caractérisés par une accumulation progressive de MO et des **perturbations plus faibles**, favorisent généralement une plus forte **dominance fongique** impliquée dans la transformation de composés organiques plus complexes. Ces différences d'habitat se traduisent ainsi par des vitesses et des trajectoires contrastées de recyclage de la matière organique entre écosystèmes cultivés, prairiaux et forestiers (Bradford et al., 2014 ; Fanin & Bertrand, 2016).

Des expériences de **transplantation croisée** de litières que j'ai menées le long de gradients d'usage des terres ont montré que, si la qualité des substrats demeure le principal déterminant des taux de minéralisation, les **propriétés des sols** expliquent également une part significative de la variabilité observée (Fanin & Bertrand, 2016). Ainsi, des communautés microbiennes **issues de sols agricoles**, **prairiaux** ou **forestiers** exploitent différemment des substrats identiques, soulignant que les propriétés de l'habitat, et notamment la fertilité des sols, **modulent l'efficacité** avec laquelle la MO est transformée, probablement *via* la disponibilité en nutriments du sol. Cela illustre que pour un substrat donné, la vitesse de décomposition dépend du type de sol dans lequel se déroule la décomposition (**Figure 41**).

Par ailleurs, des travaux complémentaires ont permis de montrer que la **dynamique d'acquisition des nutriments par** les microorganismes variait le long de gradients d'usage des terres. En utilisant l'approche de **stœchiométrie enzymatique** (Moorhead et al., 2016), nous avons mis en évidence que la qualité des litières contrôlait principalement les besoins microbiens en **carbone par rapport aux nutriments**, tandis que les **propriétés des sols** contrôlaient davantage **l'équilibre entre acquisition d'azote et de phosphore** (Fanin et al., 2016a ; Sinsabaugh et al., 2008) (**Figure 42**). Ces résultats indiquent que les **contraintes** édaphiques modulent directement les **stratégies microbiennes d'exploitation** des ressources au cours de la décomposition en fonction du type d'habitat.

### 2.2.2 Fertilité des sols et contraintes nutritives modifient l'exploitation du carbone

Au-delà des pratiques qui diffèrent entre différents types d'écosystèmes, les différences de fertilité des sols modifient significativement les mécanismes par lesquels les microorganismes exploitent les ressources organiques. En effet, les microorganismes doivent maintenir un équilibre élémentaire relativement constant dans leur biomasse, malgré des **variations importantes de disponibilité en éléments dans leur environnement**, ce qui impose des ajustements métaboliques continus (Sinsabaugh et al., 2008 ; Manzoni et al., 2010 ; Mooshammer et al., 2014).

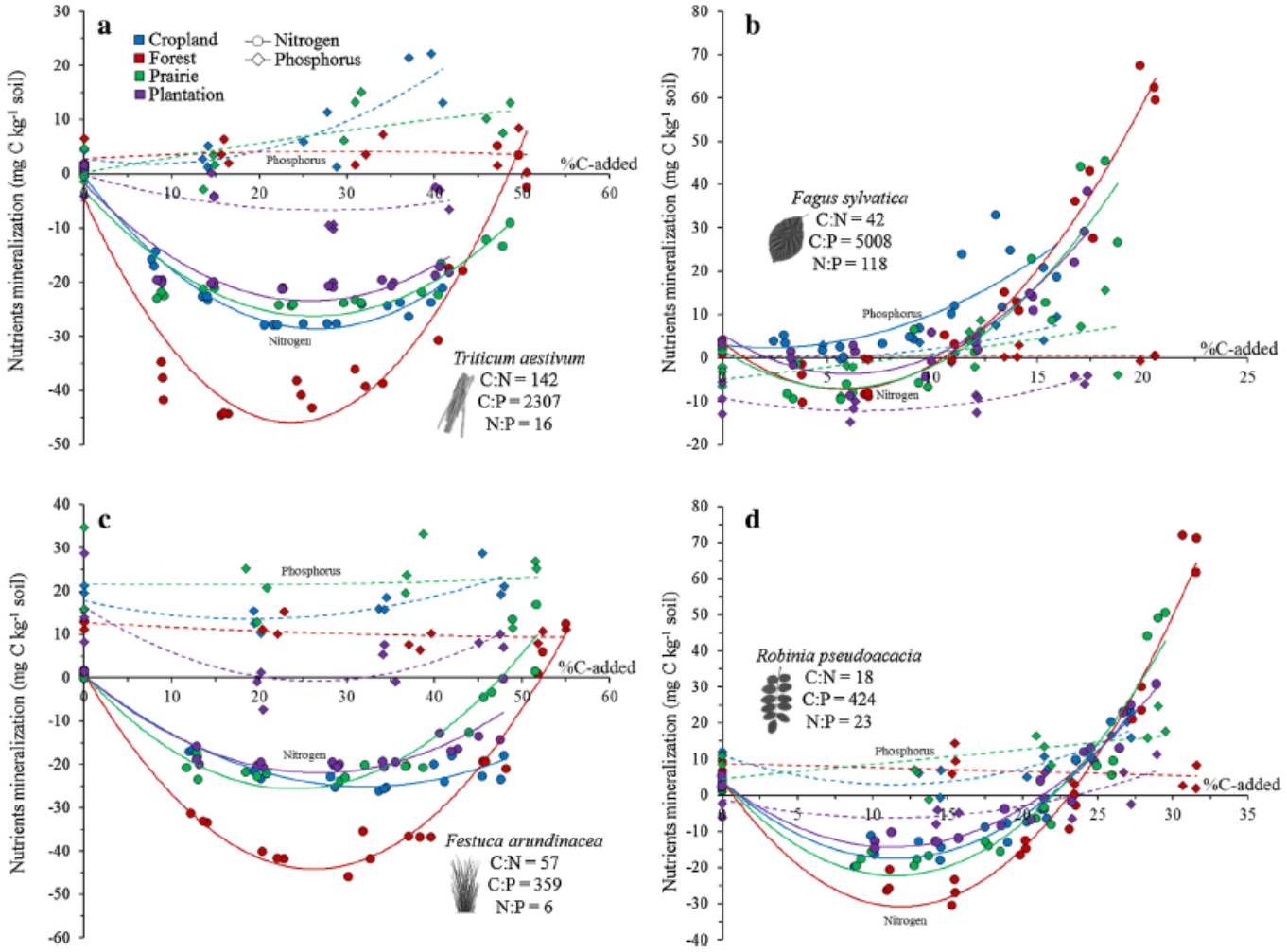



**Figure 43 - Relations entre la minéralisation de l'azote et du phosphore et la quantité de carbone minéralisé au cours de la décomposition de litières contrastées.** Les panels montrent les dynamiques observées pour **(a)** *Triticum aestivum*, **(b)** *Fagus sylvatica*, **(c)** *Festuca arundinacea* et **(d)** *Robinia pseudoacacia* dans différents types de sols (cultivé, forestier, prairial et plantation). Les trajectoires mettent en évidence des phases d'immobilisation puis de libération des nutriments, dont l'intensité et le moment varient selon la qualité des litières et le contexte édaphique, soulignant le rôle conjoint des caractéristiques du substrat et des propriétés du sol dans le couplage entre cycles du carbone et des nutriments. Figure adaptée de Fanin et al. (2016a) - *Biogeochemistry*.

Comme vu lors de la Section 1, lorsque les résidus végétaux présentent des rapports C:N:P élevés, les microorganismes doivent **mobiliser des nutriments issus du sol** pour soutenir leur croissance et produire les enzymes nécessaires à la dégradation des polymères végétaux. Cette contrainte peut conduire à une **immobilisation temporaire** des nutriments minéraux dans la biomasse microbienne et un **ralentissement de la décomposition**, alors que des **ressources** plus **équilibrées** permettent une **croissance** plus **rapide** et une libération plus précoce des nutriments dans le sol (Manzoni et al., 2010 ; Sinsabaugh et al., 2013). Cette dynamique apparaît clairement dans nos expériences de décomposition menées avec des litières de qualités contrastées incubées dans des sols soumis à différents types d'écosystèmes. Comme illustré dans la **Figure 43**, la relation entre minéralisation du carbone et dynamique des nutriments varie fortement selon la qualité des litières et le contexte édaphique (Fanin et al., 2016a). Pour des litières pauvres en nutriments, présentant des **rapports C:N et C:P élevés**, la minéralisation initiale du carbone s'accompagne d'une immobilisation marquée de l'azote et du phosphore, traduisant une **forte demande nutritive des microorganismes**. À l'inverse, des litières plus riches en nutriments conduisent plus rapidement à une libération nette de nutriments dans le sol. Cette figure montre également que ces trajectoires diffèrent entre sols agricoles, forestiers, prairiaux ou de plantation, indiquant que la **disponibilité initiale** en **nutriments du sol** module fortement la réponse microbienne. Ainsi, pour une même litière, les phases d'**immobilisation** ou de **libération nutritive** varient clairement selon l'habitat, révélant que les microorganismes ajustent leur stratégie **d'utilisation des ressources** en fonction des **contraintes locales en nutriments**. Ainsi, la **fertilité des sols** ne modifie pas uniquement l'intensité du processus de décomposition, mais aussi la manière dont les microorganismes répartissent leurs investissements métaboliques entre croissance, respiration et acquisition de nutriments (Schimel & Weintraub, 2003 ; Allison et al., 2010 ; Sinsabaugh et al., 2013 ; Malik et al., 2020). Cette redistribution des flux de carbone et de nutriments conduit à des changements progressifs dans les stratégies d'utilisation des ressources, thématique abordée dans la section suivante.

### 2.2.3 Dynamiques temporelles de l'exploitation microbienne des ressources en fonction des besoins en ressources dans l'habitat

La décomposition de la MO **ne constitue pas un processus uniforme** mais correspond à une **succession** de **phases** au cours desquelles la nature des substrats disponibles et les contraintes nutritives évoluent progressivement. Cette **dynamique temporelle** modifie les stratégies métaboliques des microorganismes et conduit à des changements successifs dans l'exploitation des ressources carbonées et nutritives. Dans les phases initiales de décomposition, les microorganismes exploitent principalement les composés carbonés solubles et les fractions facilement dégradables des résidus végétaux, conduisant généralement à une forte activité respiratoire et à une croissance rapide de la biomasse microbienne. Cette phase est souvent accompagnée d'une **forte demande en nutriments** lorsque les résidus présentent des rapports **C:N ou C:P élevés**, conduisant à une **immobilisation temporaire de l'azote et du phosphore disponibles** dans **le sol** (Manzoni et al., 2010 ; Sinsabaugh et al., 2013). Au fur et à mesure que les fractions labiles sont épuisées, les microorganismes doivent mobiliser des enzymes capables de dégrader des **composés plus complexes** tels que la lignine ou la MO du sol. Cette transition s'accompagne généralement d'une diminution de l'activité respi-

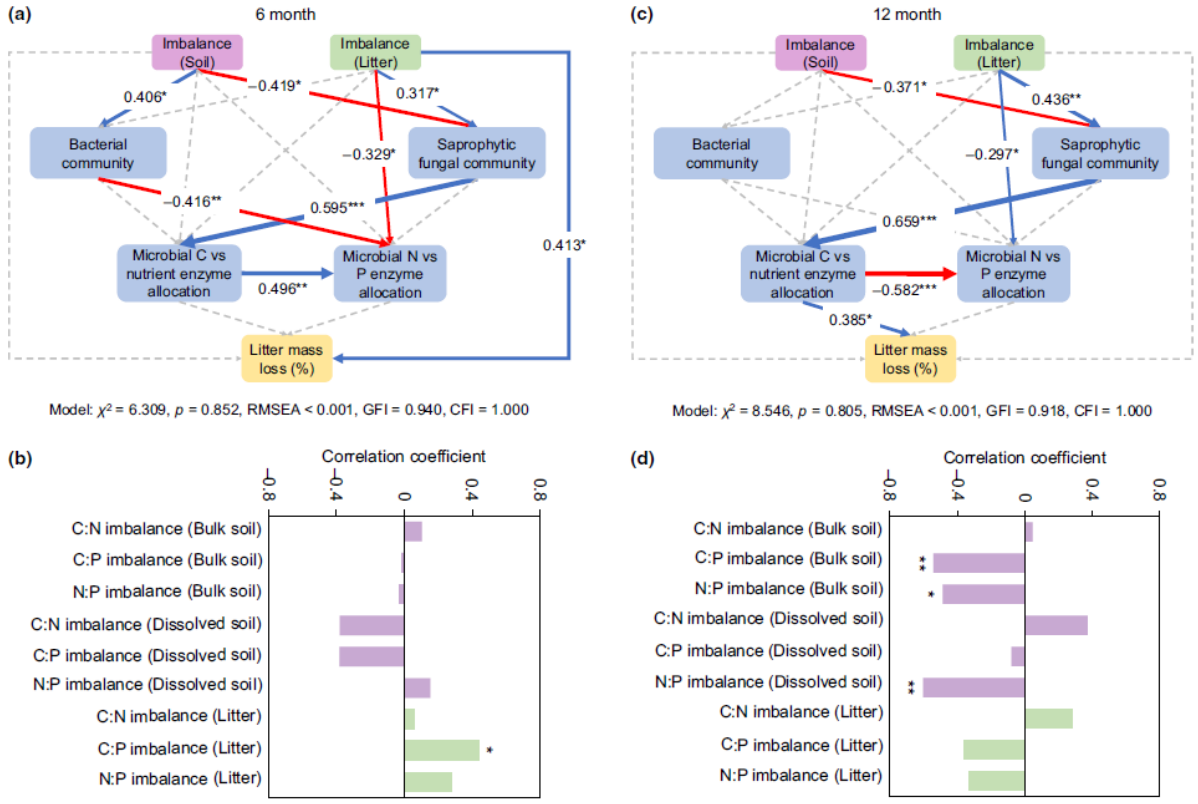



**Figure 44 - Déséquilibres stœchiométriques entre les microorganismes et leurs ressources.** Modèles d'équations structurelles décrivant les relations entre les déséquilibres stœchiométriques du sol et de la litière, la composition des communautés microbiennes, l'allocation enzymatique (rapports entre enzymes d'acquisition du C, du N et du P) et la perte de masse de la litière après 6 mois (**a**) et 12 mois (**c**). Les flèches pleines indiquent des relations significatives, avec des coefficients standardisés positifs (bleu) ou négatifs (rouge), tandis que les flèches en pointillé correspondent à des relations non significatives. Les pannels (**b**) et (**d**) présentent les coefficients de corrélation entre les différents indices de déséquilibre stœchiométrique (C:N, C:P et N:P) et les variables considérées, respectivement aux stades précoces et tardifs de la décomposition. Les résultats montrent un contrôle temporel différencié des processus de décomposition. Aux stades précoces (6 mois), les déséquilibres stœchiométriques entre les microorganismes et la litière influencent principalement l'allocation enzymatique et l'activité microbienne, reflétant un contrôle dominant par la qualité du substrat. À mesure que la décomposition progresse (12 mois), l'effet des déséquilibres liés au sol devient plus marqué et agit indirectement sur la perte de masse *via* des modifications de la composition des communautés saprotrophes et des stratégies d'acquisition des nutriments. Ces résultats suggèrent un basculement progressif d'un contrôle par les propriétés intrinsèques de la litière vers un contrôle croissant par l'environnement édaphique et les contraintes stœchiométriques du sol. Figure adaptée de Li et al. (2023) - *Functional Ecology*.

-ratoire spécifique et d'une **modification des stratégies d'acquisition des nutriments**, les microorganismes exploitant davantage la MO du sol pour satisfaire leurs besoins énergétiques et nutritifs. Les **limitations nutritives deviennent** alors **plus marquées**, et la disponibilité en nutriments du sol joue un rôle croissant dans la poursuite du processus de décomposition (Mooshammer et al., 2014).

Ce contrôle progressif exercé par le sol au cours de la décomposition a été confirmé récemment dans une étude menée dans les travaux réalisés lors du post-doctorat de Bing Li le long d'un écotone forêt-steppe en Chine utilisant également des transplantations croisées de litières (Li et al., 2023). En effet, nous avons démontré que durant les premières phases de décomposition (**Figure 44**), les taux de dégradation sont principalement gouvernés par les **déséquilibres stœchiométriques** entre les **microorganismes** et la **litière**, traduisant l'importance de la qualité du substrat et de son adéquation avec les besoins nutritifs des décomposeurs. Cette phase initiale correspond à une **exploitation préférentielle** des composés carbonés labiles, durant laquelle les microorganismes peuvent maintenir **des taux de croissance élevés** sans modification majeure de la structure des communautés, ce qui conduit à un contrôle direct de la décomposition par les **déséquilibres microbe-litière** (Li et al., 2023 ; Mooshammer et al., 2014 ; Soong et al., 2020).

La transplantation réciproque entre milieux de steppe et de forêt a cependant permis de montrer que cette dominance du contrôle par la litière évolue rapidement au cours du temps. Les sites de steppe, caractérisés par des **sols relativement riches** en **nutriments disponibles** et par des rapports **C:nutriments plus faibles**, favorisent une décomposition plus rapide, notamment lorsque les **microorganismes peuvent compenser** les **déséquilibres élémentaires** de la litière par un accès plus facile aux ressources du sol. À l'inverse, les sols forestiers, généralement **plus riches en carbone** mais plus **contraints en nutriments disponibles**, induisent une progression plus lente de la décomposition et **renforcent les limitations nutritives des microorganismes**, particulièrement lorsque les fractions labiles de la litière sont épuisées (Li et al., 2023 ; Zechmeister-Boltenstern et al., 2015). Ainsi, à mesure que la décomposition progresse, l'épuisement des composés facilement assimilables entraîne une **transition fonctionnelle** vers une **dépendance croissante** aux **ressources édaphiques**. Les **déséquilibres stœchiométriques** entre **microorganismes et sol** deviennent alors déterminants, mais principalement *via* des effets indirects impliquant des changements de composition des communautés microbiennes et des ajustements des stratégies métaboliques. En particulier, dans les milieux forestiers où les contraintes nutritives sont plus fortes, les **communautés fongiques saprotrophes** prennent une importance croissante grâce à leur capacité de **production d'enzymes extracellulaires** impliquées dans la dégradation des composés complexes, tandis que dans les milieux de steppe, la disponibilité relative en nutriments permet une compensation plus directe des déséquilibres stœchiométriques. Cette transition relie ainsi les différences d'**habitat** aux **trajectoires temporelles** de **décomposition** observées, en soulignant le **passage progressif d'un contrôle par la qualité de la litière à un contrôle exercé par les caractéristiques du sol**, le tout en s'appuyant sur une modification des stratégies d'acquisition des ressources par les communautés microbiennes (Li et al., 2023 ; Zechmeister-Boltenstern et al., 2015 ; Fierer, 2017 ; Voříšková & Baldrian, 2013).

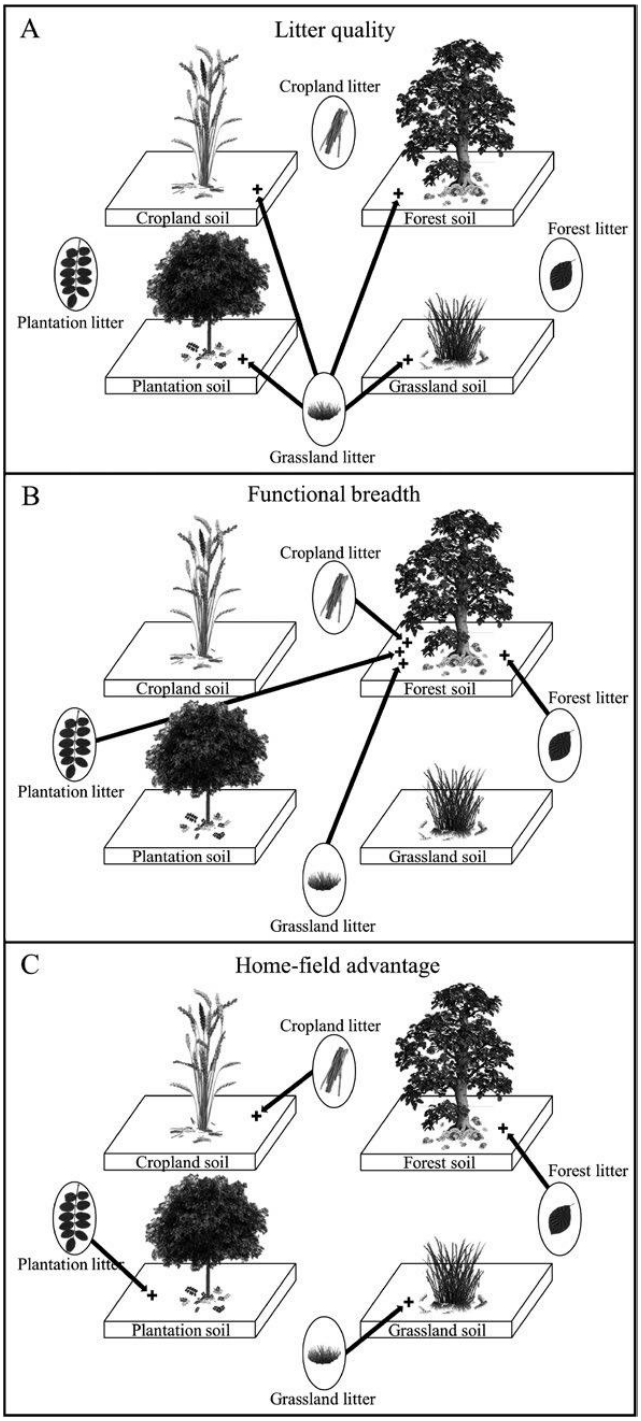



**Figure 45 - Interactions entre la qualité de la litière et les communautés microbiennes du sol au cours de la décomposition.** (**a**) Hypothèse de la qualité initiale de la litière (LQ) : la minéralisation du carbone au cours de la décomposition est fonction de la qualité initiale de la litière, les litières les plus labiles présentant les taux de minéralisation du carbone les plus élevés dans tous les environnements. (**b**) Hypothèse de largeur fonctionnelle (FB) : les communautés de décomposeurs issues d'écosystèmes à litières récalcitrantes possèdent une plus grande capacité fonctionnelle à décomposer une large gamme de composés chimiques, de sorte que tous les types de litière présentent les taux de minéralisation du carbone les plus élevés dans les environnements pauvres ou à litières récalcitrantes. (**c**) Hypothèse de l'avantage du site d'origine (HFA) : les communautés de décomposeurs sont localement adaptées à leur propre litière, de sorte que chaque type de litière se décompose plus rapidement dans un environnement dominé par l'espèce végétale dont elle provient que dans un environnement dominé par une autre espèce végétale. Le signe '+' indique que le taux de minéralisation du carbone est plus élevé pour les interactions plante–sol illustrées par les flèches dans les différents pannels. Tous les signes '+' représentent des tendances relatives et non des valeurs absolues. Figure tirée de Fanin et al. (2016) - *Ecology*.

## 2.3 Adaptation locale des communautés microbiennes aux ressources et à l'habitat

Avant d'entrer dans l'analyse détaillée des mécanismes d'**adaptation locale**, il est utile de replacer cette question dans le cadre plus général des mécanismes contrôlant la décomposition de la MO. Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer les variations de vitesse de décomposition observées entre habitats, reposant soit sur la **qualité intrinsèque des litières**, soit sur les **capacités fonctionnelles** des communautés microbiennes, soit encore sur leur **adaptation locale** aux **substrats dominants** dans l'environnement proche. Comme illustré dans Fanin et al. (2016a), trois mécanismes principaux peuvent être distingués pour expliquer les variations de perte en masse des litières entre habitats (**Figure 45**). La première hypothèse considère que la décomposition est principalement contrôlée par la **qualité intrinsèque des litières** (cf. **Axe 1**). Dans ce cas, et comme vu en Section 1.1, les substrats riches en composés facilement dégradables, notamment en fractions **solubles** et en **polysaccharides accessibles**, se **décomposent rapidement**, quel que soit l'environnement dans lequel ils sont incubés, tandis que des litières plus riches en composés récalcitrants, tels que la **lignine** ou certains **métabolites secondaires**, présentent des taux de **décomposition plus faibles**.

Au-delà de la qualité des litières, l'habitat peut également influencer le fonctionnement et les capacités fonctionnelles des communautés microbiennes. Une seconde hypothèse propose ainsi que les communautés diffèrent dans leur capacité à exploiter des substrats plus ou moins complexes, certaines présentant une plus **grande polyvalence fonctionnelle** et pouvant dégrader efficacement une large gamme de composés, c-a-d l'hypothèse de '***functional breadth hypothesis***' (**Figure 45**). En particulier, les décomposeurs issus d'écosystèmes à **litières récalcitrantes** pourraient présenter une plus grande **capacité fonctionnelle** à dégrader une large gamme de composés chimiques, conduisant ainsi à des taux plus élevés de minéralisation du carbone pour différents types de litière dans les environnements pauvres (Keiser et al., 2014).

Enfin, une troisième hypothèse suggère que les communautés de **décomposeurs** sont **adaptées** aux **substrats dominants** dans leur habitat, conduisant à une décomposition plus efficace lorsque les litières sont incubées dans leur environnement d'origine, phénomène connu sous le nom de '***home-field advantage***' (**Figure 45**). Cette hypothèse, empruntée au domaine sportif où les équipes performent mieux dans leur stade habituel, suggère qu'une exposition répétée à certains types de résidus végétaux conduit à la sélection de **communautés spécialisées** dans leur dégradation (Gholz et al., 2000 ; Ayres et al., 2009).

Ces différents mécanismes ne sont pas exclusifs et peuvent intervenir successivement ou de concert en fonction de l'habitat d'origine. La question centrale devient alors de déterminer dans quelle mesure les différences observées entre habitats reflètent simplement la **qualité des substrats** disponibles ou traduisent également une **adaptation durable des communautés microbiennes aux conditions locales**. Les sections suivantes visent à examiner plus précisément ces mécanismes en analysant d'abord la capacité des communautés microbiennes à exploiter une diversité de ressources, avant d'aborder plus explicitement les mécanismes d'adaptation locale.

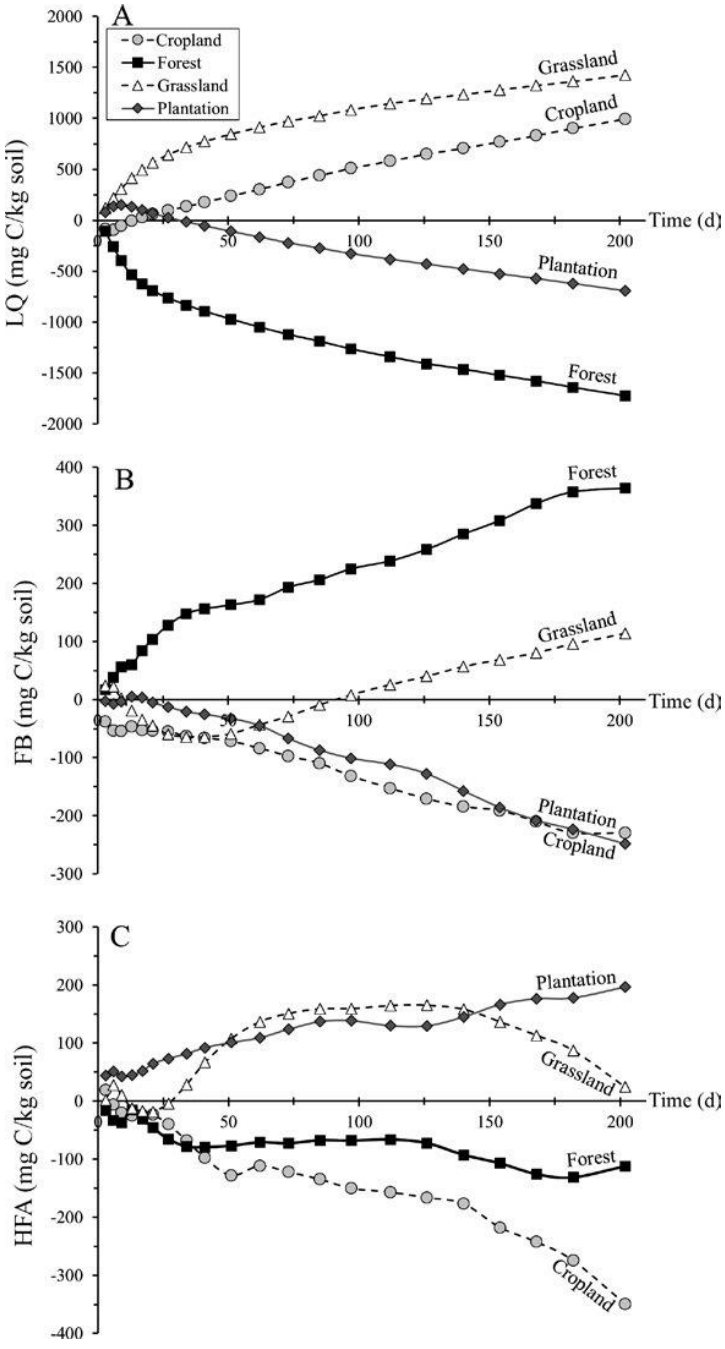



**Figure 46 - Estimations des paramètres de la minéralisation nette cumulée du carbone.** Cette figure répond à la Figure 45 et évalue les hypothèses (**a**) LQ, (**b**) FB et (**c**) HFA au cours du temps. Le paramètre LQ correspond à la capacité relative des différents types de litière à être minéralisés par l'ensemble des communautés de décomposeurs utilisées dans notre expérience. Le paramètre FB quantifie la capacité fonctionnelle globale de chaque communauté de décomposeurs. Le paramètre HFA estime l'interaction entre la décomposition de la litière et les communautés de décomposeurs propres à chaque écosystème. Nous avons démontré que la qualité de litière est bien un des facteurs primordiaux expliquant le processus de décomposition avec un effet croissant pour les litières labiles de prairies et de grandes cultures. La largeur fonctionnelle de dégradation était quant à ell largement supérieure au sein des écosystèmes forestiers, mais également au cours du temps et à une moindre mesure en prairie. Enfin nous avons trouvé à avantage compétitif à la maison pour les litières de plantation et de prairie, soulignant une adaptation locale des communautés à leurs substrats. Figure tirée de Fanin et al. (2016b) - *Ecology*.

### 2.3.1 Amplitude fonctionnelle des communautés microbiennes

Les communautés microbiennes du sol sont exposées à des environnements fortement contrastés en termes de disponibilité et de qualité des ressources. Dans des **milieux pauvres** ou soumis à des contraintes nutritives récurrentes, les microorganismes doivent faire face à une **variabilité importante** des ressources accessibles, ce qui peut favoriser la sélection **d'organismes capables d'exploiter une large gamme de substrats**. À l'inverse, dans des milieux plus **fertiles** ou recevant des **apports réguliers de ressources facilement accessibles**, les communautés peuvent être dominées par des **microorganismes spécialisés** dans l'exploitation de **substrats labiles**, sans nécessité de maintenir une large diversité de capacités fonctionnelles ou enzymatiques (Strickland et al., 2009 ; Keiser et al., 2014).

Mes travaux ont contribué à tester l'hypothèse de 'largeur fonctionnelle' en comparant la capacité de communautés microbiennes provenant d'habitats contrastés à décomposer différentes litières végétales au sein d'un **dispositif de transplantations** croisées impliquant des sols agricoles, prairiaux, forestiers et de plantation (Fanin et al., 2016a). Dans cette étude, des litières présentaient des qualités fortement contrastées, allant de résidus de blés riches en composés facilement dégradables à des litières plus récalcitrantes de hêtre, et ont été incubées dans différents types de sols afin de dissocier les effets de la **qualité des substrats** et ceux des **communautés de décomposeurs** locales. Les résultats ont montré que, bien que la qualité intrinsèque des litières demeure le principal déterminant des taux de décomposition, la **réponse des communautés microbiennes** variait selon leur **habitat d'origine** (**Figure 46**). En particulier, certaines communautés issues de milieux relativement pauvres en ressources comme en **forêt** présentaient des **taux de décomposition plus homogènes entre substrats contrastés**, suggérant une capacité plus large à exploiter différentes qualités de litières. À l'inverse, des communautés provenant de **milieux** plus **fertiles** montraient parfois des variations plus marquées de décomposition en fonction de la qualité des substrats, indiquant **une réponse plus dépendante des ressources disponibles**. Ces tendances sont cohérentes avec plusieurs travaux montrant que la variabilité de disponibilité des ressources et les contraintes nutritives peuvent sélectionner des communautés présentant des stratégies d'utilisation des substrats plus ou moins polyvalentes selon le contexte environnemental (Strickland et al., 2009 ; Malik et al., 2016). En particulier, des synthèses globales indiquent que l'**histoire d'usage des sols** et les **conditions environnementales** passées peuvent influencer durablement les **capacités fonctionnelles** des communautés microbiennes, en modulant la **diversité des stratégies métaboliques** présentes dans les sols (Allison & Martiny, 2008 ; Schimel & Schaeffer, 2012). En conclusion, ces résultats suggèrent que l'**exposition prolongée à des environnements contraints** pourrait favoriser des **communautés capables de maintenir des capacités fonctionnelles relativement plus stables** face à des variations dans la qualité des substrats (Keiser et al., 2014), ce qui constitue un mécanisme potentiel d'**adaptation** aux **contraintes environnementales locales**. Toutefois, l'amplitude de ces effets reste variable selon les contextes étudiés et dépend fortement des contrastes environnementaux considérés, indiquant que cette hypothèse nécessite encore d'être testée à plus large échelle spatiale et le long de gradients d'anthropisation plus marqués.

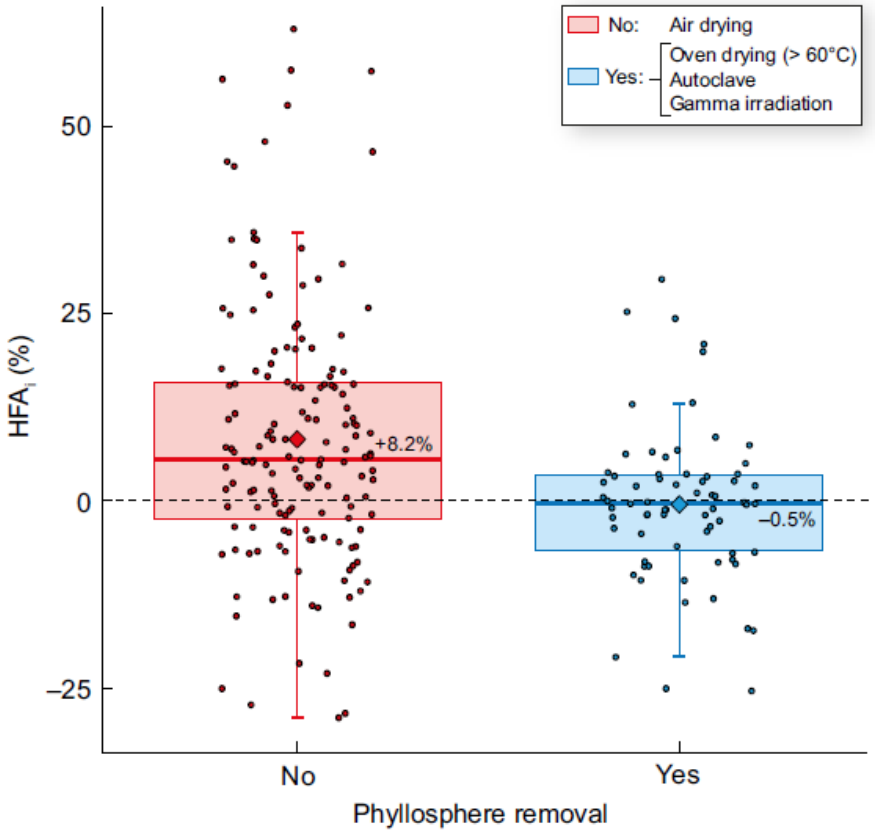



**Figure 47 - Effet de la suppression de la phyllosphère sur le home-field advantage.** Cette figure synthétise une méta-analyse basée sur 227 transplantations réciproques de litière issues de 43 études. Le HFA correspond à la différence de vitesse de décomposition entre une litière décomposée dans son environnement d'origine et cette même litière décomposée ailleurs. Deux situations sont comparées : (i) litières intactes conservant leur communauté microbienne foliaire (phyllosphère, en rouge), et (ii) litières où cette communauté a été éliminée par différents traitements de stérilisation (séchage, autoclave ou irradiation gamma, en bleu). Les résultats montrent que le HFA est significativement positif lorsque la phyllosphère est conservée (+8.2 % en moyenne), tandis qu'il devient quasi nul après suppression des microorganismes foliaires (-0.5 %). Autrement dit, l'avantage de décomposition locale disparaît lorsque la communauté microbienne associée aux feuilles est retirée. Figure tirée de Fanin et al. (2021) - *New Phytologist*.

### 2.3.2 Adaptation des communautés aux substrats locaux : l'hypothèse du home-field advantage

Au-delà des différences d'**amplitude fonctionnelle** observées entre habitats, une autre hypothèse propose que les communautés microbiennes puissent s'adapter spécifiquement aux substrats dominants de leur environnement. Cette idée est généralement décrite sous le terme de ***home-field advantage*** (HFA), selon lequel une litière se décompose plus rapidement dans le sol dont elle est issue que dans des sols recevant habituellement d'autres types de résidus végétaux (Gholz et al., 2000 ; Ayres et al., 2009 ; Veen et al., 2015). Ce mécanisme repose sur l'idée que l'**exposition répétée** à des **types spécifiques de résidus végétaux** conduit progressivement à la **sélection de communautés de décomposeurs** capables d'exploiter plus **efficacement** ces substrats. En particulier, les microorganismes produisant les **enzymes nécessaires** à la dégradation des composés dominants deviennent alors **plus abondants** ou **plus actifs**, ce qui conduit à une décomposition plus rapide lorsque ces mêmes litières sont déposées dans leur **habitat** d'**origine**. À l'inverse, lorsqu'une **litière est transférée** dans un environnement recevant habituellement des résidus de composition différente, les communautés locales peuvent être **moins efficaces** pour la dégrader, conduisant à un **ralentissement** relatif de la **décomposition**.

En lien à la figure décrite précédemment, mes travaux ont montré que, si un effet d'**avantage local** peut être observé dans certains cas pour la plantation et la prairie, son amplitude reste généralement plus faible que l'effet direct de la qualité intrinsèque des litières. Autrement dit, la composition chimique des résidus demeure le principal déterminant des vitesses de décomposition, tandis que l'**adaptation locale des communautés** n'explique qu'une portion supplémentaire de la variabilité observée. Cependant, les mécanismes responsables du HFA ne se limitent pas aux seules communautés du sol. En effet, j'ai récemment montré que les **microorganismes associés aux feuilles** avant leur chute jouent également un rôle important dans les **premières phases de décomposition**. En particulier, la **suppression** expérimentale des **communautés phyllosphériques** avant incubation **réduit** fortement, voire **annule**, **l'effet HFA** observé lors de la décomposition des litières (**Figure 47**). Ces résultats indiquent que la décomposition ne dépend pas uniquement des communautés microbiennes du sol, mais également des **microorganismes déjà présents sur les feuilles** avant leur chute. Cela peut être dû au fait que les microorganismes de la phyllosphère agissent en effet comme premiers **colonisateurs du substrat** et peuvent influencer les **phases initiales de décomposition** par des effets de **priorité écologique** (Fukami et al., 2015). En modifiant précocement la composition chimique des tissus et la structure des communautés microbiennes, ils conditionnent la **colonisation secondaire** par les décomposeurs du sol et orientent les trajectoires de succession microbienne (Vorholt, 2012 ; Vacher et al., 2016 ; Leff et al., 2015). Ces processus peuvent favoriser certaines voies de dégradation ou, au contraire, **limiter l'installation d'autres organismes** par **compétition** pour les ressources ou production de composés antagonistes (Peay et al., 2011 ; Fukami, 2015). Par ailleurs, l'expression de ces effets dépend fortement du microclimat local. Les conditions de **température**, d'**humidité** et d'**exposition** influencent la survie et l'activité des microorganismes foliaires après la sénescence, modifiant ainsi la vitesse de colonisation et l'intensité des interactions microbiennes au cours des premières phases de décomposition (Austin & Vivanco, 2006 ; Berg & McClaugherty, 2013 ; Bradford et al., 2016 ; Fanin et al., 2021). Ces effets rejoignent les travaux montrant que la décomposition résulte d'un couplage étroit entre qualité du substrat, conditions

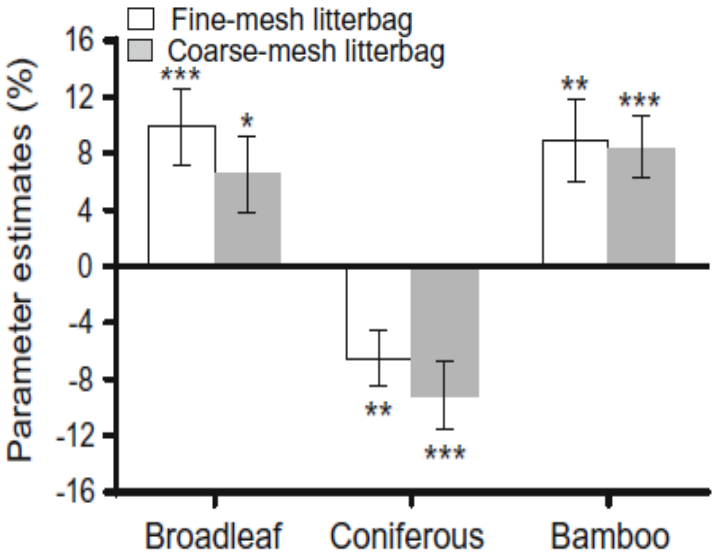



**Figure 48 - Estimations du HFA pour des litières de qualité bonne (bambou) intermédiaire (feuillu) ou complexe (conifère).** Des valeurs positives indiquent un avantage du site d'origine, c'est-à-dire une décomposition plus rapide dans l'habitat d'origine de la litière, tandis que les valeurs négatives indiquent l'absence d'avantage local. Les différentes couleurs blanches ou grises indique l'accès ou non à la faune en fonction de la taille de maille de sacs de litière (blanc = maille fine) et à (gris = maille large). Figure tirée de Lin et al. (2019) - *Plant and Soil*.

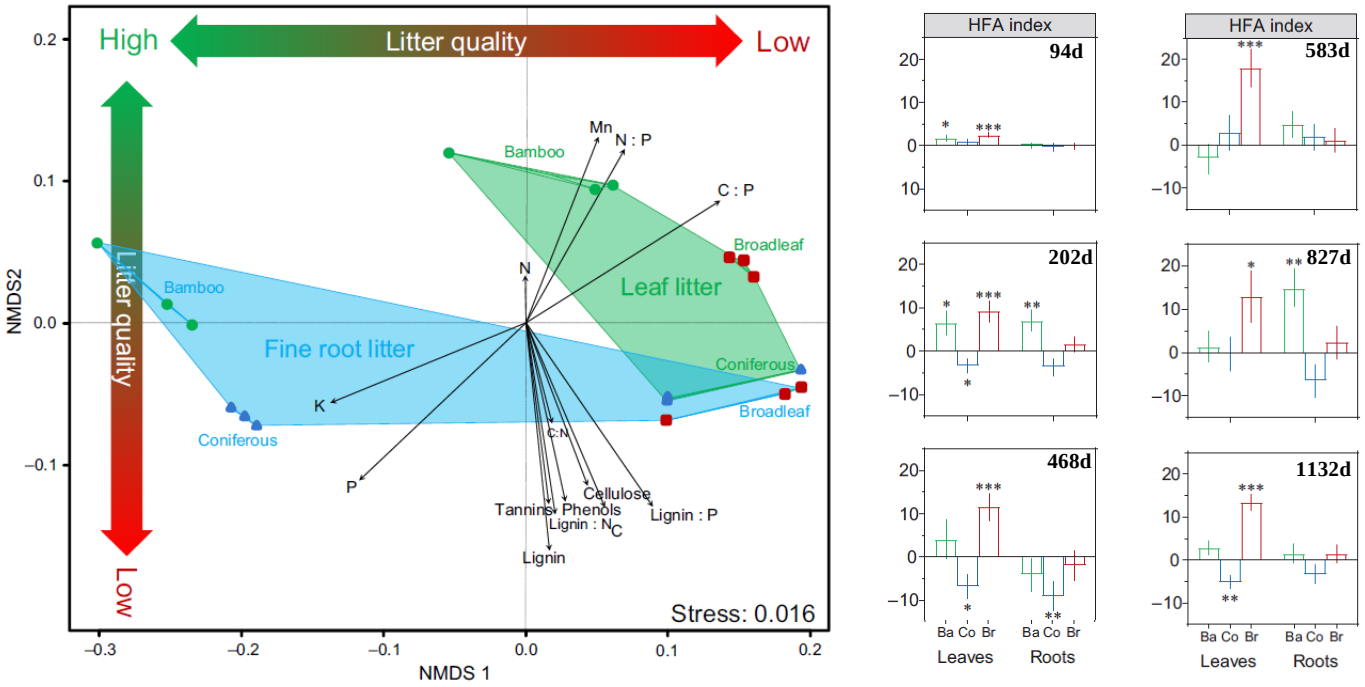



**Figure 49 - Gradient de qualité de la litière, différenciation chimique des organes végétaux et dynamique temporelle du HFA.** À gauche, ordination NMDS basée sur des matrices de similarité de Bray-Curtis représentant les caractéristiques chimiques des litières. Les organes sont regroupés par des polygones (litière foliaire en vert ; litière de racines fines en bleu), illustrant leur différenciation chimique et le gradient de qualité de la litière. À droite, évolution temporelle de l'indice de home-field advantage (HFA) pour les feuilles et les racines fines. Les résultats montrent que l'intensité du HFA varie au cours du temps et diffère selon l'organe, les feuilles présentant des effets plus marqués que les racines fines, malgré la plus forte récalcitrance de ces dernières. Figure tirée de Lin et al. (2020) - *New Phytologist*.

environnementales et **colonisation microbienne** (Gholz et al., 2000 ; Ayres et al., 2009 ; Veen et al., 2015 ; Glassman et al., 2018). Ainsi, le HFA apparaît comme un phénomène **multi-échelles** intégrant à la fois la spécialisation des communautés, la qualité intrinsèque des litières et l'héritage microbien porté par la phyllosphère. Cette approche élargit le cadre classique de la décomposition en considérant le **continuum phyllosphère-sol** et les **dynamiques de succession microbienne** comme des composantes majeures du processus de décomposition.

En ce qui concerne les mécanismes d'adaptation locale des communautés à proprement parler, l'effet HFA a d'abord été décrit comme une conséquence de la **spécialisation** des décomposeurs envers des substrats complexes ou récalcitrants, pour lesquels la production d'**enzymes spécifiques** favoriserait une décomposition plus rapide dans le site d'origine (Ayres et al., 2009 ; Milcu & Manning, 2011). Cette interprétation reposait sur l'idée que **les litières de mauvaise qualité** sélectionnent des **communautés microbiennes spécialisées**, conduisant à un avantage local plus marqué pour les substrats difficiles à dégrader. Cependant, avec Lin Dunmei, nous avons élargi ce cadre conceptuel en montrant que le **HFA** peut également s'exprimer pour des **litières relativement labiles comme le bambou** (**Figure 48**), suggérant que l'adaptation locale ne repose pas uniquement sur la spécialisation enzymatique des décomposeurs, mais aussi sur des **dynamiques de compétition microbienne**. En effet, une forte proportion de composés carbonés riches et facilement assimilables peut stimuler la compétition entre **microorganismes copiotrophes** à croissance rapide, conduisant à des **taux de décomposition plus élevés** dans le site d'origine grâce à une augmentation de la biomasse des décomposeurs localement adaptés (Lin et al., 2019). Dans ce cadre théorique, les litières de faible comme de haute qualité peuvent donc se décomposer plus rapidement dans leur habitat d'origine, mais sous l'effet de mécanismes écologiques distincts : **spécialisation fonctionnelle pour les substrats récalcitrants**, et **compétition entre décomposeurs copiotrophes pour les substrats labiles**.

Cette idée a été renforcée par le papier suivant de Lin et al. (2020), dans lequel nous avons montré que les effets HFA diffèrent fortement selon les organes végétaux et **ne sont pas systématiquement plus élevés pour les litières** les plus **récalcitrantes** (**Figure 49**). Contrairement aux attentes classiques, les racines fines, pourtant généralement plus récalcitrantes que les feuilles, n'expriment pas nécessairement des effets HFA plus forts. Ces résultats suggèrent que la distinction entre litières de **haute** et de **faible qualité** doit être interprétée au travers du prisme du **fonctionnement des communautés microbiennes** et du **contexte environnemental**. En particulier, dans des environnements plus pauvres ou plus récalcitrants, la **largeur fonctionnelle des communautés** pourrait réduire la **spécialisation locale**, les décomposeurs étant capables d'exploiter une plus grande diversité de substrats, ce qui pourrait avoir pour conséquence d'atténuer l'effet HFA (Keiser et al., 2011 ; Keiser et al., 2014 ; Fanin et al., 2016). Ainsi, comprendre dans quelles conditions cet **avantage local apparaît ou disparaît** constitue donc un **enjeu important** pour mieux prédire la dynamique de décomposition dans des habitats soumis à des **changements rapides** d'usage des terres ou de composition de la végétation. Cette question a conduit naturellement à examiner comment 'l'amplitude fonctionnelle' des communautés peut influencer l'intensité du HFA, thème abordé dans la section suivante.

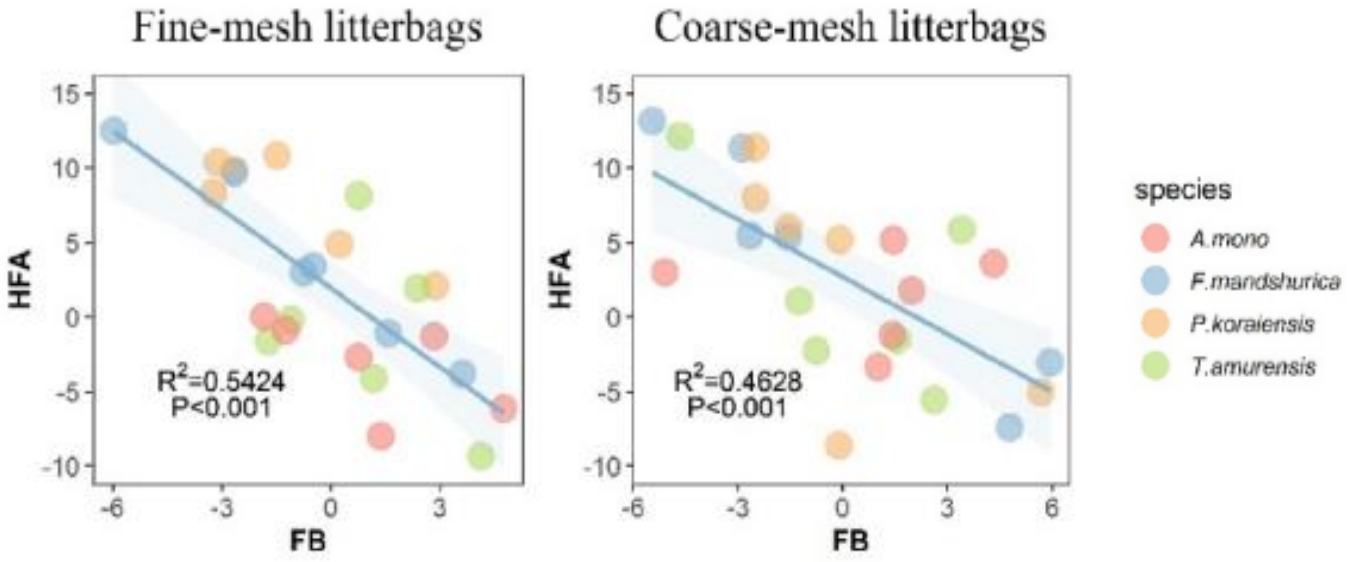



**Figure 50 - Relations entre 'l'avantage du terrain' (HFA) et la 'largeur fonctionnelle' (FB).** Relation entre l'avantage du site d'origine (HFA) et la largeur fonctionnelle des communautés de décomposeurs (FB) pour des sacs de litière à maille fine (gauche) et à maille large (droite). Les lignes bleues représentent les régressions linéaires et les zones ombrées correspondent aux intervalles de confiance à 95 %. La relation négative observée indique que des communautés microbiennes ayant une plus grande amplitude fonctionnelle présentent des effets HFA plus faibles, et ce, peut importe ou non l'accès à la faune. Figure tirée de Zhu et al. (2024) - *Soil Biology Biochemistry*.

### 2.3.3 Amplitude fonctionnelle et adaptation locale au substrat: un compromis à prendre en compte

Si le phénomène de HFA suggère que les communautés microbiennes peuvent s'adapter aux substrats dominants de leur habitat, cette **adaptation locale** n'est toutefois **ni systématique ni uniforme** entre écosystèmes. Une question centrale devient alors de comprendre pourquoi certaines communautés présentent un avantage local marqué tandis que d'autres décomposent efficacement une large gamme de substrats indépendamment de leur origine. Des travaux récents suggèrent que l'**intensité du HFA** dépend en partie de l'**amplitude fonctionnelle** des communautés microbiennes (Fanin et al., 2016). Cette hypothèse a été clairement testée dans une expérience en conditions contrôlées par Osburn et al. (2022), où des inocula microbiens issus de différents écosystèmes ont été incubés en microcosmes afin d'évaluer simultanément leur largeur fonctionnelle et l'intensité du HFA. Les résultats révèlent une **relation unimodale** entre **amplitude fonctionnelle** et avantage du site d'origine : le **HFA est maximal** pour des communautés présentant une **largeur fonctionnelle intermédiaire**, tandis qu'il diminue lorsque les communautés deviennent très **généralistes** ou, au contraire, trop **spécialisées**. Cette relation suggère qu'une adaptation locale optimale repose sur un **compromis** entre capacité à exploiter efficacement le substrat local et maintien d'une certaine **polyvalence métabolique**. Ainsi, lorsque la largeur fonctionnelle est élevée, les communautés décomposent efficacement un large éventail de substrats et l'effet de site d'origine s'atténue. À l'inverse, une spécialisation trop forte peut limiter la capacité globale de décomposition et réduire également l'expression du HFA.

Nous avons ensuite testé ces mécanismes dans des conditions écologiquement réalistes au travers d'une expérimentation de **transplantations croisées** de litières en **forêt tempérée** (Zhu et al., 2024). Contrairement au cadre contrôlé des microcosmes, cette étude intégrait la **complexité environnementale** des sols et des communautés naturelles. Les résultats montrent une **relation négative** entre **HFA** et **amplitude fonctionnelle** (**Figure 50**): les communautés capables de **dégrader une large gamme de litières** montraient des effets **HFA plus faibles**, alors que les communautés **plus spécialisées** présentent un **avantage local plus marqué**. Cette tendance est observée aussi bien dans des sacs de litière à maille fine que large, indiquant que le compromis entre spécialisation et polyvalence reste robuste malgré la complexité des interactions biotiques et abiotiques présentes *in situ*. La comparaison entre ces deux approches met en évidence une convergence conceptuelle importante. Les expériences en conditions contrôlées révèlent un **optimum intermédiaire** où l'adaptation locale est maximale, tandis que les expérimentations en milieu naturel soulignent un gradient allant de communautés **spécialisées** associées à un **fort HFA** vers des communautés plus **généralistes** exprimant une faible dépendance au site d'origine et un **fort FB**. Ensemble, ces résultats montrent que l'intensité du HFA reflète un compromis entre **spécialisation locale** et **largeur fonctionnelle** des communautés microbiennes. Enfin, ces travaux soulignent le rôle déterminant de l'habitat dans l'émergence de ce compromis. Les environnements caractérisés par une **forte diversité de ressources** tendent à favoriser des communautés généralistes, **réduisant** l'expression du **HFA**, tandis que des **habitats plus homogènes** peuvent renforcer la **spécialisation locale**. Ainsi, l'amplitude fonctionnelle des communautés constitue un mécanisme clé reliant l'expression du HFA, l'adaptation locale et le fonctionnement microbien en fonction du contexte environnemental.

### 2.3.4 Découplage entre composition taxonomique et fonctionnement des communautés microbiennes

Les travaux récents en écologie microbienne montrent que les liens entre **composition des communautés** et **fonctionnement des sols** sont souvent moins directs qu'attendu. Allison et Martiny (2008) ont proposé un cadre conceptuel soulignant que des changements taxonomiques importants peuvent s'accompagner d'une **relative stabilité** des processus biogéochimiques lorsque plusieurs **microorganismes** partagent des **capacités métaboliques similaires**. Cette idée de **redondance fonctionnelle** a été confirmée pour des fonctions générales telles que la **respiration hétérotrophe** ou la **décomposition de composés carbonés labiles**, où des communautés différentes peuvent produire des taux de minéralisation comparables (Schimel & Schaeffer, 2012 ; Bradford et al., 2014 ; Fierer, 2017). Dans ce contexte, la **plasticité physiologique** et la **diversité des stratégies d'utilisation** des **ressources** permettent de maintenir un fonctionnement relativement stable malgré des changements de composition (Fanin & Bertrand, 2016). Cependant, ce découplage n'est pas universel. Certaines fonctions reposent sur des **groupes microbiens spécialisés**, pour lesquels la présence de taxons particuliers devient **indispensable**. La **nitrification** illustre clairement cette situation : l'oxydation de l'ammonium en nitrite est principalement réalisée par des bactéries oxydant l'ammonium telles que *Nitrosomonas*, tandis que l'oxydation du nitrite en nitrate dépend de bactéries nitrite-oxydantes comme *Nitrobacter*. La disparition ou la faible abondance de ces groupes entraîne directement une **baisse du processus**, montrant que, pour certaines **fonctions clés**, la composition taxonomique ne peut être considérée comme neutre *vis-à-vis* du fonctionnement. Des résultats similaires ont été rapportés pour d'autres fonctions spécialisées liées à la dégradation de **composés complexes** ou à certaines étapes spécifiques des cycles de l'azote et du phosphore (Prosser et al., 2007 ; Philippot et al., 2013).

Dans mes propres travaux, cette distinction entre fonctions redondantes et fonctions spécialisées apparaît également. Les expérimentations de transplantation de litières et les études le long de gradients d'habitats ont montré que des communautés microbiennes très différentes pouvaient maintenir des **trajectoires globales de décomposition relativement similaires** aux stades précoces, suggérant une forte redondance fonctionnelle pour l'exploitation des substrats labiles (Fanin et al., 2016b). En revanche, aux stades plus tardifs, lorsque la décomposition dépend davantage de **composés complexes** et de **contraintes nutritives**, les différences de composition microbienne deviennent plus visibles dans le fonctionnement, notamment *vi*a la dominance de certains groupes fongiques et des changements d'allocation enzymatique (Li et al., 2023). Ces résultats indiquent que la **relation** entre **composition** et **fonctionnement** dépend fortement du **stade donné pour un processus** et **du type de ressources mobilisées**. Ainsi, le lien entre diversité microbienne et fonctionnement des sols doit être envisagé comme un continuum allant de fonctions largement redondantes à des processus hautement spécialisés. Les **habitats** influencent entre autre cette relation en sélectionnant des communautés plus ou moins **généralistes** ou **spécialisées**, ce qui conditionne à la fois la **stabilité fonctionnelle** et la **sensibilité des processus aux changements environnementaux** (Allison et Martiny, 2008). Comprendre ce gradient entre redondance et spécialisation constitue donc une étape essentielle pour relier composition microbienne, fonctionnement des sols et adaptation locale des communautés.

## 2.4 Rôle de la végétation dans la structuration de l'environnement local de décomposition

Après avoir montré que les propriétés du sol, l'usage des terres et l'habitat pouvaient influencer la fonctionnalité des communautés microbiennes du sol, une question centrale concerne désormais **le rôle de la végétation elle-même** dans la structuration de l'**habitat microbien**. En particulier, les **symbioses mycorhiziennes** dominantes influencent fortement la **qualité des litières** en interaction avec leur **plante hôte**, la disponibilité des nutriments et les conditions locales de décomposition, notamment le **microclimat**, contribuant ainsi à façonner durablement l'**environnement** dans lequel évoluent les communautés microbiennes du sol. Cette section examine d'abord le cadre conceptuel reliant types mycorhiziens et 'économie' des nutriments, puis discute des travaux récents montrant que les différences observées entre écosystèmes résultent autant des **caractéristiques des litières** produites que de l'**environnement local** de **décomposition** lui-même.

### 2.4.1 Le cadre MANE : symbioses mycorhiziennes et économie des nutriments des écosystèmes forestiers

En influençant la **qualité chimique** des résidus végétaux, la quantité de carbone allouée aux racines, la composition des exsudats et les interactions avec les microorganismes du sol, la **végétation** contrôle **indirectement** la **disponibilité des ressources** pour les décomposeurs et la manière dont les flux de nutriments circulent entre sol, microbiote et plantes. Cependant, la végétation dominante d'un écosystème forestier ne se contente pas de fournir des apports organiques au sol *via* la production de litière, mais elle structure plus largement l'**environnement biogéochimique** dans lequel s'effectuent la **décomposition** et le **recyclage des nutriments** (Joly et al., 2017). Ainsi, les différences observées de disponibilité en nutriments entre habitats forestiers résultent souvent d'une combinaison d'effets liés à la **qualité des substrats**, ainsi qu'à son influence sur la **structure des communautés microbiennes** et les **stratégies d'acquisition** des **nutriments** par les plantes et les **microorganismes associés**. Cette vision met en évidence une cascade de contrôles allant de la végétation vers les communautés microbiennes, faisant de l'habitat un déterminant majeur des processus biogéochimiques du sol.

Dans ce contexte général, Phillips et al. (2013) ont proposé le cadre conceptuel de la **Mycorrhizal-Associated Nutrient Economy** (**MANE**), qui relie les types de **symbioses mycorhiziennes dominantes** à l'organisation des cycles nutritifs dans les écosystèmes forestiers. Ce cadre distingue principalement deux grands modes de fonctionnement associés aux forêts dominées par des arbres à **mycorhizes arbusculaires** (AM) et à **ectomycorhizes** (ECM), chacun conduisant à des **économies nutritives contrastées**. Dans les forêts dominées par des espèces AM, les litières présentent généralement une **qualité chimique plus élevée**, avec des **teneurs en nutriments** plus importantes et des **rapports C:N** relativement **faibles**. Ces résidus se **décomposent rapidement**, stimulant l'activité microbienne et favorisant une minéralisation efficace de l'azote. Les nutriments circulent alors majoritairement sous forme **minérale**, ce qui conduit à des **cycles rapides et relativement ouverts**, où les éléments libérés peuvent être rapidement absorbés par les plantes

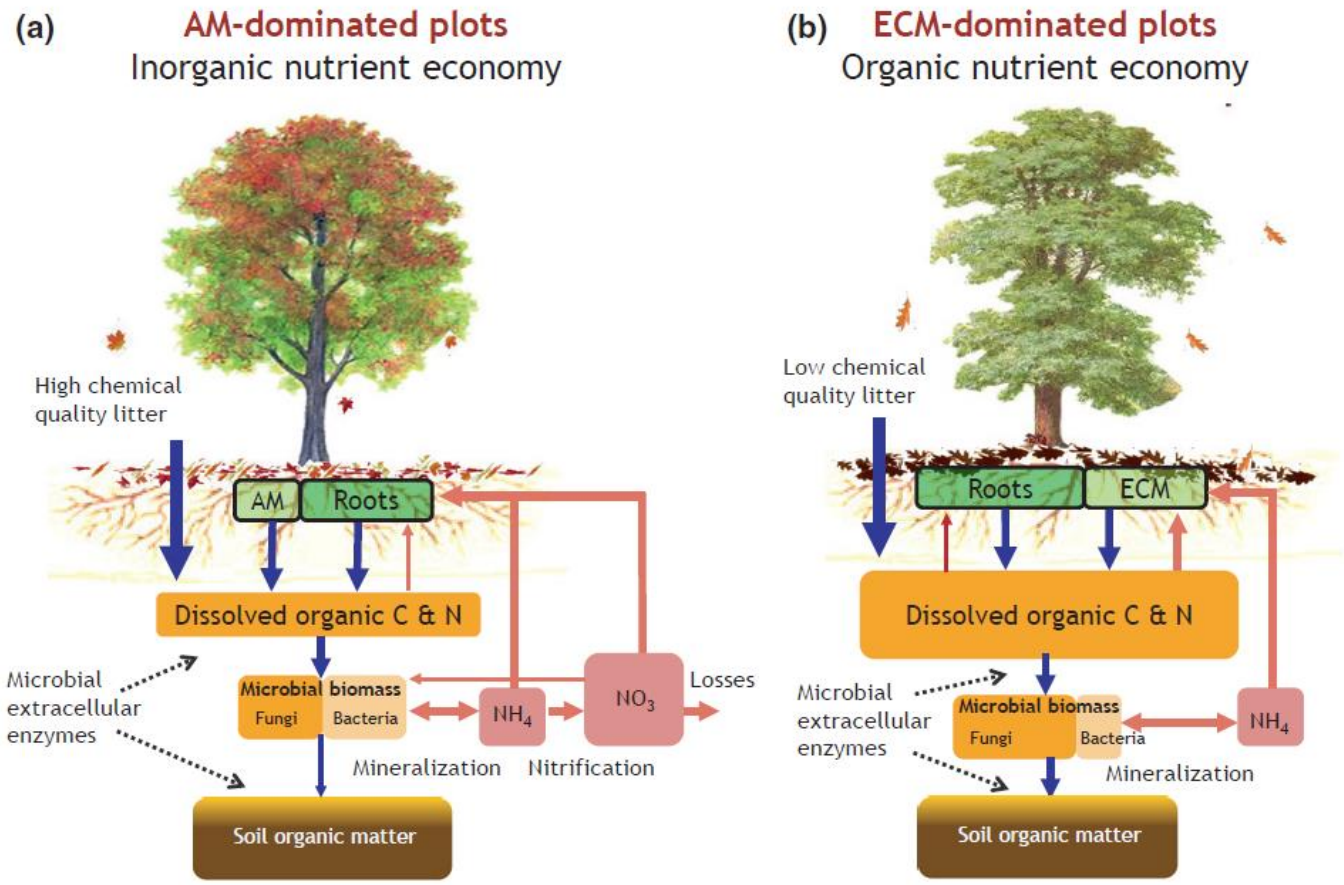



**Figure 51 - Modèle conceptuel des économies en nutriments dans les forêts dominées par des mycorhizes arbusculaires (AM) et ectomycorhiziennes (ECM).** Schéma conceptuel du cadre Mycorrhizal-Associated Nutrient Economy (MANE) appliqué aux forêts tempérées. Dans les peuplements dominés par les mycorhizes arbusculaires (**a**), une économie basée sur les nutriments inorganiques est attendue en raison d'une litière de haute qualité, d'une décomposition rapide et de taux élevés de minéralisation du carbone et de l'azote. À l'inverse, dans les peuplements dominés par les ectomycorhizes (**b**), une économie fondée sur les nutriments organiques est associée à des litières de faible qualité, à une décomposition plus lente et à des pertes réduites de nutriments inorganiques. La taille relative des boîtes et des flèches représente l'importance relative des compartiments et des flux. Les flèches bleues correspondent aux flux de carbone et les flèches rouges aux flux d'azote. Figure tirée de Phillips et al. (2013) - *New Phytologist.*

mais aussi perdus par **lessivage**. À l'inverse, les forêts dominées par des espèces **ECM** sont souvent associées à des litières de plus **faible qualité chimique**, riches en **composés récalcitrants** et présentant des rapports **C:N élevés**. La décomposition y est plus **lente** et une part importante des nutriments reste **immobilisée** dans la MO du sol et dans la biomasse microbienne. Les **champignons ectomycorhiziens** jouent ainsi un rôle central en permettant aux plantes d'accéder directement à des **formes organiques d'azote**, réduisant la dépendance aux processus classiques de minéralisation. Cette organisation favorise des cycles de nutriments plus **conservatifs**, une rétention accrue des éléments et une accumulation plus importante de la MO dans les horizons superficiels.

La **Figure 51** illustre ces différences de fonctionnement en mettant en évidence l'organisation contrastée des flux de carbone et d'azote entre systèmes AM et ECM. Dans les systèmes AM, les flux sont dominés par la **minéralisation et la nitrification**, traduisant une circulation rapide des nutriments sous forme minérale. Dans les systèmes ECM, une plus grande part des flux transite par la **biomasse microbienne** et les **symbioses fongiques**, ce qui **ralentit** le **recyclage** et favorise la **conservation des nutriments** dans le sol. Ces différences d'organisation des **cycles nutritifs** ont des **conséquences directes** sur la dynamique de décomposition et sur le stockage du carbone : les systèmes à décomposition rapide recyclent rapidement la MO alors que les systèmes plus conservatifs tendent à favoriser l'accumulation de carbone à plus long terme. Ainsi, si le cadre **MANE** met en lumière le rôle structurant des **types mycorhiziens** dans l'organisation des **économies nutritives forestières**, il soulève également une autre question centrale : dans quelle mesure les différences observées entre forêts dominées par espèces **AM et ECM** reflètent-elles une **capacité intrinsèque des sols à transformer la MO**, ou résultent-elles principalement de la **qualité contrastée des litières produites** par la végétation dominante ? Autrement dit, les contrastes de décomposition attribués aux types mycorhiziens traduisent-ils un effet direct de **l'environnement de décomposition**, ou un **effet indirect médié** par **les traits des plantes** ? Dissocier ces deux mécanismes, c-a-d l'**effet du substrat** *versus* l'**effet du site**, constitue une étape essentielle pour comprendre le rôle réel des stratégies mycorhiziennes dans la dynamique du carbone et des nutriments. Cette distinction permet de dépasser une lecture strictement 'végétation-centrée' du fonctionnement des sols pour interroger la capacité propre des environnements édaphiques à réguler la décomposition indépendamment des apports organiques locaux.

### 2.4.2 Décomposition forestière : rôle respectif des litières et de l'environnement du sol

Pour dissocier ces deux mécanismes dans le cadre des travaux de post-docs de Audrey Bourdin, nous avons utilisé une approche expérimentale reposant sur l'incubation de **substrats standardisés** (cellulose et bois), identiques entre 9 sites à l'échelle européenne, permettant ainsi de **neutraliser les différences de qualité des résidus végétaux** habituellement observées entre peuplements forestiers AM et EM. Cette approche, largement utilisée dans les **réseaux de comparaison internationaux,** permet de séparer les effets des substrats et des sites, avec l'objectif de mesurer la capacité intrinsèque de **l'environnement local** de décomposition à transformer la MO (Bradford et al., 2016 ; Joly et al., 2017). Intégrée au réseau **TreeDivNet**, l'étude compare ainsi la décomposition de ces substrats standardisés le long de gradients de composition forestière incluant des peuplements dominés par espèces AM, ECM à des mélanges d'espèces.

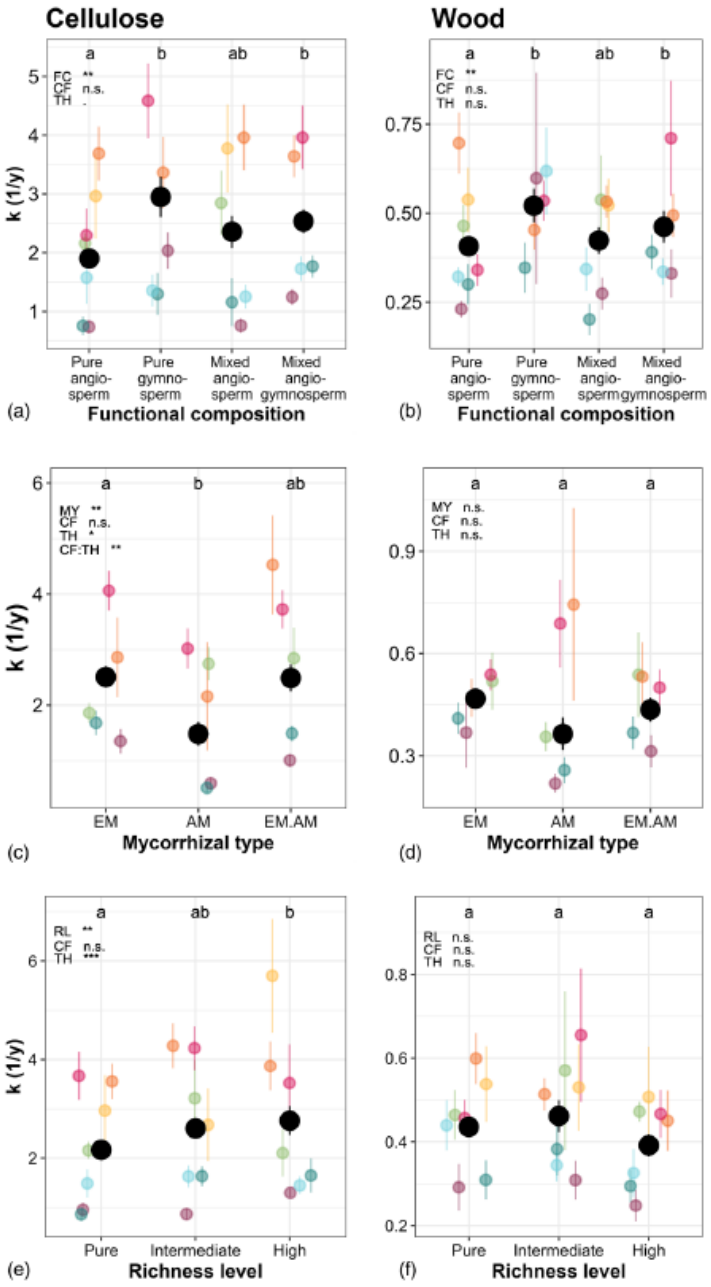



**Figure 52 - Effets de la composition fonctionnelle, du type mycorhizien et de la richesse en espèces sur les constantes de décomposition de la cellulose et du bois.** Effets de la composition fonctionnelle des peuplements (**a, b**), du type mycorhizien dominant (**c, d**) et du niveau de richesse spécifique (**e, f**) sur la constante de décomposition (*k*) de substrats standardisés, cellulose (colonne de gauche) et bois (colonne de droite). Les types mycorhiziens correspondent aux peuplements dominés par des espèces ectomycorhiziennes (EM), arbusculaires (AM) ou mixtes (EM-AM). Le niveau de richesse représente des peuplements purs (monospécifiques), intermédiaires (mélanges de 2-3 espèces) ou élevés (mélanges de 4-6 espèces). Contrairement aux attentes issues de la littérature, la décomposition des substrats standardisés n'est pas systématiquement plus rapide dans les peuplements dominés par des espèces AM ou par des angiospermes. Ces résultats suggèrent que les différences généralement observées entre types forestiers sont liées à la qualité du substrat mais ne reflètent pas des effets des conditions locales de décomposition. Figure tirée de Bourdin et al. (2025) - *Journal of Ecology*.

Les résultats ont montré que les différences de décomposition observées entre types de forêts sont souvent beaucoup **plus faibles** que celles suggérées par les comparaisons basées sur les **litières locales** (Bourdin et al., 2025). De manière notable, certains peuplements dominés par des **espèces ECM** présentent même des capacités de décomposition comparables, voire **supérieures**, à celles observées dans des peuplements dominés par des espèces AM lorsque la qualité des substrats est contrôlée (**Figure 52**). Cela va à l'encontre de la théorie MANE et indique que les différences de fonctionnement traditionnellement attribuées aux types mycorhiziens dominants résultent en grande partie des caractéristiques des **litières produites par les espèces végétales dominantes**, mais ne proviennent pas de propriétés intrinsèques des sols ou des communautés microbiennes associées, rejoignant ainsi les conclusions de plusieurs synthèses soulignant l'importance des **traits végétaux** dans la **régulation des cycles biogéochimiques** (Cornwell et al., 2008 ; Freschet et al., 2012 ; Bardgett & Wardle, 2010). En d'autres termes, les différences d'**économie nutritive** observées entre forêts seraient largement médiées par les traits des plantes plutôt que par une modification directe de la capacité des sols à décomposer la MO.

L'étude montre également que les effets des **types mycorhiziens** sur la décomposition **varient fortement** selon les **conditions climatiques** et **édaphiques locales**, suggérant que les interactions entre végétation, sol et climat modulent conjointement les trajectoires de transformation de la MO, un résultat cohérent avec les travaux montrant que climat, disponibilité en nutriments et communautés microbiennes interagissent fortement dans le contrôle de la décomposition à grande échelle spatiale (Bradford et al., 2014 ; Wieder et al., 2015). Ainsi, plutôt qu'une opposition simple entre systèmes **AM à décomposition rapide** et systèmes **ECM à décomposition lente**, nos résultats révèlent une **mosaïque de réponses** dépendant des conditions environnementales locales et des traits des communautés végétales présentes, rejoignant les conclusions récentes indiquant que la relation entre type mycorhizien et dynamique du carbone dépend fortement des **contextes environnementaux** étudiés (Averill et al., 2014 ; Craig et al., 2018). Ces travaux conduisent ainsi à **nuancer l'interprétation classique du cadre MANE** : si les types mycorhiziens constituent un bon indicateur des stratégies dominantes d'acquisition des nutriments par la végétation, ils ne déterminent pas à eux seuls la capacité intrinsèque des sols à décomposer la MO. Les rétroactions entre **qualité des litières**, **communautés microbiennes**, **microclimat** et **propriétés du sol** apparaissent ainsi déterminantes dans la structuration de l'**environnement local** de **décomposition** (Joly et al., 2017), comme également observé dans des analyses expérimentales visant à dissocier effets de substrat et effets de site (Keiser et al., 2014 ; Veen et al., 2015).

### 2.4.3 Contrôle environnemental de la décomposition : qualité des substrats et position dans le sol

Si les résultats précédents montrent que les différences de décomposition entre types de forêts ne reflètent pas uniquement les **propriétés intrinsèques des sols**, ils soulèvent également la question de savoir dans quelle mesure la capacité de décomposition d'un site dépend des **caractéristiques du substrat considéré** et de la **position** à laquelle celui-ci est décomposé dans le sol. En effet, la réponse de l'environnement local de décomposition peut en effet varier fortement selon la qualité chimique des résidus étudiés, mais aussi selon que la MO se décompose **en surface** ou dans les **horizons du sol plus profonds**.

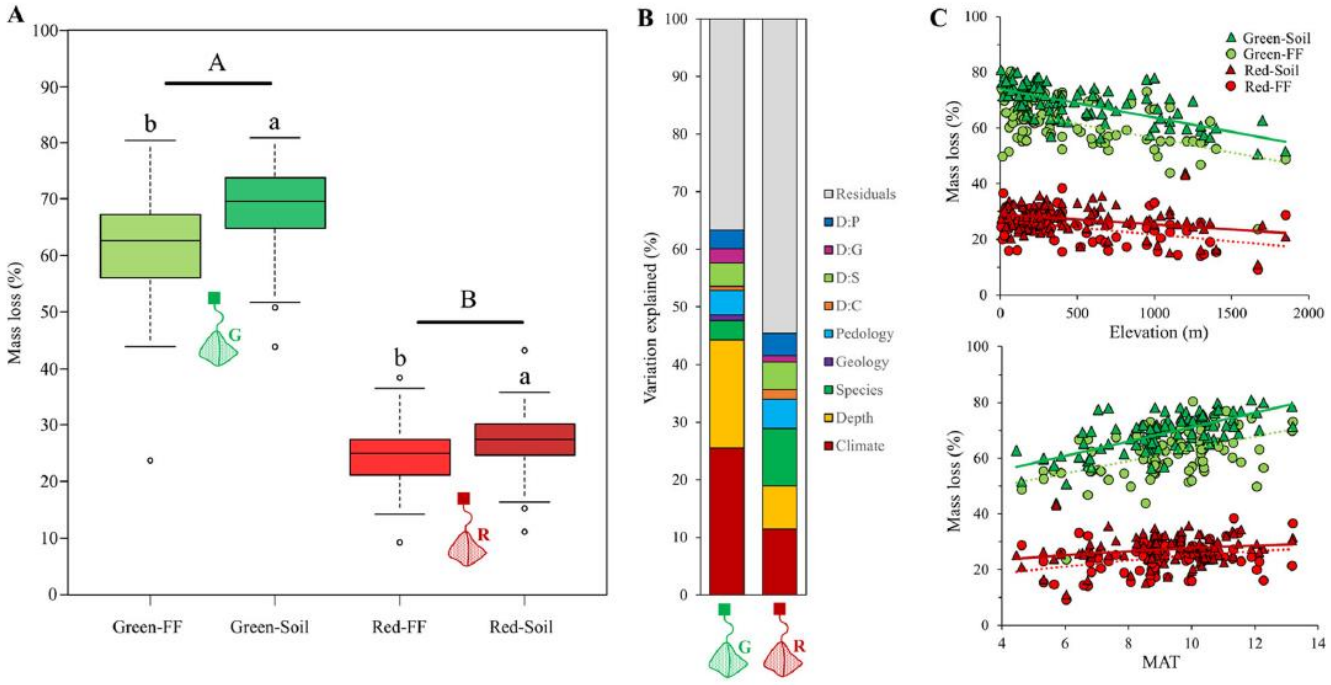



**Figure 53 - Influence du type de substrat, de la position dans le sol et des conditions environnementales sur la décomposition.** (**a**) La perte de masse des substrats standardisés montre que le thé vert, plus labile, se décompose significativement plus rapidement que le thé rouge, plus récalcitrant. Pour les deux substrats, la décomposition est plus élevée lorsque les sachets sont enfouis dans le sol que lorsqu'ils sont placés à la surface de la litière forestière. (**b**) La répartition de la variance explique que plusieurs facteurs contribuent à la décomposition, notamment la position du substrat (surface vs sol), le climat, les propriétés édaphiques et l'identité des espèces forestières. Leur importance relative diffère toutefois selon le type de substrat. (**c**) Les relations avec l'altitude et la température moyenne annuelle montrent que la décomposition varie le long des gradients environnementaux. Les tendances diffèrent selon le type de substrat et sa position, indiquant une sensibilité variable aux conditions climatiques locales. Ces résultats montrent que la décomposition dépend à la fois de la qualité du substrat et de l'environnement local de décomposition. Les facteurs climatiques contrôlent davantage la variabilité lorsque les substrats sont placés en surface, alors que l'environnement édaphique devient plus important pour les substrats enfouis. Par ailleurs, la variabilité entre sites est plus forte pour le thé rouge, indiquant que la décomposition des substrats récalcitrants est davantage contrainte par les conditions locales que celle des substrats labiles. Ensemble, ces résultats soulignent que la capacité de décomposition d'un site résulte de l'interaction entre qualité des ressources et contexte environnemental. Figure tirée de Fanin et al. (2020) - *Ecosystems*.

Dans ce contexte, Fanin et al. (2020) ont analysé les facteurs contrôlant la décomposition de substrats standardisés dans un large réseau d'une **centaine de forêts françaises** en utilisant le réseau **RENECOFOR**, couvrant une grande diversité de conditions climatiques, édaphiques et de compositions forestières. L'utilisation conjointe de substrats contrastés, c-a-d thé vert, facilement dégradable, et thé rouge, plus récalcitrant, a permis de comparer la réponse de la décomposition pour des ressources de qualités différentes, tandis que l'incubation des substrats à la **surface du sol** ou **enfouis dans le sol** permettait de dissocier l'influence du **microclimat de surface** et celle de l'**environnement édaphique**.

Les analyses présentées dans cette étude montrent que les gradients environnementaux structurent fortement la variabilité de décomposition observée entre sites. Comme illustré par la **Figure 53**, les sites se distribuent principalement selon des gradients climatiques et édaphiques, tandis que les traits des espèces dominantes et les propriétés des sols contribuent conjointement à structurer la capacité locale de décomposition. La perte de masse des substrats varie ainsi le long de gradients de **température**, de **disponibilité en eau** et de **fertilité des sols**, montrant que la capacité de décomposition dépend fortement des conditions **environnementales locales**. L'étude met également en évidence un rôle majeur de la position du substrat dans le sol. La **décomposition** est généralement plus **rapide** lorsque les **substrats sont enfouis dans le sol** que **lorsqu'ils sont placés en surface**, en raison de conditions d'humidité plus stables et d'un contact plus étroit avec les communautés microbiennes et la matrice du sol. Toutefois, les facteurs contrôlant la décomposition diffèrent entre surface et profondeur. En surface, la variabilité de décomposition est principalement contrôlée par des **facteurs climatiques**, notamment la disponibilité en eau et la température, qui modulent fortement les périodes d'activité microbienne. À l'inverse, lorsque les substrats sont enfouis, les **propriétés des sols**, telles que la disponibilité en nutriments et la composition des horizons organiques, jouent un rôle plus important dans le contrôle de la décomposition. Par ailleurs, la sensibilité de la décomposition aux conditions environnementales varie selon la qualité du substrat. Les **substrats** facilement **dégradables** montrent une réponse relativement **homogène** entre sites, alors que la décomposition des **substrats** plus **récalcitrants** présente des **variations** beaucoup plus **importantes** selon les conditions locales. Ces résultats indiquent que l'influence de l'environnement local de décomposition devient plus forte lorsque les contraintes liées à la qualité des ressources augmentent, rejoignant les travaux montrant que les phases tardives de décomposition dépendent fortement de l'accès **aux nutriments** et des **capacités enzymatiques** des communautés microbiennes (Manzoni et al., 2010 ; Sinsabaugh et al., 2013).

Ainsi, la capacité de décomposition d'un site ne peut être interprétée indépendamment à la fois de la **qualité des substrats** étudiés et de leur **position dans le profil du sol**. Les différences observées entre habitats résultent de l'interaction entre traits des litières, propriétés édaphiques, conditions microclimatiques et organisation des communautés microbiennes, plutôt que d'un contrôle unique exercé par l'un de ces facteurs uniquement. Ces résultats complètent ceux présentés précédemment en montrant que, si la qualité des litières explique une part importante des différences de décomposition entre écosystèmes, **l'environnement local de décomposition module néanmoins fortement la transformation des substrats**, en particulier lorsque ceux-ci sont pauvres en nutriments ou lorsque la décomposition se déroule dans des contextes édaphiques contrastés.

## 2.5 Synthèse de l'Axe 2 - L'habitat comme filtre et modulateur du fonctionnement microbien des sols

Les sections précédentes ont montré que le **fonctionnement microbien des sols** ne dépend pas uniquement de la **qualité des ressources organiques** disponibles, mais qu'il est également fortement contraint par **les caractéristiques** de l'**habitat** dans lequel ces ressources sont transformées. Les **propriétés édaphiques**, **l'usage des terres**, la **disponibilité en nutriments**, l'**histoire environnementale** et la **position** le long du **profil de sol** modulent conjointement la **structure** et le **fonctionnement des communautés microbiennes**, influençant ainsi les trajectoires de décomposition et le recyclage des nutriments.

Un enseignement majeur de cet axe est que l'habitat agit simultanément comme un **filtre écologique**, sélectionnant des **communautés microbiennes différentes** selon les **contraintes environnementales** locales, et comme un **modulateur fonctionnel**, influençant la manière dont ces communautés **exploitent les ressources** organiques disponibles. Ainsi, la **transformation de substrats** identiques peut **varier fortement** selon le **contexte édaphique** et **microclimatique** dans lequel ils sont décomposés. Toutefois, ces travaux montrent également que les relations entre **composition des communautés** et **fonctionnement des sols** restent complexes. Des **changements** importants de **composition microbienne** ne se traduisent pas systématiquement par des **modifications proportionnelles** des **processus biogéochimiques**, en raison de la **plasticité fonctionnelle** des microorganismes et d'une **certaine redondance fonctionnelle** au sein des microorganismes du sol. À l'inverse, des modifications apparemment modestes de structure peuvent, à long terme, conduire à des trajectoires contrastées de transformation et de stabilisation de la MO lorsqu'elles concernent des **groupes fonctionnels clés** ou des **fonctions spécialisées**, ou encore lorsque les contraintes environnementales amplifient progressivement ces différences au cours du temps. Cette synthèse vise ainsi à intégrer les principaux enseignements issus de cet axe afin de proposer un **cadre conceptuel** reliant propriétés des **habitats**, **organisation des communautés** microbiennes et **fonctionnement biogéochimique des sols**, avant d'ouvrir vers les axes suivants consacrés aux interactions biotiques et aux réponses des sols aux changements environnementaux.

### 2.5.1 L'habitat comme filtre environnemental structurant les communautés

À large échelle, les différences entre biomes terrestres illustrent le rôle majeur joué conjointement par le climat et les propriétés des sols comme filtres environnementaux du fonctionnement microbien. Les sols boréaux, tempérés, tropicaux ou arides présentent en effet des contrastes marqués de **pH**, de **minéralogie** et de **conditions hydriques**, qui se traduisent par des communautés microbiennes et des dynamiques de décomposition très différentes. Les sols des biomes **boréaux** et des **forêts tempérées acides**, souvent riches en MO mais pauvres en nutriments disponibles, sont généralement associés à une **dominance fongique** et à des vitesses de **décomposition plus lentes** favorisant l'accumulation de **carbone organique**, tandis que les **sols tropicaux**, caractérisés par des **températures élevées** et une **forte activité biologique**, présentent des cycles de nutriments plus rapides et une **minéralisation accrue** de la MO (Chapin et al., 2011 ; Crowther et al., 2015). Les sols des régions arides et semi-arides, quant à eux, sont fortement contraints par la **disponibilité**

**en eau**, ce qui limite l'**activité microbienne** et conduit à des **dynamiques** '**pulsées**' de décomposition lors des épisodes d'humectation (Austin et al., 2004 ; Schimel et al., 2007). À des échelles plus locales, les sols représentent des environnements **fortement hétérogènes** où les **propriétés physiques** et **chimiques** continuent d'agir comme des filtres environnementaux structurants pour les communautés microbiennes. La disponibilité en MO et la fertilité influencent notamment la composition et l'activité microbienne en modulant l'**accessibilité des ressources** et les **contraintes métaboliques** imposées aux microorganismes. Si le pH demeure un déterminant majeur de la **composition bactérienne** des sols, la disponibilité en carbone organique, la structure du sol et l'humidité contrôlent davantage l'activité microbienne et les processus de décomposition (Fierer & Jackson, 2006 ; Lauber et al., 2009 ; Rousk et al., 2010 ; Schimel & Schaeffer, 2012). Les **communautés fongiques**, généralement moins sensibles aux variations de pH que les bactéries, répondent néanmoins fortement aux gradients de ressources et aux caractéristiques structurales des sols, influençant directement les capacités de dégradation des composés complexes (Tedersoo et al., 2014 ; Treseder & Lennon, 2015). Ces filtres environnementaux agissent non seulement sur la composition taxonomique des communautés, mais aussi sur la **distribution** des **stratégies fonctionnelles microbiennes**. Les environnements riches en ressources facilement accessibles tendent à favoriser des microorganismes copiotrophes à croissance rapide, tandis que les milieux plus pauvres ou plus contraints sélectionnent davantage des organismes oligotrophes capables de maintenir leur activité dans des conditions de faible disponibilité énergétique (Fierer et al., 2007 ; Roller & Schmidt, 2015). Cette **sélection fonctionnelle** influence directement la vitesse de transformation de la MO ainsi que la capacité des sols à stabiliser le carbone. Enfin, l'hétérogénéité spatiale du sol à l'échelle microscopique, liée notamment à l'organisation des agrégats et à la distribution de l'eau et des nutriments, crée une **mosaïque de microhabitats** où coexistent différentes stratégies microbiennes, renforçant la complexité du filtrage environnemental de l'habitat et des sols (Young & Crawford, 2004 ; Vos et al., 2013 ; Lehmann et al., 2020).

En plus **des propriétés édaphiques variables** entre types d'habitat, les changements d'**usage des terres** illustrent clairement ce rôle de filtre environnemental. La **conversion d'écosystèmes** forestiers ou prairiaux en systèmes agricoles s'accompagne fréquemment d'une **diminution des stocks de MO** et d'une augmentation des perturbations mécaniques, conduisant à une **restructuration durable des communautés microbiennes** (Lauber et al., 2008 ; Hartmann et al., 2015 ; Malik et al., 2016). Les sols agricoles tendent ainsi à sélectionner des microorganismes à croissance rapide capables d'exploiter des ressources carbonées labiles, alors que les sols forestiers favorisent des communautés davantage impliquées dans la dégradation de substrats complexes et dans des cycles plus conservatifs des nutriments (Fontaine et al., 2007 ; Treseder et al., 2012). Ces contrastes s'accompagnent souvent de différences dans **l'efficacité d'utilisation du carbone** et dans les taux de **respiration microbienne**, susceptibles d'influencer directement le stockage du carbone dans les sols (Allison et al., 2010 ; Fanin & Bertrand, 2016). À l'inverse, la restauration ou l'abandon de terres cultivées peut conduire à une **reconstitution progressive des stocks de MO** et à une **réorganisation des communautés microbiennes** associée à des dynamiques de décomposition plus lentes (Knops & Tilman, 2000 ; Allison et al., 2010). Toutefois, ces transitions restent souvent lentes, en raison de l'**inertie des propriétés édaphiques** et de l'**héritage écologique des usages passés**, suggérant que les filtres environnementaux agissent sur des échelles de temps relativement longues.

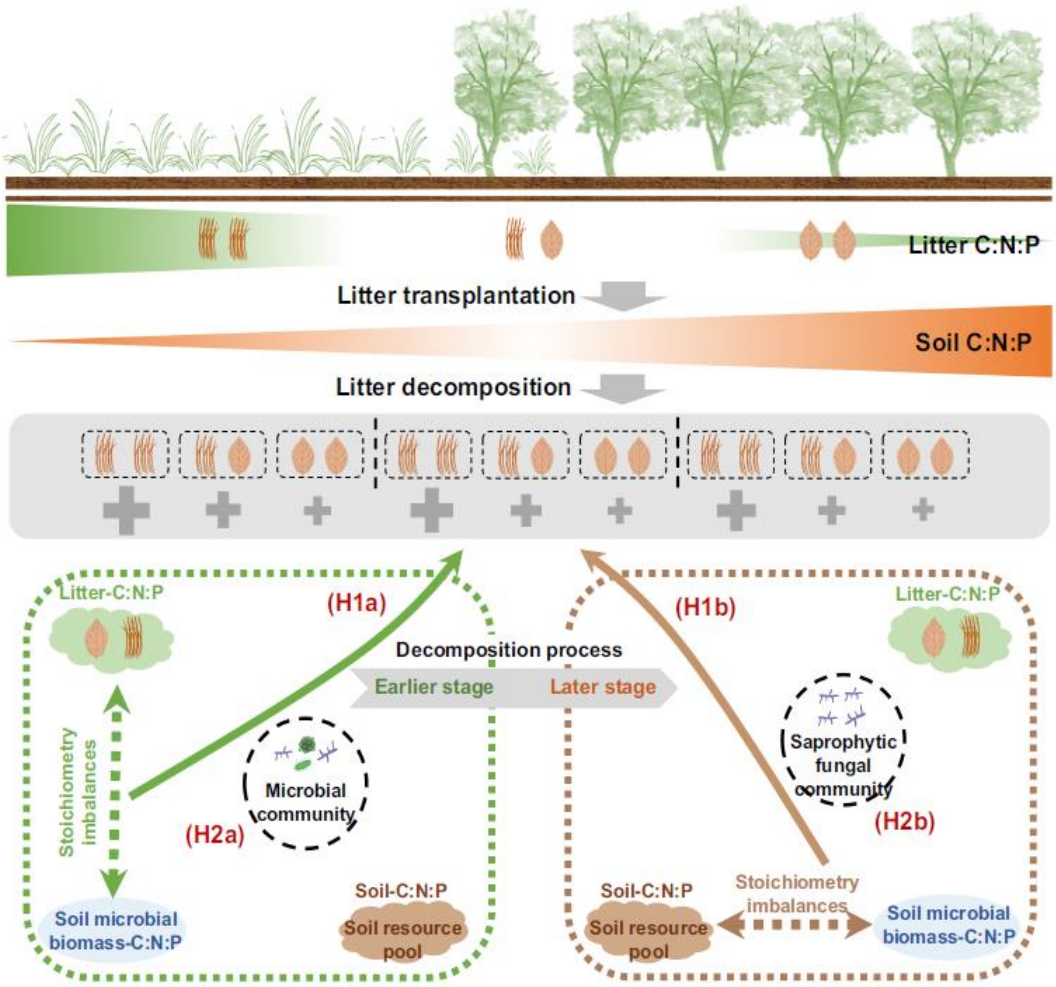



**Figure 54 - Déséquilibres stœchiométriques entre les microorganismes et leurs ressources.** Schéma conceptuel illustrant l'approche expérimentale et les mécanismes hypothétiques expliquant la dynamique temporelle des déséquilibres stœchiométriques entre microorganismes, litière et sol au cours de la décomposition. La transplantation de litières présentant des ratios C:N:P contrastés le long d'un gradient de stœchiométrie du sol (depuis des écosystèmes de steppes vers des écosystèmes forestiers et *vis-versa*) a permis d'évaluer l'effet des déséquilibres stœchiométriques entre microorganismes et ressources sur la dynamique de décomposition. Nous avons testé les hypothèses selon lesquelle les déséquilibres microbe-litière contrôlaient principalement les phases précoces du processus de décomposition ($H_{1a}$), tandis que les déséquilibres microbe-sol devenaient plus importants aux stades tardifs ($H_{1b}$). Nous avons également émis l'hypothèse que la communauté microbienne initiale déterminait le déséquilibre avec le substrat et jouait un rôle déterminant au début de la décomposition ($H_{2a}$), alors que la colonisation par les communautés de saprotrophes du sol, et notamment les champignons, dominaient aux stades plus avancés ($H_{2b}$). Figure tirée de Li et al. (2023) - *Functional Ecology*.

### 2.5.2 L'habitat comme régulateur du fonctionnement microbien

Au-delà de son rôle structurant sur la composition des communautés, l'**habitat** influence **directement** la manière dont les **ressources organiques** sont exploitées par les **microorganismes**. Des substrats identiques peuvent en effet présenter des vitesses de décomposition contrastées selon l'environnement dans lequel ils sont incubés, montrant que la transformation de la MO dépend autant des conditions locales que de la qualité intrinsèque des résidus (Keiser et al., 2014 ; Veen et al., 2015 ; Fanin et al., 2020). Les travaux présentés dans cet axe montrent notamment que même si la **qualité des litières** contrôle principalement les **phases initiales** de la décomposition, en particulier lorsque les fractions labiles dominent, **les propriétés du sol** et la disponibilité en nutriments **deviennent progressivement déterminantes** lorsque la décomposition avance et que les ressources facilement accessibles s'épuisent (Manzoni et al., 2010 ; Mooshammer et al., 2014). En particulier, nos travaux conduits le long d'un gradient steppe-forêt montrent que ce rôle de filtre environnemental ne se limite pas à une différenciation dans la structuration des communautés microbiennes, mais s'exprime aussi par une **réorganisation temporelle** du **fonctionnement microbien** au cours de la **décomposition** (Lin et al., 2023). Dans ce contexte, nous avons formulé plusieurs hypothèses à mesure que l'influence des besoins des communautés varie au cours du processus de décomposition (**Figure 54**). Notamment, nous posons l'hypothèse que, durant les **phases précoces** de la **décomposition**, la **qualité chimique de la litière** et les **déséquilibres stœchiométriques** entre la **biomasse microbienne** et le **substrat** constituent les principaux déterminants de la décomposition. À ce stade, l'abondance de composés carbonés labiles favorise une exploitation rapide des ressources et une forte dépendance au substrat initial (Berg & McClaugherty, 2013 ; Manzoni et al., 2010). Ainsi, la **structure des communautés microbiennes**, qui dépend elle-même de l'**habitat**, est probablement un moteur essentiel de cette phase initiale de décomposition, en conditionnant la **capacité** des décomposeurs à **exploiter les ressources disponibles** et à **ajuster leur allocation enzymatique** face aux déséquilibres nutritifs. À mesure que la décomposition progresse, nous faisons l'hypothèse que l'épuisement des fractions facilement assimilables entraîne un changement de contrôle écologique, notamment dans les écosystèmes pauvres en nutriments (**Figure 54**). Nous formulons l'idée que les **déséquilibres stœchiométriques** entre **microorganismes** et ressources édaphiques deviennent progressivement plus **déterminants**, traduisant un passage d'un contrôle dominé par la **litière** vers un contrôle croissant exercé par le **sol**. Basé sur nos observations, cette transition s'accompagne souvent d'une **réorganisation fonctionnelle** des **communautés microbiennes**, marquée notamment par une augmentation du rôle des **communautés saprotrophes fongiques**, capables de dégrader des composés plus complexes grâce à la production d'enzymes extracellulaires spécialisées. Ainsi, nos résultats entre steppe et forêt suggèrent que la décomposition suit une trajectoire dynamique dans laquelle les **contraintes stœchiométriques** et les **stratégies microbiennes** évoluent conjointement au cours du temps. Cette lecture temporelle, soutenue par les approches stœchiométriques récentes (Li et al., 2023 ; Mooshammer et al., 2014 ; Sinsabaugh et al., 2013), souligne que l'**habitat** n'agit pas uniquement comme un filtre **structurant les communautés**, mais aussi comme un **cadre dynamique** orientant **l'évolution des mécanismes** de décomposition au cours du temps.

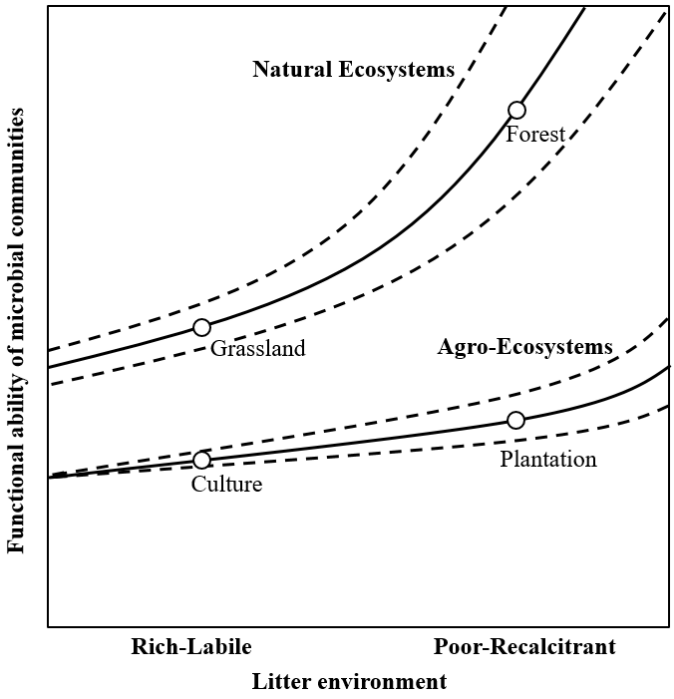



**Figure 55 - Schéma conceptuel de la capacité fonctionnelle des communautés microbiennes le long d'un gradient de qualité de la litière.** Représentation conceptuelle de la variation de la capacité fonctionnelle des commaunutés en fonction de la qualité de litière, allant de substrats riches et labiles à pauvres et récalcitrants. Les courbes suggèrent que, dans les écosystèmes naturels, la capacité fonctionnelle des communautés augmente fortement lorsque la qualité des substrats diminue, reflétant une adaptation à la dégradation de ressources plus complexes. À l'inverse, dans les agro-écosystèmes, cette augmentation est plus limitée, traduisant une capacité fonctionnelle globalement plus faible et une moindre spécialisation face aux substrats récalcitrants. Les points indiquent des exemples typiques de contextes écologiques (culture, plantation, prairie, forêt), tandis que les lignes pointillées illustrent la variabilité potentielle autour des trajectoires principales. Figure inspirée de Fanin et al. (2016) - *Ecology* et proposé spécifiquement comme hypothèse de travail pour l'HDR.

### 2.5.3 Adaptation locale et plasticité fonctionnelle des communautés microbiennes

Cet axe a également mis en évidence que les communautés microbiennes peuvent ajuster leur fonctionnement face aux **variations de ressources**, tout en développant, dans certains contextes, des formes d'**adaptation locale** aux **substrats dominants**. Toutefois, l'existence d'une adaptation locale durable reste difficile à démontrer, car des mécanismes différents peuvent conduire à des réponses fonctionnelles similaires.

Une difficulté majeure concerne la distinction entre **plasticité fonctionnelle** et **adaptation locale durable**. Les microorganismes présentent une capacité remarquable à **ajuster rapidement leur activité métabolique** en réponse aux variations de ressources, d'humidité ou de disponibilité en nutriments. Des **modifications importantes d'activité enzymatique ou de respiration** peuvent ainsi apparaître en quelques jours ou semaines, **sans qu'il y ait nécessairement de changement durable dans la composition des communautés** (Allison & Martiny, 2008 ; Schimel & Schaeffer, 2012). Cette plasticité peut conduire à interpréter comme une adaptation locale ce qui correspond en réalité à une **réponse physiologique transitoire**. Ainsi, une communauté peut exploiter efficacement un nouveau substrat simplement parce que certaines populations déjà présentes possèdent les capacités métaboliques nécessaires, sans qu'il y ait **sélection progressive** de **communautés spécialisées**. À l'inverse, une véritable adaptation locale supposerait une modification durable de la **structure à l'échelle de la communauté** ou **de l'abondance relative de groupes spécialisés**, ce qui nécessite souvent des temps plus longs, ou des approches comparatives inter-écosystèmes ou le long de gradients de végétation (Strickland et al., 2009 ; Bradford et al., 2014 ; Fanin et al., 2016).

De plus, l'adaptation locale des communautés est souvent interprétée de manière relative entre écosystèmes, la qualité de la litière étant encore trop fréquemment considérée comme le principal facteur explicatif. Cette approche tend cependant à **sous-estimer le rôle de l'habitat** comme **facteur interactif** capable de moduler à la fois **l'intensité de l'adaptation locale** et **les capacités fonctionnelles** des communautés microbiennes. Dans le cadre de cet HDR, je propose ainsi un cadre conceptuel reliant qualité des litières, type d'écosystème et stratégies fonctionnelles des communautés microbiennes, qui pourrait être testé dans le cadre d'un futur projet ANR ou européen (**Figure 55**). Le long d'un gradient allant de substrats riches et labiles vers des ressources plus pauvres et récalcitrantes, les communautés des **écosystèmes naturels** auraient une **amplitude fonctionnelle** plus élevée, favorisant une capacité de décomposition polyvalente. À l'inverse, dans des systèmes **plus homogènes** ou plus **fréquemment perturbés** comme certains **agroécosystèmes**, la récurrence des perturbations pourrait limiter la spécialisation et favoriser des communautés plus **généralistes** mais moins adaptées localement. Ainsi, la relation entre largeur fonctionnelle et adaptation locale reflèterait un compromis entre **polyvalence métabolique** et **spécialisation**, compromis lui-même modulé par le **contexte écologique**, la qualité des ressources et l'intensité des perturbations. Cette hypothèse reste toutefois à tester empiriquement. Elle suppose notamment de combiner des **approches expérimentales** contrôlant simultanément la **qualité des substrats** et les **conditions environnementales**, tout en caractérisant finement la structure et les traits fonctionnels des communautés microbiennes. Tester ce cadre permettrait de mieux comprendre dans quelles conditions l'**habitat renforce ou atténue l'adaptation locale**, et ainsi d'anticiper les trajectoires de fonctionnement des sols face aux changements d'usage des sols.

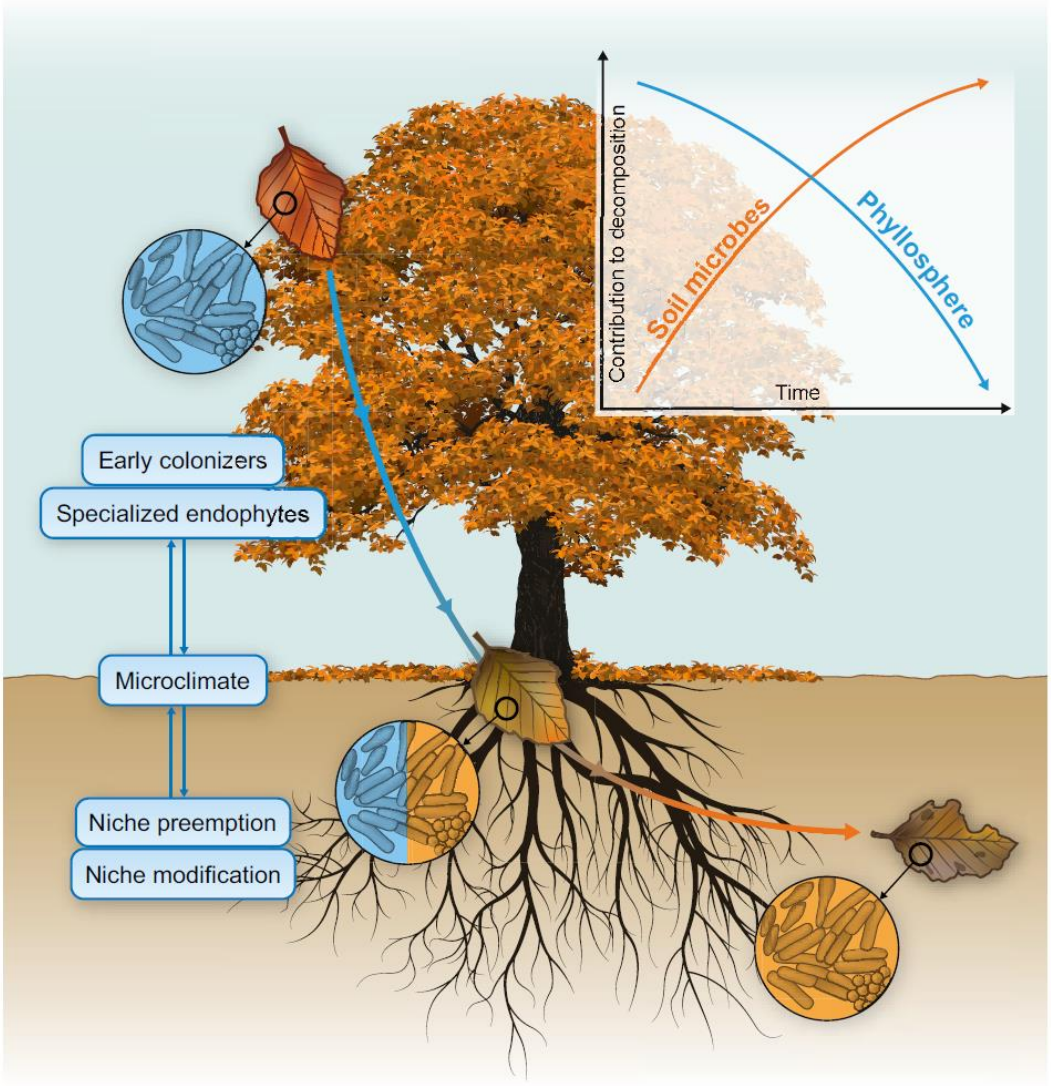



**Figure 56 - Schéma conceptuel illustrant les effets respectifs des communautés de la phyllosphère et des communautés du sol au cours de la décomposition de la litière.** À la mort des feuilles, les communautés de la phyllosphère contribuent à la dégradation de la litière foliaire et peuvent générer un 'avantage du site d'origine' (home-field advantage, HFA), *via* des colonisateurs précoces à croissance rapide ou des endophytes spécialisés. Les organismes de la phyllosphère peuvent soit empêcher la colonisation par les microorganismes du sol en occupant l'espace disponible (préemption de niche), soit faciliter l'arrivée d'espèces spécifiques par un conditionnement préalable des tissus foliaires (modification de niche). Le rôle des organismes de la phyllosphère et les effets de priorité peuvent également être influencés par le microclimat à l'échelle locale : les variations de température, d'humidité ou de rayonnement lumineux peuvent modifier l'abondance et la capacité de colonisation des organismes de la phyllosphère et du sol sur la litière. Au fur et à mesure que la décomposition progresse, l'influence des communautés de la phyllosphère sur les effets de type HFA diminue, tandis que les communautés du sol deviennent progressivement dominantes. Figure tirée de Fanin et al. (2021) - *New Phytologist*.

### 2.5.4 La phyllosphère des feuilles doit être prise en compte pour comprendre l'adaptation locale des communautés à leur substrat

La compréhension du HFA a longtemps reposé sur l'idée que les communautés microbiennes du sol s'adaptent aux types de litières dominants de leur environnement. Mes travaux récents montrent toutefois que cette vision doit être élargie en intégrant le rôle des microorganismes associés aux feuilles avant leur chute. En effet, les communautés de la **phyllosphère** et les **endophytes** constituent un **héritage microbien** directement transféré au sol avec la litière, influençant précocement les trajectoires de décomposition. Les feuilles arrivent donc au sol déjà colonisées par des microorganismes capables d'initier la dégradation des tissus végétaux, modifiant la succession microbienne ultérieure et contribuant ainsi à l'expression du HFA (Fanin et al., 2021 ; Vorholt, 2012 ; Stone et al., 2018). La **Figure 56** illustre ce cadre conceptuel en montrant que les microorganismes foliaires jouent un rôle dominant au début de la décomposition, avant d'être progressivement remplacés par les communautés du sol. Deux mécanismes complémentaires peuvent expliquer cette influence. D'abord, une **préemption de niche**, où les microorganismes présents sur les feuilles colonisent rapidement la litière et **limitent l'installation** d'autres décomposeurs. Ensuite, une **modification de niche**, par laquelle ces premiers **colonisateurs** transforment le substrat et créent de nouvelles **conditions favorables** à la **colonisation secondaire** par les microorganismes édaphiques. Ces processus rejoignent les concepts **d'effets de priorité** et de **succession écologique microbienne**, reconnus comme déterminants dans la structuration des communautés de décomposeurs (Fukami, 2015 ; Peay et al., 2016). Le cadre proposé souligne également que la contribution relative des microorganismes foliaires et du sol **évolue au cours du temps**. Les **phases initiales** de décomposition sont fortement influencées par les **communautés héritées de la plante**, tandis que les **étapes ultérieures** sont dominées par **les microorganismes du sol** capables de dégrader les composés plus complexes. La décomposition apparaît ainsi comme un **continuum écologique** reliant compartiments **aériens et souterrains** plutôt qu'un processus strictement contrôlé par le sol. Un autre point central mis en avant concerne l'importance du **microclimat**. Les conditions locales de température, d'humidité ou d'exposition modulent la survie et l'activité des communautés de la phyllosphère après la chute des feuilles, influençant directement la **vitesse de colonisation** et la dynamique de décomposition. Ainsi, la **variabilité microclimatique** peut renforcer ou atténuer l'effet des microorganismes foliaires sur le HFA, en interaction avec la qualité intrinsèque des litières et la composition des communautés du sol (Austin et Vivanco, 2006 ; Bradford et al., 2016). Ces résultats conduisent à une vision renouvelée de l'adaptation locale des décomposeurs où les plantes influencent la décomposition non seulement *via* leurs traits chimiques et structuraux, mais aussi par le transfert direct de communautés microbiennes vers le sol. Cette perspective s'inscrit dans une approche plus intégrée du microbiome végétal, considérant la plante comme une **mosaïque d'habitats** connectés dont les effets persistent au-delà de la sénescence des tissus (Bulgarelli et al., 2013 ; Vandenkoornhuyse et al., 2015). Les perspectives ouvertes par ce cadre conceptuel sont importantes pour la biogéochimie des écosystèmes. **Intégrer la phyllosphère dans l'étude de la décomposition** permettrait d'améliorer la **prédiction des flux de carbone** en tenant compte des effets de colonisation précoce et des effets de priorité écologique. Les recherches futures devront combiner suivis temporels, expérimentations de transplantations croisées et approches moléculaires afin de mieux comprendre **comment les microbiomes aériens et souterrains interagissent** pour contrôler la transformation de la MO.

### 2.5.5 Vers une écologie prédictive du fonctionnement microbien des sols

La synthèse présentée dans cet axe montre que le fonctionnement microbien des sols résulte d'**interactions complexes** entre qualité des apports organiques, propriétés édaphiques, conditions microclimatiques et organisation des communautés microbiennes. Si ces travaux ont permis d'identifier plus clairement les mécanismes structurant la transformation de la MO, ils soulignent également les **limites** d'une approche encore largement **descriptive** des **communautés microbiennes** du sol. Le défi central consiste désormais à franchir une étape conceptuelle et méthodologique vers une **écologie prédictive** du fonctionnement microbien des sols, capable d'**anticiper** les conséquences des changements d'**habitat** sur le couplage entre cycles biogéochimiques.

Un premier enjeu majeur concerne l'**intégration explicite** des **dynamiques temporelles de décomposition**. Les travaux présentés montrent que le contrôle des processus évolue progressivement d'un contrôle dominé par **la qualité des apports végétaux** vers un contrôle dominé par les **contraintes édaphiques** et la **disponibilité en nutriments**. Or, la majorité des études repose encore sur des mesures ponctuelles, qui ne permettent pas toujours de capturer ces transitions fonctionnelles. Comprendre comment cette succession de contrôles varie selon les habitats, l'usage des terres et les contextes climatiques constitue une condition essentielle pour anticiper l'évolution des **stocks de carbone** et la **stabilisation de la MO** dans les sols. Un second défi consiste à mieux distinguer **réponses plastiques** à court terme et **réorganisations durables** des communautés microbiennes à long terme. Les microbiomes du sol présentent **une forte capacité d'ajustement** aux fluctuations environnementales, ce qui confère une robustesse apparente aux processus biogéochimiques. Toutefois, des changements d'habitats persistants peuvent progressivement **modifier la structure des communautés**, les **stratégies d'acquisition des ressources** et les **interactions microbiennes**, conduisant à des trajectoires divergentes de transformation de la MO. Identifier dans quelles conditions ces changements environnementaux entraînent de simples **ajustements fonctionnels** ou une **restructuration durable** constituent un enjeu clé pour prédire la réponse des sols aux changements globaux. Enfin, le développement d'une **écologie prédictive** nécessite de mieux articuler les processus opérant à différentes **échelles spatiales**, depuis les **microhabitats** où se déroulent les interactions microbiennes jusqu'aux **profils de sols**, voire à l'échelle des **parcelles** puis celle de l'**écosystème**. Je pense sincèrement que l'intégration conjointe des traits végétaux, des propriétés du sol, des communautés microbiennes et des contraintes microclimatiques dans un **cadre conceptuel commun**, représente une étape indispensable pour améliorer la représentation des **processus microbiens** dans les **modèles de fonctionnement des écosystèmes**.

En conclusion, l'objectif des travaux à venir n'est plus seulement de décrire comment l'habitat influence la structure des communautés microbiennes ou son activité, mais de **déterminer dans quelles conditions les changements d'habitat modifient durablement les trajectoires de transformation de la MO et le fonctionnement biogéochimique des sols**. Cette transition vers une approche prédictive constitue un enjeu central pour anticiper la réponse des sols aux changements globaux et pour **intégrer plus explicitement les microbiomes du sol dans la compréhension des processus biogéochimiques**, ouvrant naturellement vers les axes suivants consacrés aux interactions biotiques et aux réponses des sols aux perturbations environnementales.

## 2.6 Bibliographie de l'Axe 2


Allison, S. D. (2012). A trait-based approach for modelling microbial litter decomposition. *Ecology Letters*, *15*(9), 1058–1070. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01807.x

Allison, S. D., & Martiny, J. B. (2008). Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*, 11512–11519.

Allison, S. D., Wallenstein, M. D., & Bradford, M. A. (2010). Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nature Geoscience*, *3*(5), 336–340. https://doi.org/10.1038/ngeo846

Austin, A. T., & Vivanco, L. (2006). Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, *442*(7102), 555–558. https://doi.org/10.1038/nature05038

Austin, A. T., Yahdjian, L., Stark, J. M., Belnap, J., Porporato, A., Norton, U., Ravetta, D. A., & Schaeffer, S. M. (2004). Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, *141*(2), 221–235. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1519-1

Averill, C., Turner, B. L., & Finzi, A. C. (2014). Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*, *505*(7484), 543–545. https://doi.org/10.1038/nature12901

Ayres, E., Steltzer, H., Berg, S., & Wall, D. H. (2009). Soil biota accelerate decomposition in high-elevation forests by specializing in the breakdown of litter produced by the plant species above them. *Journal of Ecology*, *97*(5), 901–912. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01539.x

Bardgett, R. D., & Wardle, D. A. (2010). *Aboveground-Belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford University Press.

Berg, B., & McClaugherty, C. (2013). *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Springer Science & Business Media.

Bever, J. D., Dickie, I. A., Facelli, E., Facelli, J. M., Klironomos, J., Moora, M., Rillig, M. C., Stock, W. D., Tibbett, M., & Zobel, M. (2010). Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(8), 468–478. https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.05.004

Bever, J. D., Platt, T. G., & Morton, E. R. (2012). Microbial Population and Community Dynamics on Plant Roots and Their Feedbacks on Plant Communities. *Annual Review of Microbiology*, *66*(Volume 66, 2012), 265–283. https://doi.org/10.1146/annurev-micro-092611-150107

Bourdin, A., Augusto, L., Joly, F.-X., Bres, C., Chahine, T., Guillemot, J., Hajek, P., Jactel, H., Jensen, J., Mereu, S., Muys, B., Ponette, Q., Sandén, H., Parker, W. C., Paquette, A., Messier, C., Robin, A., Scherer-Lorenzen, M., Serrano-León, H., … Fanin, N. (2025). Context dependency of tree diversity effects on standardized substrates decomposition: Role of tree functional composition, mycorrhizal type and climatic conditions. *Journal of Ecology*, *113*(12), 3700–3716. https://doi.org/10.1111/1365-2745.70189

Bradford, M. A., Berg, B., Maynard, D. S., Wieder, W. R., & Wood, S. A. (2016). Future directions: Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology*, 229–238.

Bradford, M. A., Warren II, R. J., Baldrian, P., Crowther, T. W., Maynard, D. S., Oldfield, E. E., Wieder, W. R., Wood, S. A., & King, J. R. (2014). Climate fails to predict wood decomposition at regional scales. *Nature Climate Change*, *4*(7), 625–630. https://doi.org/10.1038/nclimate2251

Bulgarelli, D., Schlaeppi, K., Spaepen, S., Themaat, E. V. L. van, & Schulze-Lefert, P. (2013). Structure and Functions of the Bacterial Microbiota of Plants. *Annual Review of Plant Biology*, *64*(Volume 64, 2013), 807–838. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120106

Chapin, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9504-9

Clemmensen, K. E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R. D., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2013). Roots and Associated Fungi Drive Long-Term Carbon Sequestration in Boreal Forest. *Science*, *339*(6127), 1615–1618. https://doi.org/10.1126/science.1231923

Clemmensen, K. E., Finlay, R. D., Dahlberg, A., Stenlid, J., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2015). Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests. *New Phytologist*, *205*(4), 1525–1536. https://doi.org/10.1111/nph.13208

Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., Hobbie, S. E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H. M., Santiago, L. S., Wardle, D. A., Wright, I. J., Aerts, R., Allison, S. D., Van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., … Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, *11*(10), 1065–1071. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x

Craig, M. E., Turner, B. L., Liang, C., Clay, K., Johnson, D. J., & Phillips, R. P. (2018). Tree mycorrhizal type predicts within-site variability in the storage and distribution of soil organic matter. *Global Change Biology*, *24*(8), 3317–3330. https://doi.org/10.1111/gcb.14132

Crowther, T. W., Thomas, S. M., Maynard, D. S., Baldrian, P., Covey, K., Frey, S. D., van Diepen, L. T. A., & Bradford, M. A. (2015). Biotic interactions mediate soil microbial feedbacks to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(22), 7033–7038. https://doi.org/10.1073/pnas.1502956112

Fanin, N., & Bertrand, I. (2016). 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. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.007

Fanin, N., Bezaud, S., Sarneel, J. M., Cecchini, S., Nicolas, M., & Augusto, L. (2020). Relative Importance of Climate, Soil and Plant Functional Traits During the Early Decomposition Stage of Standardized Litter. *Ecosystems*, *23*(5), 1004–1018. https://doi.org/10.1007/s10021-019-00452-z

Fanin, N., Fromin, N., & Bertrand, I. (2016). Functional breadth and home-field advantage generate functional differences among soil microbial decomposers. *Ecology*, *97*(4), 1023–1037. https://doi.org/10.1890/15-1263.1

Fanin, N., Lin, D., Freschet, G. T., Keiser, A. D., Augusto, L., Wardle, D. A., & Veen, G. F. (Ciska). (2021). Home-field advantage of litter decomposition: From the phyllosphere to the soil. *New Phytologist*, *231*(4), 1353–1358. https://doi.org/10.1111/nph.17475

Fanin, N., Moorhead, D., & Bertrand, I. (2016). Eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors reveal differential C, N, P dynamics in decaying litter along a land-use gradient. *Biogeochemistry*, *129*(1), 21–36. https://doi.org/10.1007/s10533-016-0217-5

Fierer, N. (2017). Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, *15*(10), 579–590. https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87

Fierer, N., Bradford, M. A., & Jackson, R. B. (2007). Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology*, *88*(6), 1354–1364.

Fierer, N., & Jackson, R. B. (2006). The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(3), 626–631. https://doi.org/10.1073/pnas.0507535103

Fontaine, S., Barot, S., Barré, P., Bdioui, N., Mary, B., & Rumpel, C. (2007). Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, *450*(7167), 277–280. https://doi.org/10.1038/nature06275

Freschet, G. T., Aerts, R., & Cornelissen, J. H. C. (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. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01943.x

Fukami, T. (2015). Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *46*(Volume 46, 2015), 1–23. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160340

Gholz, H. L., Wedin, D. A., Smitherman, S. M., Harmon, M. E., & Parton, W. J. (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. https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00349.x

Glassman, S. I., Weihe, C., Li, J., Albright, M. B. N., Looby, C. I., Martiny, A. C., Treseder, K. K., Allison, S. D., & Martiny, J. B. H. (2018). Decomposition responses to climate depend on microbial community composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(47), 11994–11999. https://doi.org/10.1073/pnas.1811269115

Hartmann, M., Frey, B., Mayer, J., Mäder, P., & Widmer, F. (2015). Distinct soil microbial diversity under long-term organic and conventional farming. *The ISME Journal*, *9*(5), 1177–1194. https://doi.org/10.1038/ismej.2014.210

Joly, F.-X., Milcu, A., Scherer-Lorenzen, M., Jean, L.-K., Bussotti, F., Dawud, S. M., Müller, S., Pollastrini, M., Raulund-Rasmussen, K., Vesterdal, L., & Hättenschwiler, S. (2017). Tree species diversity affects decomposition through modified micro-environmental conditions across European forests. *New Phytologist*, *214*(3), 1281–1293. https://doi.org/10.1111/nph.14452

Keiser, A. D., Keiser, D. A., Strickland, M. S., & Bradford, M. A. (2014). Disentangling the mechanisms underlying functional differences among decomposer communities. *Journal of Ecology*, *102*(3), 603–609. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12220

Keiser, A. D., Strickland, M. S., Fierer, N., & Bradford, M. A. (2011). The effect of resource history on the functioning of soil microbial communities is maintained across time. *Biogeosciences*, *8*(6), 1477–1486. https://doi.org/10.5194/bg-8-1477-2011

Knops, J. M. H., & Tilman, D. (2000). Dynamics of Soil Nitrogen and Carbon Accumulation for 61 Years After Agricultural Abandonment. *Ecology*, *81*(1), 88–98.

Lauber, C. L., Hamady, M., Knight, R., & Fierer, N. (2009). Pyrosequencing-Based Assessment of Soil pH as a Predictor of Soil Bacterial Community Structure at the Continental Scale. *Applied and Environmental Microbiology*, *75*(15), 5111–5120. https://doi.org/10.1128/AEM.00335-09

Lauber, C. L., Strickland, M. S., Bradford, M. A., & Fierer, N. (2008). The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biology and Biochemistry, Special Section: Enzymes in the Environment*, *40*(9), 2407–2415. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.05.021

Leff, J. W., Jones, S. E., Prober, S. M., Barberán, A., Borer, E. T., Firn, J. L., Harpole, W. S., Hobbie, S. E., Hofmockel, K. S., Knops, J. M. H., McCulley, R. L., La Pierre, K., Risch, A. C., Seabloom, E. W., Schütz, M., Steenbock, C., Stevens, C. J., & Fierer, N. (2015). Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(35), 10967–10972. https://doi.org/10.1073/pnas.1508382112

Lehmann, J., Hansel, C. M., Kaiser, C., Kleber, M., Maher, K., Manzoni, S., Nunan, N., Reichstein, M., Schimel, J. P., Torn, M. S., Wieder, W. R., & Kögel-Knabner, I. (2020). Persistence of soil organic carbon caused by functional complexity. *Nature Geoscience*, *13*(8), 529–534. https://doi.org/10.1038/s41561-020-0612-3

Li, B., Li, Y., Fanin, N., Veen, G. F., Han, X., Du, X., Li, Y., Sun, Y., & Li, Q. (2023). Stoichiometric imbalances between soil microorganisms and their resources regulate litter decomposition. *Functional Ecology*, *37*(12), 3136–3149. https://doi.org/10.1111/1365-2435.14459

Lin, D., Dou, P., Yang, G., Qian, S., Wang, H., Zhao, L., Yang, Y., Mi, X., Ma, K., & Fanin, N. (2020). Home-field advantage of litter decomposition differs between leaves and fine roots. *The New Phytologist*, *227*(4), 995–1000.

Lin, D., Pang, M., Fanin, N., Wang, H., Qian, S., Zhao, L., Yang, Y., Mi, X., & Ma, K. (2019). Fungi participate in driving home-field advantage of litter decomposition in a subtropical forest. *Plant and Soil*, *434*(1), 467–480. https://doi.org/10.1007/s11104-018-3865-5

Lindahl, B. D., & Tunlid, A. (2015). Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist*, *205*(4), 1443–1447. https://doi.org/10.1111/nph.13201

Malik, A. A., Chowdhury, S., Schlager, V., Oliver, A., Puissant, J., Vazquez, P. G. M., Jehmlich, N., von Bergen, M., Griffiths, R. I., & Gleixner, G. (2016). Soil Fungal:Bacterial Ratios Are Linked to Altered Carbon Cycling. *Frontiers in Microbiology*, *7*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01247

Malik, A. A., Martiny, J. B. H., Brodie, E. L., Martiny, A. C., Treseder, K. K., & Allison, S. D. (2020). Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *The ISME Journal*, *14*(1), 1–9. https://doi.org/10.1038/s41396-019-0510-0

Manzoni, S., Trofymow, J. A., Jackson, R. B., & Porporato, A. (2010). Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs*, *80*(1), 89–106. https://doi.org/10.1890/09-0179.1

Milcu, A., & Manning, P. (2011). All size classes of soil fauna and litter quality control the acceleration of litter decay in its home environment. *Oikos*, *120*(9), 1366–1370. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19418.x

Moorhead, D. L., Sinsabaugh, R. L., Hill, B. H., & Weintraub, M. N. (2016). Vector analysis of ecoenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics. *Soil Biology and Biochemistry*, *93*, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.10.019

Mooshammer, M., Wanek, W., Zechmeister-Boltenstern, S., & Richter, A. A. (2014). Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: Mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, *5*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00022

Osburn, E. D., Hoch, P. J., Lucas, J. M., McBride, S. G., & Strickland, M. S. (2022). Evaluating the roles of microbial functional breadth and home-field advantage in leaf litter decomposition. *Functional Ecology*, *36*(5), 1258–1267. https://doi.org/10.1111/1365-2435.14026

Peay, K. G., Belisle, M., & Fukami, T. (2011). Phylogenetic relatedness predicts priority effects in nectar yeast communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1729), 749–758. https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1230

Peay, K. G., Kennedy, P. G., & Talbot, J. M. (2016). Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nature Reviews Microbiology*, *14*(7), 434–447. https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.59

Philippot, L., Spor, A., Hénault, C., Bru, D., Bizouard, F., Jones, C. M., Sarr, A., & Maron, P.-A. (2013). Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. *The ISME Journal*, *7*(8), 1609–1619. https://doi.org/10.1038/ismej.2013.34

Phillips, R. P., Brzostek, E., & Midgley, M. G. (2013). The mycorrhizal-associated nutrient economy: A new framework for predicting carbon–nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist*, *199*(1), 41–51. https://doi.org/10.1111/nph.12221

Prosser, J. I., Bohannan, B. J. M., Curtis, T. P., Ellis, R. J., Firestone, M. K., Freckleton, R. P., Green, J. L., Green, L. E., Killham, K., Lennon, J. J., Osborn, A. M., Solan, M., van der Gast, C. J., & Young, J. P. W. (2007). The role of ecological theory in microbial ecology. *Nature Reviews Microbiology*, *5*(5), 384–392. https://doi.org/10.1038/nrmicro1643

Roller, B. R. K., & Schmidt, T. M. (2015). The physiology and ecological implications of efficient growth. *The ISME Journal*, *9*(7), 1481–1487. https://doi.org/10.1038/ismej.2014.235

Rousk, J., Bååth, E., Brookes, P. C., Lauber, C. L., Lozupone, C., Caporaso, J. G., Knight, R., & Fierer, N. (2010). Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, *4*(10), 1340–1351. https://doi.org/10.1038/ismej.2010.58

Schimel, J., Balser, T. C., & Wallenstein, M. (2007). Microbial Stress-Response Physiology and Its Implications for Ecosystem Function. *Ecology*, *88*(6), 1386–1394. https://doi.org/10.1890/06-0219

Schimel, J. P., & Weintraub, M. N. (2003). The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: A theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry*, *35*(4), 549–563. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00015-4

Schimel, J., & Schaeffer, S. M. (2012). Microbial control over carbon cycling in soil. *Frontiers in Microbiology*, *3*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00348

Sinsabaugh, R. L., Lauber, C. L., Weintraub, M. N., Ahmed, B., Allison, S. D., Crenshaw, C., Contosta, A. R., Cusack, D., Frey, S., Gallo, M. E., Gartner, T. B., Hobbie, S. E., Holland, K., Keeler, B. L., Powers, J. S., Stursova, M., Takacs-Vesbach, C., Waldrop, M. P., Wallenstein, M. D., … Zeglin, L. H. (2008). Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, *11*(11), 1252–1264. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01245.x

Sinsabaugh, R. L., Manzoni, S., Moorhead, D. L., & Richter, A. (2013). Carbon use efficiency of microbial communities: Stoichiometry, methodology and modelling. *Ecology Letters*, *16*(7), 930–939. https://doi.org/10.1111/ele.12113

Soong, J. L., Fuchslueger, L., Marañon-Jimenez, S., Torn, M. S., Janssens, I. A., Penuelas, J., & Richter, A. (2020). Microbial carbon limitation: The need for integrating microorganisms into our understanding of ecosystem carbon cycling. *Global Change Biology*, *26*(4), 1953–1961. https://doi.org/10.1111/gcb.14962

Stone, B. W., Weingarten, E. A., & Jackson, C. R. (2018). The role of the phyllosphere microbiome in plant health and function. *Annual Plant Reviews Online*, 533–556.

Strickland, M. S., Osburn, E., Lauber, C., Fierer, N., & Bradford, M. A. (2009). Litter quality is in the eye of the beholder: Initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology*, *23*(3), 627–636. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01515.x

Tedersoo, L., Bahram, M., Põlme, S., Kõljalg, U., Yorou, N. S., Wijesundera, R., Ruiz, L. V., Vasco-Palacios, A. M., Thu, P. Q., Suija, A., Smith, M. E., Sharp, C., Saluveer, E., Saitta, A., Rosas, M., Riit, T., Ratkowsky, D., Pritsch, K., Põldmaa, K., … Abarenkov, K. (2014). Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, *346*(6213), 1256688. https://doi.org/10.1126/science.1256688

Treseder, K. K., Balser, T. C., Bradford, M. A., Brodie, E. L., Dubinsky, E. A., Eviner, V. T., Hofmockel, K. S., Lennon, J. T., Levine, U. Y., MacGregor, B. J., Pett-Ridge, J., & Waldrop, M. P. (2012). Integrating microbial ecology into ecosystem models: Challenges and priorities. *Biogeochemistry*, *109*(1), 7–18. https://doi.org/10.1007/s10533-011-9636-5

Treseder, K. K., & Lennon, J. T. (2015). Fungal Traits That Drive Ecosystem Dynamics on Land. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, *79*(2), 243–262. https://doi.org/10.1128/mmbr.00001-15

Vacher, C., Hampe, A., Porté, A. J., Sauer, U., Compant, S., & Morris, C. E. (2016). The Phyllosphere: Microbial Jungle at the Plant–Climate Interface. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *47*(Volume 47, 2016), 1–24. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032238

van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J. N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J. A., Suding, K. N., Van de Voorde, T. F. J., & Wardle, D. A. (2013). Plant–soil feedbacks: The past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, *101*(2), 265–276. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054

Vandenkoornhuyse, P., Quaiser, A., Duhamel, M., Le Van, A., & Dufresne, A. (2015). The importance of the microbiome of the plant holobiont. *New Phytologist*, *206*(4), 1196–1206. https://doi.org/10.1111/nph.13312

Veen, G. F. (Ciska), Freschet, G. T., Ordonez, A., & Wardle, D. A. (2015). Litter quality and environmental controls of home-field advantage effects on litter decomposition. *Oikos*, *124*(2), 187–195. https://doi.org/10.1111/oik.01374

Vorholt, J. A. (2012). Microbial life in the phyllosphere. *Nature Reviews Microbiology*, *10*(12), 828–840. https://doi.org/10.1038/nrmicro2910

Voříšková, J., & Baldrian, P. (2013). Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes. *The ISME Journal*, *7*(3), 477–486. https://doi.org/10.1038/ismej.2012.116

Vos, M., Wolf, A. B., Jennings, S. J., & Kowalchuk, G. A. (2013). Micro-scale determinants of bacterial diversity in soil. *FEMS Microbiology Reviews*, *37*(6), 936–954. https://doi.org/10.1111/1574-6976.12023

Wallenstein, M. D., & Weintraub, M. N. (2008). Emerging tools for measuring and modeling the *in situ* activity of soil extracellular enzymes. *Soil Biology and Biochemistry, Special Section: Enzymes in the Environment*, *40*(9), 2098–2106. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.01.024

Wieder, W. R., Allison, S. D., Davidson, E. A., Georgiou, K., Hararuk, O., He, Y., Hopkins, F., Luo, Y., Smith, M. J., Sulman, B., Todd-Brown, K., Wang, Y.-P., Xia, J., & Xu, X. (2015). Explicitly representing soil microbial processes in Earth system models. *Global Biogeochemical Cycles*, *29*(10), 1782–1800. https://doi.org/10.1002/2015GB005188

Young, I. M., & Crawford, J. W. (2004). Interactions and Self-Organization in the Soil-Microbe Complex. *Science*, *304*(5677), 1634–1637. https://doi.org/10.1126/science.1097394

Zechmeister-Boltenstern, S., Keiblinger, K. M., Mooshammer, M., Peñuelas, J., Richter, A., Sardans, J., & Wanek, W. (2015). The application of ecological stoichiometry to plant–microbial–soil organic matter transformations. *Ecological Monographs*, *85*(2), 133–155. https://doi.org/10.1890/14-0777.1

Zhu, M., Fanin, N., Wang, Q., Xu, Z., Liang, S., Ye, J., Lin, F., Yuan, Z., Mao, Z., Wang, X., & Hao, Z. (2024). High functional breadth of microbial communities decreases home-field advantage of litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, *188*, 109232. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2023.109232

# Axe 3

# Interactions Biotiques entre Organismes et Biodiversité

*« Chaque île est un monde à part*. »*

**chaque être, comme chaque île, possède son paysage unique, façonné par son histoire, ses organismes qui y vivent et son propre micro-environnement.*



Archipel de lacs et d'îlots forestiers en Suède, où l'eau et la forêt dessinent un paysage de calme et d'infini. **Photo: N. Fanin**.

# Axe 3. Interactions Biotiques entre Organismes et Biodiversité

**AXE 3 : INTERACTIONS BIOTIQUES ENTRE ORGANISMES ET BIODIVERSITE ..... 205**

3.1 CONTEXTE GENERAL SUR LA DIVERSITE VEGETALE ET STRUCTURATION BIOLOGIQUE DES SOLS ..... 205

3.2 DIVERSITE DES ARBRES ET FONCTIONNEMENT BIOLOGIQUE DES SOLS ..... 209

*3.2.1 Diversité des arbres et fonctionnement souterrain du sol ..... 209*

*3.2.2 Rôle du sous-bois et des groupes fonctionnels végétaux ..... 213*

3.3 INTERACTIONS BIOTIQUES AU SEIN DES COMMUNAUTES MICROBIENNES ..... 219

*3.3.1 Co-occurrence de microorganismes entre groupes fonctionnels de plantes ..... 219*

*3.3.2 Interactions microorganismes-microorganismes ..... 223*

*3.3.3 Rôle de la faune du sol dans la relation entre ressources et décomposition de la litière ..... 225*

*3.3.4 Interactions microorganismes-nématodes face à la perte de diversité végétale ..... 227*

*3.3.5 Structuration des réseaux biologiques et fonctionnement le long des gradients environnementaux 229*

3.4 SYNTHESE - BIODIVERSITE, INTERACTIONS ET FONCTIONNEMENT DES SOLS ..... 230

*3.4.1 Gestion des écosystèmes et fonctionnement du sol : vers des arbitrages explicites ..... 230*

*3.4.2 Couplage bottom-up du fonctionnement des sols : vers l'émergence de nouvelles théories ..... 233*

*3.4.3 Couplage top-down du fonctionnement des sols : la biodiversité doit être considérée dans son ensemble ..... 235*

*3.4.4 Couplage entre végétation, réseaux fongiques et fonctionnement biogéochimique des sols ..... 237*

*3.4.5 Des espèces aux réseaux d'interactions : changer d'échelle pour comprendre le fonctionnement des sols ..... 238*

*3.4.6 Vers une meilleure intégration de la biodiversité dans la dynamique du carbone des sols ..... 239*

3.5 BIBLIOGRAPHIE DE L'AXE 3 ..... 240

# Axe 3

# Interactions Biotiques entre Organismes et Biodiversité

# Axe 3 : Interactions Biotiques entre Organismes et Biodiversité

## 3.1 Contexte général sur la diversité végétale et structuration biologique des sols

Si la disponibilité en ressources organiques et les caractéristiques physico-chimiques des sols constituent des déterminants majeurs du fonctionnement microbien, ces facteurs n'agissent cependant jamais indépendamment des **organismes** qui exploitent ces ressources. Les sols représentent en effet des **systèmes biologiques complexes** où interagissent **microorganismes**, **faune du sol** et **communautés végétales**, dont les relations conditionnent directement les trajectoires de décomposition de la MO, la disponibilité des nutriments et la stabilisation du carbone. Cette vision s'inscrit dans le cadre conceptuel plus large considérant les sols comme des **systèmes écologiques intégrés**, où les processus biogéochimiques émergent des interactions entre **organismes** et **environnement** (Bardgett & van der Putten, 2014).

Au-dessus du sol, la végétation joue un rôle structurant majeur dans l'organisation biologique des sols en contrôlant à la fois les entrées MO, les flux de carbone vers les horizons souterrains et les conditions microclimatiques à la surface du sol. La diversité des arbres, la composition du sous-bois et la présence de différents groupes fonctionnels végétaux modifient ainsi la **quantité** et la **qualité** des résidus végétaux, influencent l'**humidité** et la **température** des sols et contrôlent la distribution des racines fines ainsi que les transferts de carbone vers les microorganismes (Wardle et al., 2004 ; Bardgett & Wardle, 2010). Les effets de la **diversité végétale** sur le fonctionnement des sols sont désormais bien documentés, notamment à travers leur influence sur la décomposition de la litière et la dynamique du carbone organique des sols (Cornwell et al., 2008 ; Freschet et al., 2012).

Au-delà des arbres, la végétation de **sous-bois** constitue un déterminant clé des dynamiques souterraines. **Arbustes**, **herbacées**, **mousses** et **lichens** modifient fortement les conditions microenvironnementales et produisent des litières aux propriétés contrastées, influençant directement l'activité des décomposeurs. Certains groupes fonctionnels, tels que les **arbustes éricacés** peuvent ralentir fortement la décomposition en favorisant des communautés **fongiques** spécifiques et en produisant des résidus peu dégradables, contribuant ainsi à l'accumulation progressive de MO dans les horizons superficiels (Nilsson & Wardle, 2005 ; Clemmensen et al., 2013). La diversité végétale influence ainsi non seulement la quantité de carbone entrant dans le sol, mais aussi la vitesse à laquelle ce carbone est recyclé ou stabilisé. Cependant, l'expression de ces effets végétaux reste fortement modulée par le **contexte environnemental**. Les propriétés physico-chimiques du sol, la disponibilité en nutriments, l'hydrologie ou encore la structure des horizons pédologiques peuvent limiter la distribution des racines, contraindre l'activité microbienne ou modifier l'intensité des interactions trophiques (Fierer & Jackson, 2006 ; Lauber et al., 2009). Ainsi, les mécanismes biologiques contrôlant la décomposition et le stockage du carbone varient selon les contextes écologiques, notamment le long des trajectoires de **succession primaire** ou **secondaire**, où l'évolution conjointe des sols et des **communautés biologiques** modifie progressivement les **réseaux trophiques souterrains** (Walker & Syers, 1976 ; Wardle et al., 2004).

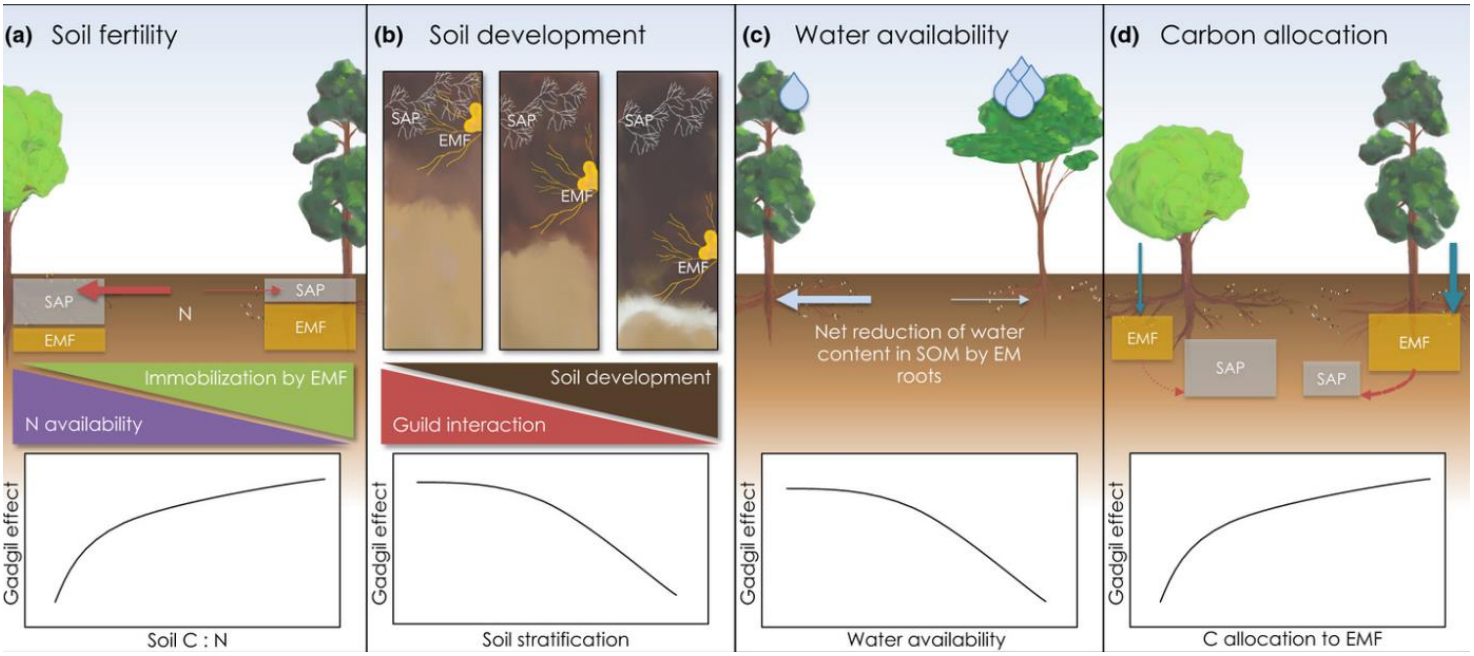



**Figure 57 - Facteurs contrôlant l'interaction entre champignons ectomycorhiziens et saprotrophes lors du processus de décomposition.** Cette figure propose une vision intégrée des principaux facteurs biotiques et abiotiques modulant l'influence des champignons ectomycorhiziens (EMF) sur les champignons saprotrophes (SAP) et, par conséquent, sur la décomposition de la matière organique. Elle montre que l'intensité de cette interaction dépend fortement du contexte environnemental. Dans les sols pauvres en nutriments, les EMF immobilisent davantage l'azote, renforçant leur compétition avec les saprotrophes et ralentissant la décomposition (effet Gadgil). Le degré de développement du sol influence également ces interactions, la compétition étant plus forte lorsque les horizons organiques sont peu différenciés et que les guildes fongiques exploitent des ressources similaires. La disponibilité en eau agit comme un facteur de contrôle supplémentaire en limitant directement l'activité de décomposition et en modifiant la force des interactions entre groupes fongiques. Enfin, l'allocation du carbone par les plantes aux EMF conditionne leur biomasse et leur capacité compétitive, ce qui peut renforcer ou atténuer leur effet sur la décomposition. Dans l'ensemble, ce schéma souligne que l'impact des EMF sur le cycle du carbone résulte d'un équilibre dynamique entre disponibilité en ressources, conditions édaphiques et stratégies d'allocation des plantes. Figure tirée de Fernandez et al. (2025) - *New Phytologist*.

En parallèle des effets de la végétation, l'**activité des microorganismes** est également régulée par leurs **interactions biotiques** internes et par leurs relations avec la **faune** du sol. La **compétition** pour l'accès aux substrats, les mécanismes de **facilitation métabolique** ou encore **les interactions antagonistes** entre groupes microbiens contribuent à structurer les communautés tout en influençant les flux de carbone et de nutriments dans les sols (Fierer, 2017 ; Falkowski et al., 2008). Les champignons **mycorhiziens** peuvent, par exemple, modifier l'accès aux nutriments pour les plantes et entrer en compétition avec les **décomposeurs saprotrophes**, ce qui peut ralentir ou accélérer la décomposition selon le contexte écologique, un mécanisme souvent décrit comme 'l'***effet Gadgil***' (Gadgil & Gadgil, 1971 ; Fernandez & Kennedy, 2016 ; Averill et al., 2014) (**Figure 57**). Ces interactions participent également à la formation de **résidus microbiens**, aujourd'hui reconnus comme une **source majeure** du carbone organique stable des sols (Cotrufo et al., 2013 ; Liang et al., 2017). L'intensité de cet effet dépend fortement du **contexte édaphique** : la limitation en **azote**, le **degré de développement** du sol, la disponibilité en **eau** et l'allocation du **carbone** aux mycorhizes modulent la force des interactions entre guildes fongiques. Lorsque les mycorhizes immobilisent une part importante des nutriments ou reçoivent davantage de carbone des plantes, la compétition avec les saprotrophes se renforce et peut à son tour **ralentir** la **décomposition**. À l'inverse, dans des conditions moins limitantes ou lorsque la stratification du sol réduit le recouvrement des niches, ces interactions s'atténuent (**Figure 57**).

Ces interactions microbiennes sont elles-mêmes influencées par la **faune du sol**, qui agit comme un **régulateur trophique** des communautés microbiennes. Les **microarthropodes** et autres organismes du sol fragmentent la MO, redistribuent les nutriments et modifient les habitats microbiens, stimulant indirectement l'activité des décomposeurs (Wall et al., 2008 ; Bardgett & Wardle, 2010). Les **nématodes** exercent quant à eux une **prédation** sélective sur bactéries et champignons, contrôlant indirectement l'activité microbienne et la formation de **nécromasse microbienne** (Kallenbach et al., 2016), aujourd'hui reconnue comme un précurseur majeur du carbone organique stable des sols (Neher, 2010 ; Trap et al., 2016). Les **cadavres** de la faune du sol constituent également des apports ponctuels mais importants de ressources facilement assimilables, générant des **hotspots** d'activité microbienne dont les effets peuvent persister bien au-delà de la disparition des organismes, contribuant à la forte hétérogénéité spatiale des processus microbiens dans les sols (Benbow et al., 2019).

Dans ce contexte, une grande partie de mes travaux se sont portés vers la compréhension du rôle de la **biodiversité** et des **interactions biotiques** sur le fonctionnement du sol, en cherchant à relier la diversité végétale, les communautés microbiennes et la faune du sol (principalement **nématodes**) aux dynamiques de décomposition et de stocks de carbone organique. Ces recherches s'inscrivent dans le cadre plus large des études **biodiversité-fonctionnement** des écosystèmes, qui montrent que les effets de la biodiversité s'expriment moins par le nombre d'espèces présentes que par la **nature** des **interactions** qui s'établissent entre **organismes** et par la **structuration des réseaux trophiques** (Hooper et al., 2005 ; Cardinale et al., 2012 ; Soliveres et al., 2016). Ainsi, dans la continuité des axes précédents consacrés au rôle des ressources et de l'habitat, l'objectif de cet **Axe 3** est désormais d'identifier dans quelle mesure la **biodiversité végétale** et les **interactions biotiques** contrôlent les **processus biogéochimiques du sol**, et comment ces mécanismes influencent la dynamique de décomposition et le stockage du carbone au sein des écosystèmes terrestres.

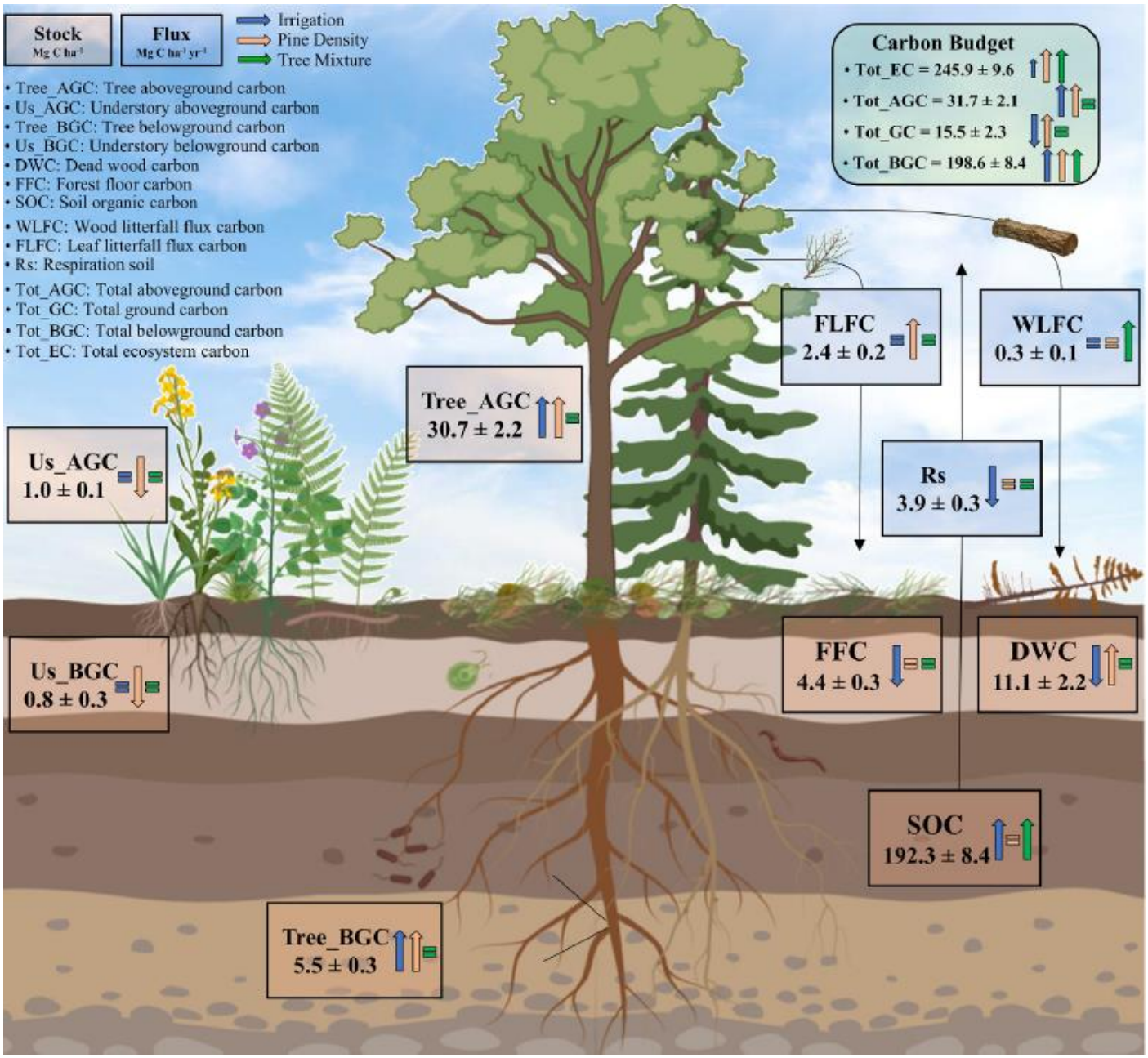



**Figure 58 - Bilan des mélanges pins-bouleaux sur les stocks et flux de carbone.** Cette figure présente une vue d'ensemble des principales fonctions liées au carbone dans les peuplements forestiers, incluant les flux de carbone (boîtes bleu clair), les stocks de carbone (boîtes brun clair) et le bilan carbone moyen (boîte vert clair). Les valeurs correspondent aux moyennes ± erreur standard (Mg C $ha^{-1}$ $an^{-1}$ pour les flux et Mg C $ha^{-1}$ pour les stocks et le bilan carbone). Les flèches indiquent les effets des facteurs expérimentaux: mélange d'essences (vert), irrigation (bleu) et densité de pins (orange). La direction des flèches traduit un effet positif (vers le haut) ou négatif (vers le bas), tandis que le symbole '=' indique l'absence d'effet significatif. Figure tirée de Fanin et al. (2025) - *Forest Ecology & Management*.

## 3.2 Diversité des arbres et fonctionnement biologique des sols

### 3.2.1 Diversité des arbres et fonctionnement souterrain du sol

La composition des peuplements forestiers, depuis les **monocultures** jusqu'aux communautés végétales plus **diversifiées**, constitue un facteur clé du fonctionnement biologique des sols. Les monocultures forestières, fréquemment utilisées pour optimiser la **production de biomasse ligneuse**, génèrent des apports organiques relativement **homogènes** en termes de qualité de litière et de flux de carbone vers le sol. Cette homogénéité tend à simplifier les ressources disponibles pour les décomposeurs et peut conduire à des communautés microbiennes plus **spécialisées**, associées à des dynamiques de décomposition relativement uniformes (Hooper et al., 2005 ; Augusto et al., 2015). À mesure que la diversité des essences augmente, la **coexistence de stratégies fonctionnelles végétales contrastées** modifie la diversité et la nature des substrats disponibles, *via* des différences de qualité des litières et de modes d'acquisition des ressources. Cette **diversification des apports organiques** est susceptible d'accroître l'**hétérogénéité** des ressources et de favoriser des **communautés microbiennes** plus **diverses**, pouvant influencer, selon la littérature, les trajectoires de décomposition, le recyclage des nutriments et les flux de carbone dans les sols (Wardle et al., 2004 ; Cornwell et al., 2008 ; Freschet et al., 2012 ; Hättenschwiler et al., 2005 ; Cardinale et al., 2012 ; Lange et al., 2015). Malgré ces avancées, plusieurs incertitudes persistent quant aux mécanismes par lesquels la diversité arborée influence réellement le fonctionnement des sols. On sait encore peu dans quelle mesure les effets observés résultent d'une **complémentarité entre espèces**, d'effets de **dominance** de certaines essences ou d'**interactions indirectes *via* les communautés microbiennes** et les conditions édaphiques. De plus, l'impact de la diversité végétale peut varier selon les contraintes environnementales locales, rendant difficile la généralisation des effets observés entre sites ou entre contextes écologiques. Ces questions constituent précisément le cadre dans lequel s'inscrivent les travaux menés au sein de l'expérimentation forestière **ORPHEE**, qui ont permis d'examiner ces mécanismes en comparant des **plantations pures** et **mélangées** de **pin maritime et bouleau**, tout en intégrant les effets de la **disponibilité en eau** et de la **densité de plantation**, afin de mieux comprendre comment la diversité arborée en interaction à la gestion des peuplements module les stocks de carbone. En particulier, nos études ont montré que les effets de la diversité arborée sur le fonctionnement des sols dépendent fortement du **compartiment considéré** et des **contraintes environnementales locales** (Fanin et al., 2022 ; Fanin et al., 2025) : les mélanges d'essences modulaient principalement les **compartiments souterrains** associés aux **entrées racinaires** et aux **stocks de carbone du sol**, tandis que certains flux liés à la **productivité aérienne** restaient plus élevés dans les **monocultures** dans le cadre de nos expérimentations (**Figure 58**). La figure met également en évidence que ces effets sont modulés par la **disponibilité en eau** et par la **densité du peuplement**, deux facteurs capables de renforcer ou d'atténuer l'expression des effets de diversité selon les compartiments considérés. Ces différences observées s'inscrivaient principalement dans le cadre de stratégies d'exploitation du sol contrastées entre espèces. En particulier, les travaux d'Altinalmazis-Kondylis et al. (2020) sur le même dispositif montrent ainsi une certaine **complémentarité** des **systèmes racinaires** du pin maritime et du bouleau le long du profil du sol, susceptible de modifier localement les apports de carbone et l'activité biologique.

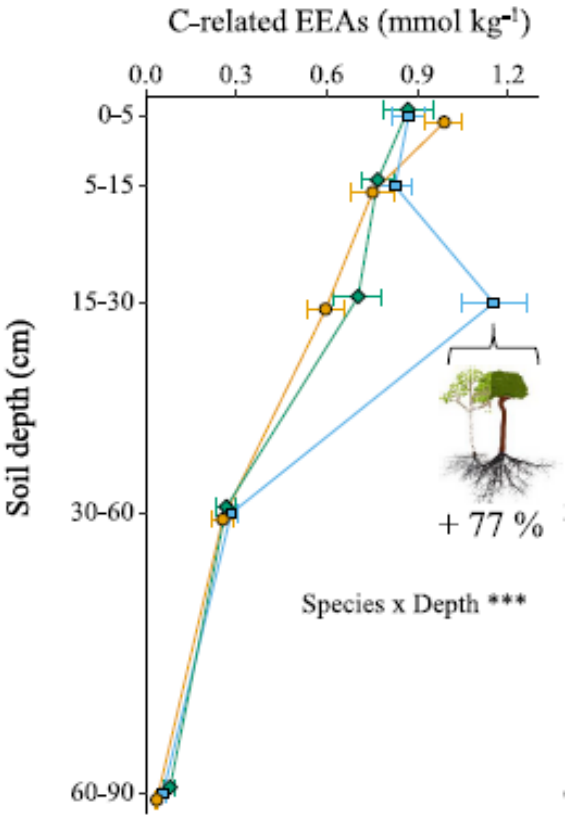



**Figure 59 - Distribution verticale des activités enzymatiques liées au carbone le long du profil de sol.** Activités enzymatiques extracellulaires liées au carbone (EEAs, somme des enzymes d'acquisition du C) mesurées à différentes profondeurs du sol dans des peuplements purs de bouleau, purs de pin et en mélange bouleau-pin. Les valeurs correspondent aux moyennes par intervalle de profondeur, les barres d'erreur indiquant l'erreur standard. Les résultats montrent une forte diminution des activités enzymatiques avec la profondeur et une stimulation marquée dans les peuplements mélangés au sein des horizons intermédiaires, suggérant une augmentation locale de l'activité microbienne associée aux zones de forte présence racinaire. Figure tirée de Maxwell et al. (2020) - *Soil Biology & Biochemistry*.

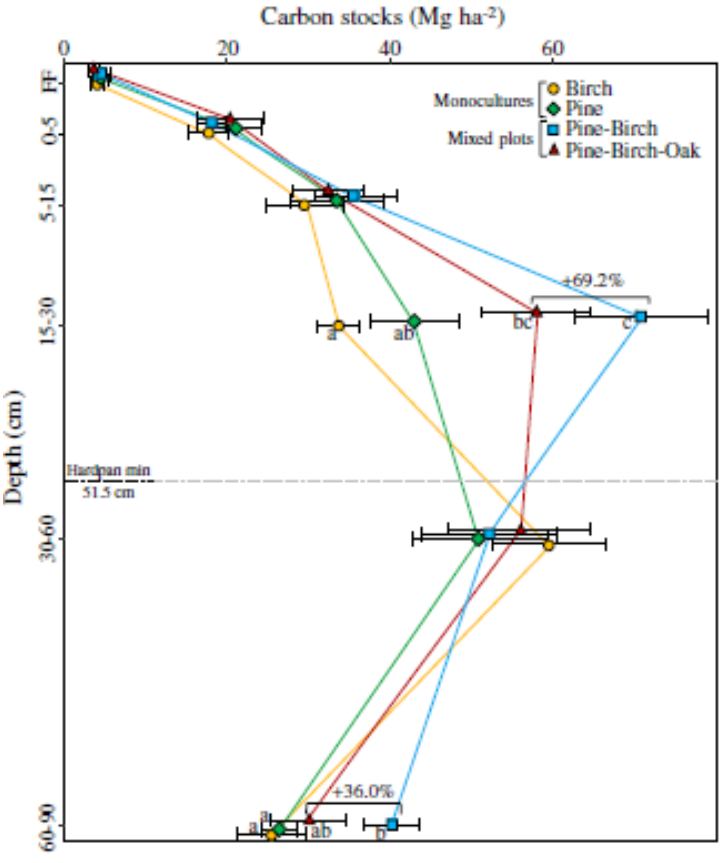



**Figure 60 - Distribution verticale des stocks de carbone organique du sol selon la composition des peuplements.** Stocks de carbone organique du sol le long du profil (du sol de surface jusqu'à 90 cm de profondeur) dans des peuplements forestiers en monoculture et en mélanges d'essences. Les points représentent les moyennes des stocks de carbone pour chaque horizon, et les barres d'erreur indiquent l'erreur standard. Les résultats montrent que la composition spécifique des peuplements influence principalement les horizons intermédiaires du sol, où les peuplements mélangés présentent des stocks de carbone plus élevés que les monocultures, tandis que les différences deviennent plus faibles en profondeur. Cette distribution suggère un rôle important des interactions entre diversité arborée et apports racinaires dans la modulation du stockage du carbone dans les horizons effectivement colonisés par les racines. Figure tirée de Fanin et al. (2025) - *Forest Ecology & Management*.

Les résultats de thèse de Maxwell et al. (2020) confirment que cette **structuration verticale** peut influencer directement le **fonctionnement microbien**. En particulier, les activités enzymatiques étaient maximales dans les **horizons intermédiaires** du sol, notamment entre **15 et 30 cm**, puis diminuaient rapidement dans les **horizons plus profonds** où la disponibilité en substrats organiques et la biomasse microbienne devenaient limitées (**Figure 59**). Cette zone intermédiaire correspondait précisément à la profondeur où la densité de racines fines était la plus importante en mélange, suggérant un **couplage** étroit entre **activité racinaire**, **disponibilité locale en ressources** et **activité microbienne**. Il en résultait ainsi une augmentation significative des stocks de carbone dans cet horizon intermédiaire (**Figure 60**), mettant en évidence une **redistribution verticale localisée du carbone** plutôt qu'une simple augmentation globale du carbone stock du sol (Fanin et al., 2022). Ainsi, nous avons mis en évidence que la diversité des essences ne modifie pas uniformément le fonctionnement du profil pédologique, mais agit en renforçant localement l'**intensité** des **processus microbiens** et des **mécanismes de stabilisation du carbone** dans les horizons activement colonisés par les **racines fines**. Cette structuration verticale du stockage du carbone reflète vraisemblablement l'interaction entre apports racinaires, activité enzymatique microbienne et capacité de la matrice minérale à stabiliser la MO. Elle souligne également que les effets positifs attendus de la diversité végétale dépendent fortement de la **profondeur considérée** et des compartiments du sol effectivement mobilisés par les espèces présentes, ce qui conduit à des **réponses différenciées** selon les **horizons du sol**. Ces résultats sont en accord avec les mécanismes récents de **stabilisation organo-minérale**, selon lesquels le carbone d'origine racinaire et microbienne constitue une source majeure du carbone stable des sols (Cotrufo et al., 2013 ; Liang et al., 2017 ; Sokol et al., 2019), conduisant à une redistribution des stocks de carbone le long du profil de sol. Ainsi, ces travaux montrent que la diversité arborée influence le fonctionnement biologique des sols principalement *via* les **flux de carbone souterrains**, en particulier les apports **racinaires et microbiens**, plutôt que *via* les seules entrées de litière aérienne. La diversité des arbres apparaît ainsi comme un facteur structurant important du fonctionnement des sols, mais ses effets sur la dynamique du carbone résultent d'interactions complexes entre productivité végétale, renouvellement racinaire, activité microbienne et contraintes abiotiques locales.

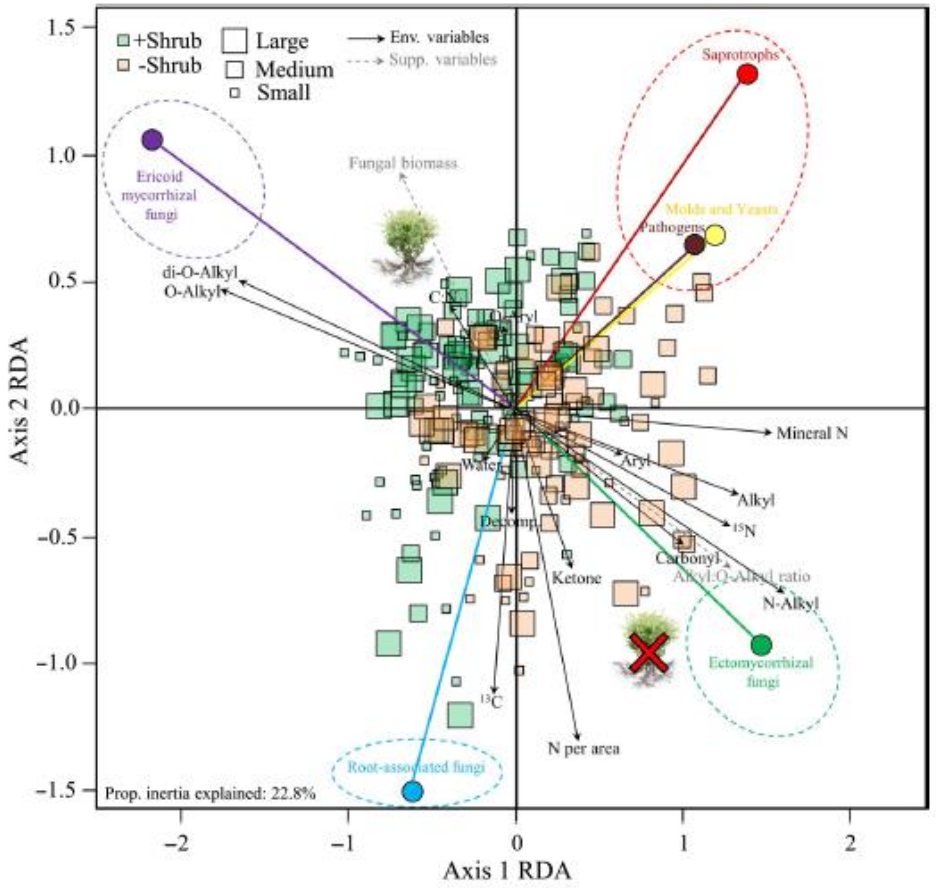



**Figure 61 - Organisation des guildes fongiques en lien avec la qualité de la matière organique du sol et la présence/absence de buissons.** Analyse en redondance (RDA) reliant l'abondance relative des principales guildes fongiques aux propriétés du sol et aux fractions chimiques de la MO déterminées par spectroscopie RMN moyen infrarouge. Les points représentent les communautés fongiques selon les conditions expérimentales (présence/absence d'arbustes), tandis que les vecteurs indiquent la direction des variables environnementales. La figure met en évidence des associations contrastées entre guildes fongiques (éricoides *versus* ectomycorrhizes et saprotrophes) et types de composés organiques, illustrant le rôle central de la végétation et de la qualité de la MO dans la structuration fonctionnelle des communautés fongiques. Figure tirée de Fanin et al. (2022) - *New Phytologist*.

### 3.2.2 Rôle du sous-bois et des groupes fonctionnels végétaux

#### 3.2.2.1 Arbustes éricacées et contrôle biologique de la décomposition et des stocks de C

Parmi les groupes végétaux du sous-bois, les **arbustes éricacés** occupent une place particulière dans de nombreux écosystèmes tempérés et boréaux, où ils sont fréquemment associés à des sols acides et pauvres en nutriments, caractérisés par une accumulation importante de MO (Clemmensen et al., 2013). Leur influence s'exerce en grande partie *via* leurs associations symbiotiques avec des champignons **mycorhiziens éricoïdes**, capables d'accéder à des **formes organiques complexes** d'azote et de carbone, ce qui modifie en profondeur les voies classiques de décomposition et de recyclage des nutriments (Read, 1996 ; Cairney & Meharg, 2003 ; Smith & Read, 2008). La **Figure 61** met en évidence une structuration nette des assemblages microbiens selon le gradient de présence/absence du sous-bois et les traits fonctionnels associés. On observe notamment une séparation marquée entre les **groupes fongiques** dominés par les **champignons éricoïdes** (ERI) en présence de sous-bois d'un côté, et les communautés enrichies en champignons ectomycorhiziens et saprotrophes en absence de sous-bois de l'autre. Contrairement aux saprotrophes ou aux ectomycorhizes, dont l'activité principale consiste à décomposer activement la litière pour libérer les nutriments minéraux, les champignons éricoïdes mobilisent directement les **composés organiques** pour alimenter leurs plantes hôtes. Cette stratégie peut limiter la disponibilité des substrats pour les décomposeurs libres, conduisant à une forme de **compétition fonctionnelle** entre **guildes fongiques**. Ainsi, en présence de buissons, on dénote une augmentation de la quantité de MO associée à des formes plutôt simples alkyl et O-alkyl obtenus par spectres NMR. À l'inverse, les zones dominées par les saprotrophes sont corrélées à des indicateurs d'une MO plus décomposée comme la ketone ou les carbonyl et d'une disponibilité accrue en nutriments minéraux. Plusieurs études ont proposé que ces interactions entre guildes fongiques réduisaient les taux globaux de décomposition, ralentissant ainsi la minéralisation de la MO et contribuant à **l'accumulation progressive de carbone** dans les horizons superficiels du sol (Clemmensen et al., 2013 ; Averill et al., 2014 ; Fernandez & Kennedy, 2016). Cependant, cela avait été démontré jusqu'alors uniquement pour les interactions entre saprotrophes et ectomycorhizes selon l'hypothèse du '***Gadgil effect***' (voir Section 3.1). Ainsi, nous avons étendu ce concept aux buissons éricacées, en introduisant le concept d'interactions entre ERI et les autres guildes fongiques comme **moteur** de l'**accumulation de MO** le long de gradient de végétation (Fanin et al., 2022). Ainsi, l'intégration des groupes fonctionnels de végétaux du sous-bois dans l'analyse des **mécanismes de stockage du carbone** devrait être essentielle pour comprendre et prédire la réponse des écosystèmes forestiers aux changements globaux.

C'est d'ailleurs pour cela que j'essaie d'étendre les résultats trouvés sous écosystèmes boréaux vers les écosystèmes tempérés. En particulier, dans les landes sèches du sud-ouest de la France, dominées par les arbustes éricacés comme ***Calluna vulgaris*** ou ***Erica cinerea***, nous avons étudié les effets combinés de la **fertilisation** et de la **suppression du sous-bois** sur la dynamique du carbone à l'échelle de l'écosystème forestier lors de la thèse de Lucie Bon. Comme l'illustre la **Figure 62**, la suppression du sous-bois entraîne une augmentation de la **biomasse arborée**, traduisant une réduction de la compétition pour les ressources, en particulier pour l'eau dans les landes sèches (Bon et al., 2023). Toutefois, cette augmentation de la production

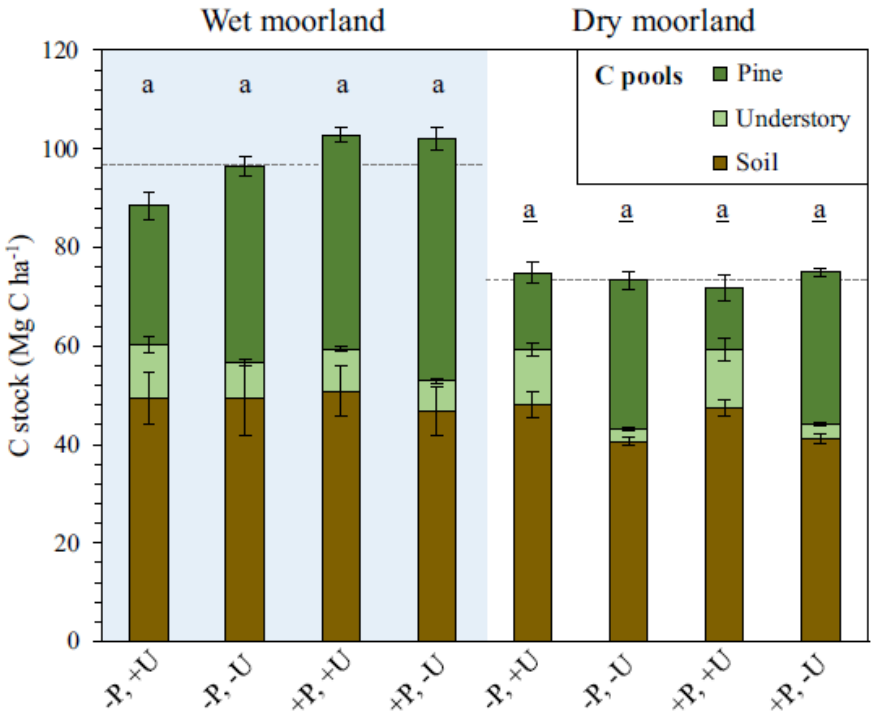



**Figure 62 - Effets interactifs de la fertilisation et du retrait du sous-bois sur les stocks de carbone dans des landes humides et sèches.** La figure présente la répartition des stocks de carbone (Mg C $ha^{-1}$) entre les différents compartiments de l'écosystème (pins, sous-bois et sol) selon deux contextes environnementaux contrastés, lande humide et lande sèche. Les traitements combinent fertilisation (+P / -P) et maintien ou suppression du sous-bois (+U / -U). Les stocks de carbone incluent les compartiments aériens et souterrains. Les lignes pointillées indiquent le stock total moyen de carbone pour chaque type de lande. Les lettres indiquent les différences significatives entre traitements (tests post hoc de Tukey). Les résultats montrent que bien qu'il n'y ait pas d'effets significatifs traitements sur le stockage du carbone au global, l'allocation entre carbone aérien et souterrain varie fortement entre traitements, illustrant des interactions entre disponibilité en ressources, végétation de sous-bois et stockage du carbone dans le sol. Figure tirée de Bon et al. (2023) - *European Journal of Forest Research*.

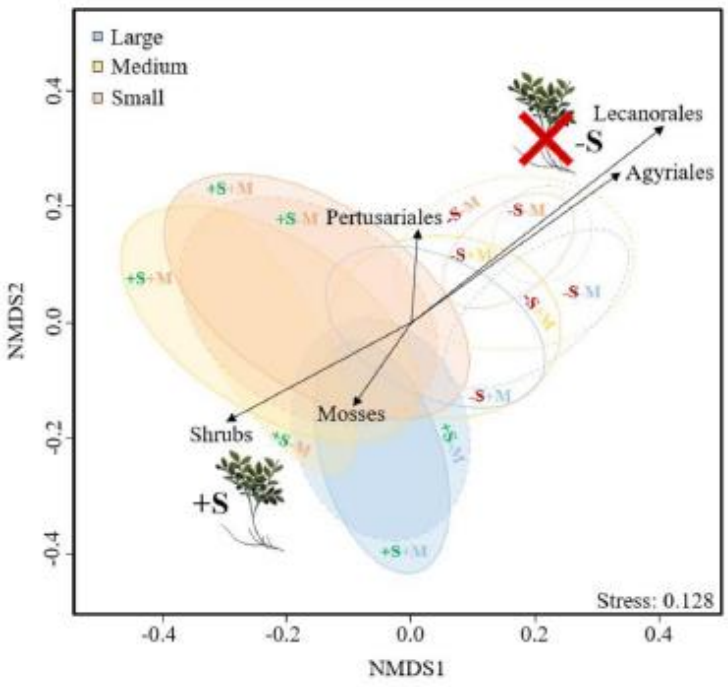



**Figure 63 - Ordination des communautés de lichens selon la taille des îles et la présence d'arbustes.** L'ordination NMDS montre les variations de composition des communautés de lichens en fonction de la taille des îles (grandes, moyennes, petites) et de la présence (+S) ou de l'absence (−S) d'arbustes. Les ellipses colorées représentent la dispersion des communautés pour chaque classe d'île, tandis que les vecteurs indiquent les principaux gradients de végétation associés à cette structuration (arbustes, mousses, groupes de lichens). Les résultats indiquent que la composition des communautés est influencée conjointement par le contexte environnemental et la végétation locale. Figure tirée de Fanin al. (2025) - *Oikos*.

ligneuse s'accompagne simultanément d'une **diminution des stocks de carbone** dans les **horizons superficiels du sol** (**Figure 62**). Cette réponse contraste avec l'idée selon laquelle une augmentation de la productivité forestière conduirait mécaniquement à une augmentation du stockage de carbone dans les sols, et particulièrement dans les landes sèches. Dans ces systèmes, les arbustes éricacés constituent une **source** importante de **carbone** pour les horizons superficiels, *via* leurs litières et leurs systèmes racinaires. Leur suppression réduit donc les entrées organiques vers le sol, ce qui se traduit par une diminution progressive des stocks de carbone. Parallèlement, nous avons observé une **diminution de l'activité enzymatique microbienne** dans les sols où le sous-bois était supprimé, indiquant une réduction globale de l'activité biologique liée à la transformation de la MO. Ces résultats suggèrent que la végétation de sous-bois contribue non seulement aux entrées de carbone dans le sol, mais aussi au maintien de communautés microbiennes actives, responsables de la transformation et de la stabilisation de la MO. C'est précisément cette hypothèse qui est aujourd'hui explorée dans le cadre des travaux de post-doctorat de **Zhaobin Song**, consacrés aux effets de la **présence** ou de l'**absence** du **sous-bois** sur la **décomposition** des litières. L'objectif est de déterminer dans quelle mesure les effets observés sur le stockage du carbone et le fonctionnement des sols sont **universels** à travers les **biomes** ou, au contraire, fortement dépendants du **contexte climatique**. Les premiers résultats obtenus en forêt des Landes suggèrent déjà des modifications importantes des processus de décomposition, ouvrant des perspectives prometteuses pour mieux comprendre le **rôle du sous-bois dans la régulation des stocks de carbone**. L'ensemble de ces travaux met ainsi en évidence un **compromis** entre **production forestière** et **maintien des stocks de carbone du sol**. Ils soulignent également le **rôle central** de la végétation de **sous-bois** dans le fonctionnement biogéochimique des écosystèmes forestiers.

#### 3.2.2.3 Mousses, lichens et interactions avec les buissons éricacées

Au-delà des arbustes, d'autres groupes végétaux du sous-bois jouent également un rôle important dans la structuration des dynamiques souterraines, en particulier les **mousses** et les **lichens terricoles**, souvent dominants dans les stades tardifs de succession des écosystèmes boréaux et subarctiques ou dans des **environnements ouverts**. Ces organismes sont fréquemment associés à des **environnements pauvres en nutriments** et caractérisés par une accumulation progressive de MO dans les horizons superficiels du sol (Nilsson & Wardle, 2005 ; Turetsky et al., 2010). Mes travaux récents ont également montré que ces **communautés cryptogamiques** ne constituent pas seulement une composante passive des stades tardifs de succession, mais participent **activement** à la structuration des communautés et au fonctionnement biologique des sols (Fanin et al., 2025). En analysant la dynamique de colonisation végétale le long de gradients de succession, nous avons montré que la composition des communautés de **lichens** dépend fortement de la présence ou de la suppression des arbustes et de la végétation de sous-bois. Comme l'illustre la **Figure 63**, la suppression expérimentale des espèces de sous-bois entraîne une modification profonde de la composition des communautés de lichens, ce qui a été mis en évidence de manière originale par des analyses de métabarcoding ciblant les **champignons lichénophytes**, majoritairement représentés par la classe des **Lecanoromycètes**. Les analyses d'ordination montrent notamment un déplacement des communautés lorsque les arbustes sont supprimés, avec une dominance claire de **Lecanorales et Agyriales**, traduisant une restructuration des assem-

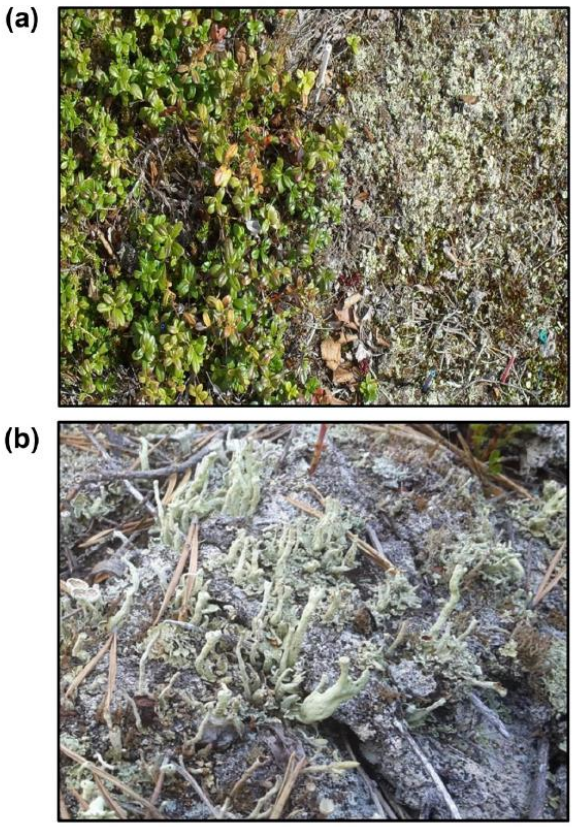



**Figure 64 - Exemples de placettes illustrant la colonisation des lichens selon la présence/absence de la végétation de sous-bois.** Exemples de placettes expérimentales illustrant les changements de couverture lichénique à la suite du retrait de groupes fonctionnels végétaux. (**a**) Comparaison entre une placette avec végétation intacte (gauche) et une placette après retrait des arbustes et des mousses (droite), montrant une augmentation visible de la surface disponible pour la colonisation lichénique et une ouverture du microhabitat. (**b**) Exemple de développement de lichens crustacés et fruticuleux après retrait de la végétation dominante, illustrant la colonisation rapide des surfaces exposées par des espèces pionnières. Ces observations sont cohérentes avec les résultats montrant une augmentation de la richesse spécifique des lichens après suppression du sous-bois, notamment liée à la libération d'espace et à la diversification des microhabitats, favorisant ainsi notamment des genres pionniers tels que *Placynthiella, Trapeliopsis* ou *Cladonia*. Figure tirée de Fanin al. (2025) - *Oikos*.

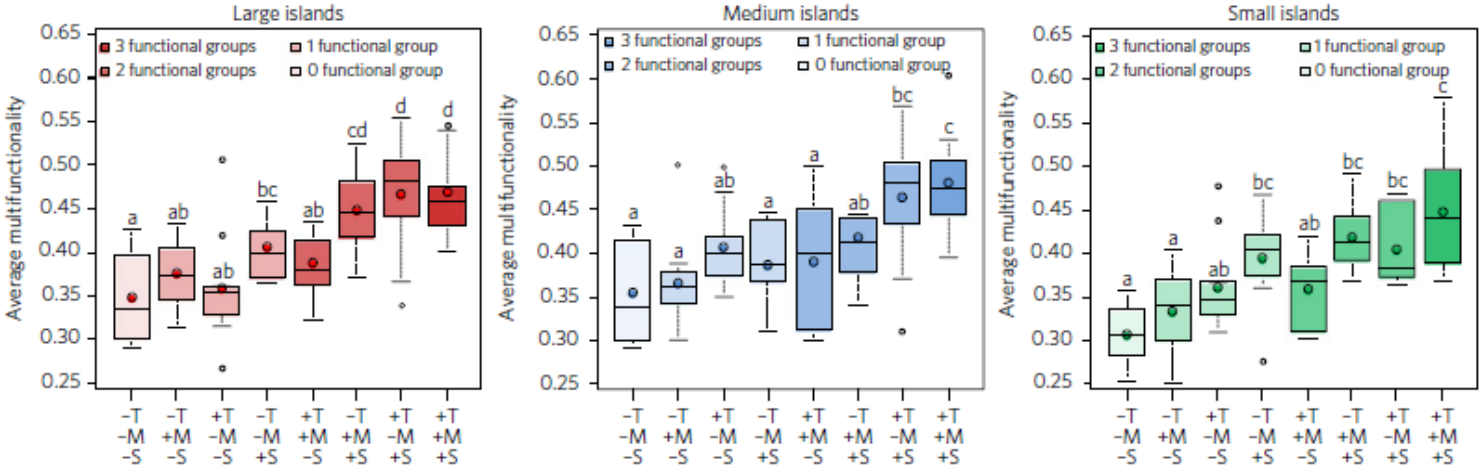



**Figure 65 - Effets de la suppression d'espèces et de groupes fonctionnels de végétaux sur la multifonctionnalité des écosystèmes le long d'un gradient d'écosystèmes.** La figure montre comment la perte de groupes fonctionnels végétaux (arbres [T], mousses [M] et arbustes [S]) influence la multifonctionnalité des écosystèmes dans des îles de tailles contrastées. Les notations +M, +S, +T indiquent la présence du groupe fonctionnel concerné, alors que -M, -S, -T correspondent à son retrait expérimental. Les boxplots illustrent la réponse de la multifonctionnalité moyenne pour différentes combinaisons de retraits. Globalement, la diminution de la diversité fonctionnelle conduit à une baisse de la multifonctionnalité, bien que l'intensité de cet effet varie selon le contexte écologique et le stade successional. Les lettres indiquent des différences significatives entre traitements ($P < 0.05$). Figure tirée de Fanin al. (2025) - *Nature Ecology and Evolution*.

-blages d'espèces vers des communautés davantage adaptées à des conditions plus ouvertes et plus exposées. Certaines lignées de lichens, notamment des groupes de **crustoses** et de **fruticuleux**, colonisent préférentiellement les zones ouvertes lorsque la couverture arbustive disparaît, modifiant ainsi la composition fonctionnelle des communautés de surface (Asplund & Wardle 2016). Ces mesures par **ADN** ont été confirmées par des **observations de terrain** montrant par ailleurs que la suppression des arbustes et de la végétation de sous-bois favorise directement la colonisation des sols nus par les lichens, notamment le taxon ***Cladonia borealis***, qui est une espèce colonisatrice des milieux ouverts (**Figure 64**). Pris ensemble, ces résultats indiquent que les dynamiques de succession végétale influencent directement la structuration des communautés cryptogamiques, lesquelles modifient à leur tour le fonctionnement du sol. Ils montrent par ailleurs que l'usage de l'ADN ciblé peut être utile pour étudier la diversité d'autres groupes d'organismes, comme ici les lichens. Cependant, on connaît encore très peu de choses sur la manière dont les changements de **composition des communautés lichéniques** se traduisent en **modifications fonctionnelles** des processus biogéochimiques du sol, notamment en ce qui concerne leur influence sur les communautés microbiennes sous-jacentes, la fixation de l'azote et la dynamique de décomposition, constituant aujourd'hui un important champ de recherche à développer.

#### 3.2.2.4 La perte de biodiversité influence souvent la multifonctionnalité des écosystèmes.

La diversité biologique n'influence pas uniquement des **processus isolés** du fonctionnement des sols, mais conditionne également la capacité des écosystèmes à maintenir **simultanément plusieurs fonctions écologiques**. Cette propriété, qualifiée de '**multifonctionnalité**', correspond à la capacité d'un écosystème à assurer en parallèle différents processus, tels que la décomposition de la MO, le recyclage des nutriments, la production végétale et le maintien de l'activité biologique du sol (Byrnes et al., 2014). Mes travaux ont montré que la **perte de biodiversité**, qu'elle concerne les communautés végétales ou microbiennes, peut entraîner une diminution de cette **multifonctionnalité**. Dans des écosystèmes boréaux soumis à des manipulations expérimentales de la végétation vu précédemment, nous avons également étudié les effets de la **suppression d'espèces de buissons** et/ou de **groupes fonctionnels végétaux** (**arbres, buissons** et **mousses**) sur le fonctionnement global des écosystèmes (Fanin et al., 2018). La multifonctionnalité a été évaluée à partir d'un ensemble de fonctions du sol et de la végétation mesurées simultanément, permettant d'estimer la capacité des écosystèmes à maintenir plusieurs processus à des niveaux élevés. Comme l'illustre la **Figure 65**, la réduction progressive du nombre de groupes fonctionnels de végétaux entraîne une diminution de la **multifonctionnalité moyenne**, un effet observé de manière systématique entre des stades contrastés de succession écologique. Cet effet résulte probablement de la perte de **complémentarité fonctionnelle** entre groupes végétaux, qui réduit à la fois la **diversité des ressources** et la variété des **niches disponibles** pour les **organismes du sol**. Il en découle un **affaiblissement** des **interactions biotiques** et des **flux de carbone** vers le sol, se traduisant ainsi par une diminution des fonctions comme le stockage du carbone et la décomposition. Il est important de noter que la **suppression sélective d'espèces** au sein d'un même groupe fonctionnel, comme les buissons éricacés, produit des effets similaires, bien que d'amplitude plus faible, à ceux observés lors de la disparition complète d'un groupe fonctionnel végétal, et conduit également à une **diminution** globale de la **multifonctionnalité**.

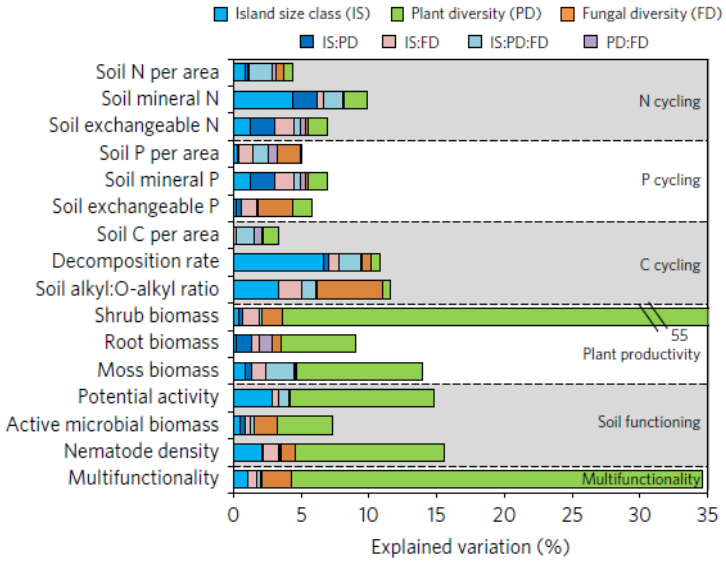



**Figure 66 - Importance relative de la diversité végétale, de la diversité fongique et du contexte environnemental sur le fonctionnement des écosystèmes.** Part de variation des fonctions écosystémiques expliquée par la diversité végétale, la diversité fongique, le contexte environnemental (taille des îles) et leurs interactions. La diversité végétale apparaît comme le principal facteur expliquant la productivité et la multifonctionnalité, tandis que le contexte environnemental et les interactions biotiques modulent ces effets selon les fonctions considérées. Figure tirée de Fanin al. (2025) - *Nature Ecology and Evolution*.

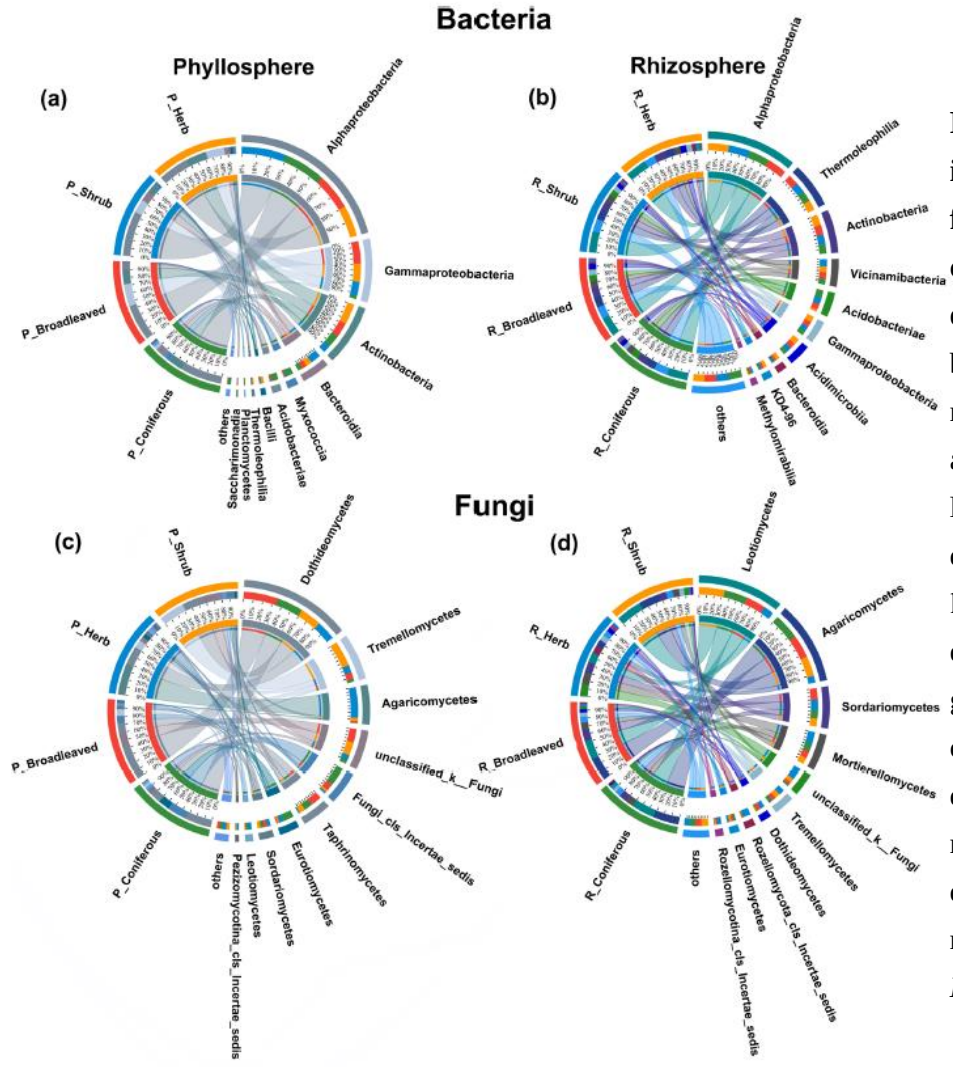



**Figure 67 - Diagrammes circulaires illustrant les associations entre groupes fonctionnels de plantes et principales classes microbiennes dans la phyllosphère et la rhizosphère.** (**a-b**) communautés bactériennes, (**c-d**) communautés fongiques. La moitié gauche de chaque diagramme correspond aux différents groupes fonctionnels végétaux, et la moitié droite aux classes microbiennes dominantes. Les anneaux internes indiquent l'abondance relative de chaque groupe microbien, et les liens relient les classes microbiennes aux groupes de plantes avec lesquels elles co-occurent. Cette représentation met en évidence des associations spécifiques entre végétation et microbiomes, ainsi que des différences marquées de structure des réseaux entre phyllosphère et rhizosphère. Figure tirée de Wang al. (2025) - *Plant and Soil*.

Ces effets ne se limitent cependant pas à la diversité végétale. Dans ce même système, nous avons montré que la **richesse spécifique** des **communautés fongiques** est également positivement associée à la multifonctionnalité des sols, même après prise en compte de la diversité végétale. L'augmentation de la diversité fongique s'accompagne ainsi d'une augmentation du nombre de fonctions maintenues simultanément à des niveaux élevés, indiquant que **différentes espèces fongiques** contribuent à des **fonctions complémentaires** sur le fonctionnement du sol (**Figure 66**). Ces résultats suggèrent que la multifonctionnalité repose sur une distribution des rôles fonctionnels entre espèces, de sorte que la perte de biodiversité réduit progressivement la capacité de l'écosystème à maintenir simultanément plusieurs processus. La biodiversité agit donc comme un mécanisme d'**assurance fonctionnelle**, permettant le maintien du fonctionnement global malgré les variations environnementales ou les perturbations. Toutefois, si ces résultats montrent clairement que la **diversité biologique favorise la multifonctionnalité** des écosystèmes, les mécanismes précis reliant diversité microbienne, interactions biotiques et fonctionnement biogéochimique restent encore mal compris. En particulier, la manière dont les **interactions** entre **communautés végétales**, **microbiennes** et de faune contribuent conjointement à la stabilité des fonctions écosystémiques devrait constituer un axe majeur de recherche pour mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes terrestres.

## 3.3 Interactions biotiques au sein des communautés microbiennes

### 3.3.1 Co-occurrence de microorganismes entre groupes fonctionnels de plantes

Les communautés microbiennes associées aux plantes résultent d'**interactions complexes** entre traits végétaux, compartiments biologiques et conditions environnementales. Avant d'essayer de comprendre les interactions biotiques entre microorganismes, il paraissait important d'en comprendre la distribution des taxas microbiens et leur diversité entre différents groupes fonctionnels de plantes. Par ailleurs, étant donné l'importance des organismes de la phyllophère dans les premières étapes de décomposition de la litière une fois tombée au sol (cf. Section 2.3.2), comprendre la **distribution** et la **co-occurrence** de taxons microbiens entre feuille (phyllosphère) et racines (rhizosphère) est également une étape importante pour anticiper de potentielles interactions entre microorganismes. C'est dans ce cadre que nous avons cherché à comprendre la co-occurrence de microorganismes dans la phyllosphère et la rhizosphère entre différents **organes** et **groupes fonctionnels de plantes** dans les travaux de thèse de Lei Wang. La **Figure 67** illustre les relations de co-occurrence entre **groupes fonctionnels de plantes** et **principales classes microbiennes** dans la **phyllosphère** et la **rhizosphère**. Cette représentation met en évidence plusieurs résultats majeurs. D'abord, la composition microbienne diffère fortement entre phyllosphère et rhizosphère, confirmant un **filtrage écologique** lié au compartiment. Ensuite, certains taxons microbiens apparaissent connectés à plusieurs groupes fonctionnels végétaux, traduisant des **associations généralistes**, tandis que d'autres montrent des relations plus spécifiques suggérant une **spécialisation liée aux traits des plantes hôtes** (Wang et al., 2025). Enfin, la densité et l'organisation des connexions indiquent que la rhizosphère présente un **réseau d'interactions plus complexe** et **diversifié** que la **phyllosphère**, reflétant des environnements possiblement plus hétérogènes et plus favorables aux interactions biotiques. En général, la rhizosphère présente une diversité microbienne plus éle-

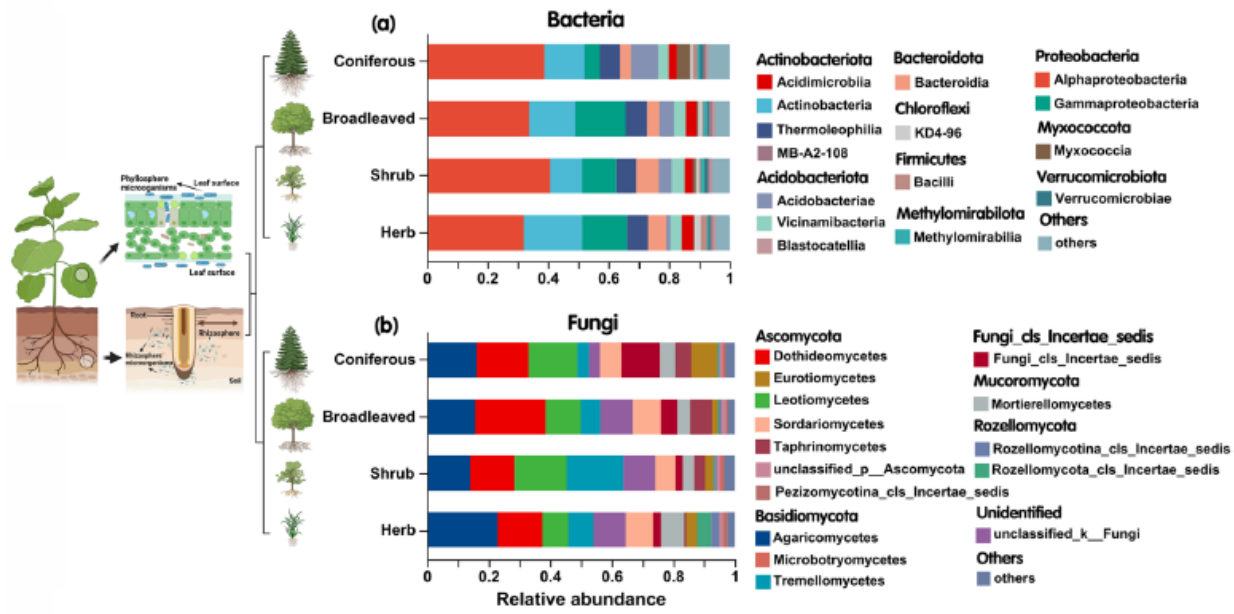



**Figure 68 - Co-occurrence des classes microbiennes communes entre la phyllosphère et la rhizosphère pour différents groupes fonctionnels végétaux (conifères, feuillus, arbustes et herbacées).** Le pannel (**a**) présente les bactéries et le pannel (**b**) les champignons. Chaque barre correspond à un groupe fonctionnel de plantes et montre la proportion relative des classes microbiennes détectées simultanément dans les compartiments aériens et racinaires. Les couleurs indiquent les différentes classes taxonomiques, tandis que la longueur des segments reflète leur abondance relative normalisée. Cette représentation met en évidence l'existence d'un noyau de classes microbiennes partagées entre phyllosphère et rhizosphère, dont l'importance relative varie selon le type de végétation et entre bactéries et champignons. Figure tirée de Wang al. (2025) - *Plant and Soil*.

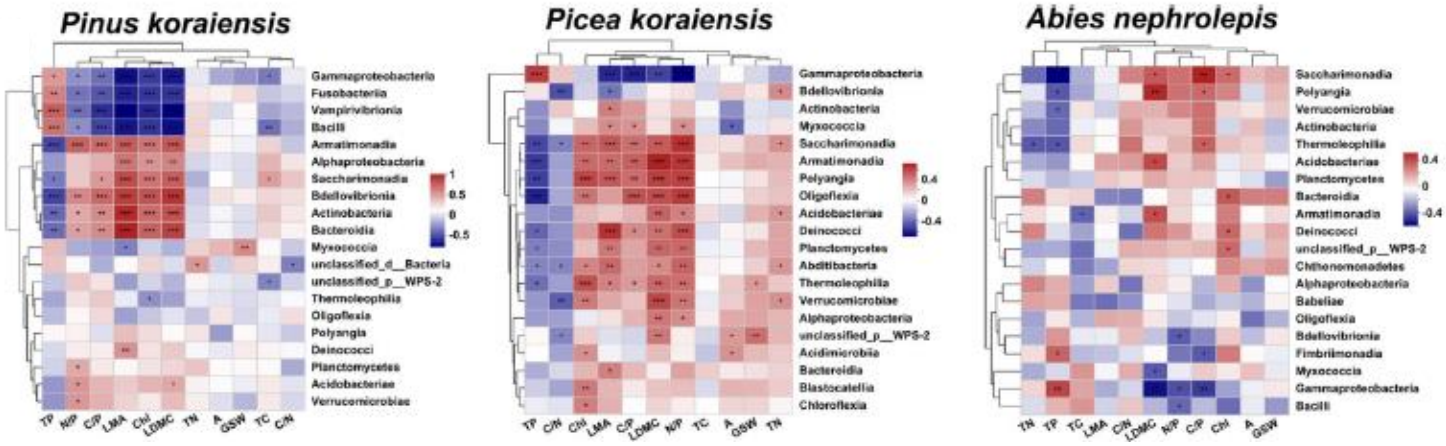



**Figure 69 - Heatmaps montrant les corrélations entre les traits des feuilles et les principales classes bactériennes associées à trois espèces de conifères.** Les colonnes correspondent aux différents traits foliaires, tandis que les lignes représentent les classes microbiennes dominantes. Les couleurs indiquent la force et le sens des corrélations de Spearman (rouge : positives ; bleu : négatives). Cette figure met en évidence que les traits foliaires constituent un facteur structurant important des communautés bactériennes, avec des réponses spécifiques selon les espèces d'arbres et les groupes microbiens. La même représentation pour les classes fongiques peut être retrouvée dans l'article d'origine. Figure tirée de Wang al. (2024) - *Microbial Ecology*.

vée, indiquant un environnement plus stable et enrichi en ressources carbonées *via* la rhizodéposition, alors que la **phyllosphère** représente un **habitat** plus contraignant, soumis à de fortes fluctuations microclimatiques. Ces observations rejoignent les travaux antérieurs décrivant la **phyllosphère** comme un environnement **sélectif** dominé par des microorganismes capables de **tolérer le stress hydrique** et les **variations thermiques**, tandis que la rhizosphère favorise des communautés plus diversifiées et métaboliquement actives (Vorholt, 2012 ; Bulgarelli et al., 2013).

La structuration taxonomique observée révèle également des motifs cohérents entre groupes fonctionnels végétaux. Certaines classes bactériennes, notamment les ***Alphaproteobacteria***, sont largement représentées dans différents compartiments, suggérant des stratégies **écologiques généralistes** (**Figure 68**). Chez les champignons, les ***Dothideomycetes*** apparaissent principalement associés aux **tissus aériens**, alors que les ***Agaricomycetes*** sont davantage liés aux **compartiments racinaires**. Ces résultats soutiennent l'idée que les microorganismes combinent des spécialisations liées à l'**organe** hôte avec une certaine capacité de **dispersion** entre compartiments, contribuant à la cohérence globale du microbiome végétal. Un autre résultat important concerne l'influence des groupes fonctionnels de plantes sur la co-occurrence de certains taxons microbiens. Les plantes **herbacées** présentent une plus **grande similarité** entre communautés **aériennes** et **souterraines**, probablement en raison d'une **moindre distance physique** entre **organes** et d'une connectivité plus forte avec le sol. À l'inverse, les **espèces ligneuses** de grande taille montrent une plus forte **différenciation** entre **compartiments**, suggérant que l'**architecture végétale** agit comme un **filtre supplémentaire** limitant la **dispersion** microbienne. Dans l'ensemble, ces résultats illustrent que les communautés microbiennes ne sont pas simplement structurées par le compartiment végétal, mais également par la diversité fonctionnelle des plantes, soulignant le rôle central de la végétation dans l'organisation spatiale et écologique des communautés microbiennes.

En plus de ces résultats, l'étude de Wang et al. (2024) apporte un éclairage complémentaire en montrant que les **traits fonctionnels** des plantes constituent des déterminants majeurs de la composition microbienne de la **phyllosphère**. Des traits tels que la surface foliaire spécifique, la teneur en matière sèche des feuilles ou les ratios stœchiométriques influencent directement la **composition taxonomique** des communautés microbiennes (**Figure 69**). Ce travail complémentaire suggère que la **co-occurrence** entre **microorganismes** résulte d'un **double filtrage écologique** : un filtrage lié au compartiment végétal, déterminé par les conditions **microclimatiques** et la **disponibilité des ressources**, et un **filtrage fonctionnel** imposé par les **traits** des plantes hôtes. Dans cette perspective, la diversité fonctionnelle végétale apparaît comme un facteur structurant non seulement la **composition des communautés microbiennes**, mais également les **associations** qui s'établissent entre leurs **membres**. La plante peut ainsi être envisagée comme un ensemble d'**habitats interconnectés** au sein desquels les traits fonctionnels des espèces végétales façonnent la distribution spatiale, l'assemblage et les **réseaux de co-occurrence** des microorganismes. Cette organisation suggère que ces derniers ne répondent pas uniquement aux contraintes imposées par leur hôte, mais qu'ils interagissent également entre eux au sein de **communautés fortement structurées**. Comprendre ces **interactions entre microorganismes** devient dès lors essentiel pour expliquer l'**émergence des propriétés fonctionnelles** des microbiomes végétaux et leurs conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes. Cette question constitue le point de départ de la section suivante, consacrée au rôle des interactions microbiennes.

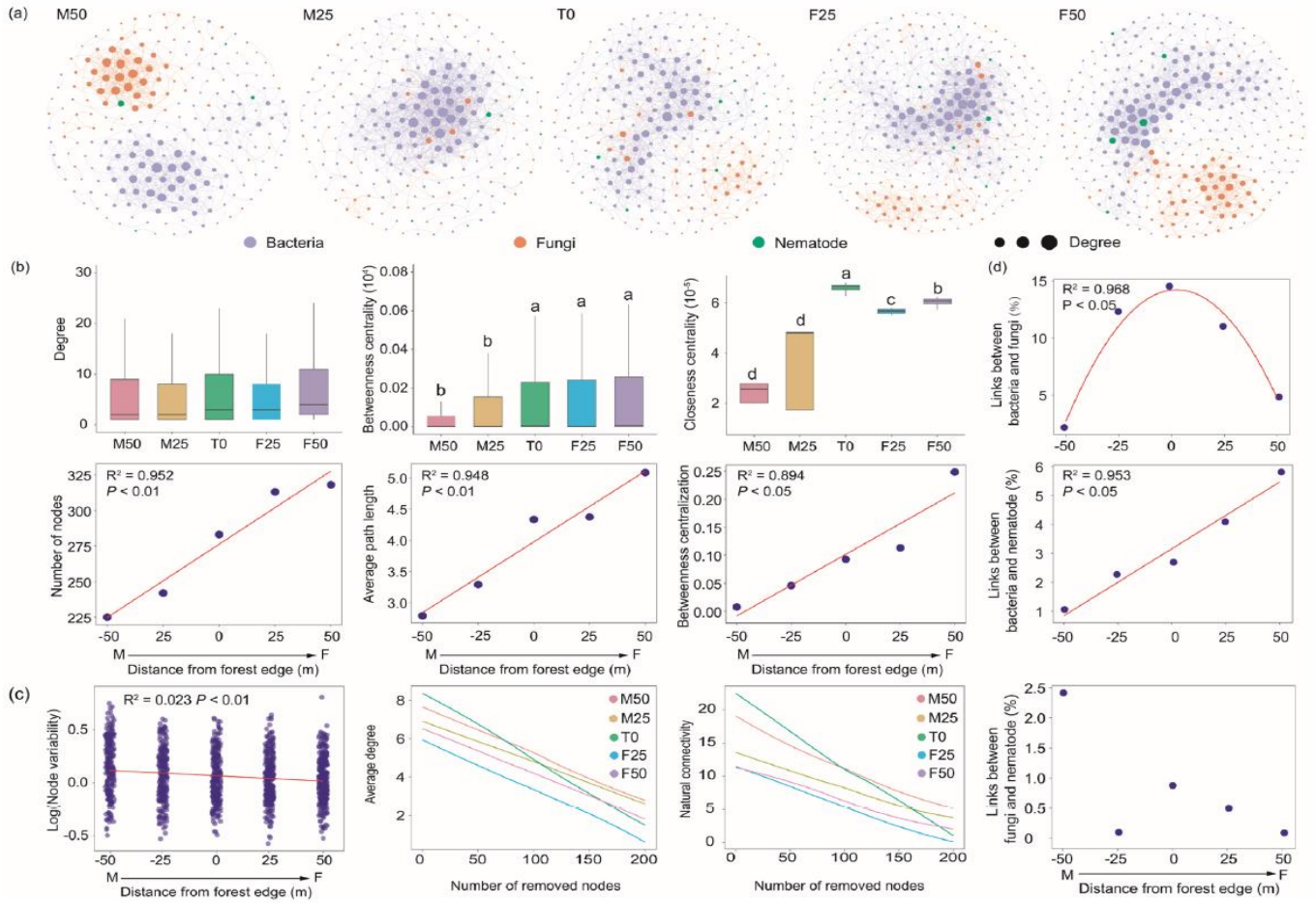



**Figure 70 - Réseaux trophiques microbiens du sol le long d'un gradient de savanne à lisière forestière.** La figure montre l'organisation des réseaux de co-occurrence entre bactéries, champignons et nématodes selon la position le long d'un gradient de steppe vers forêt (de M50 à F50). Les réseaux (**a**) illustrent les interactions potentielles entre groupes microbiens. Les analyses de complexité (**b**) indiquent une augmentation progressive du nombre de connexions et de la structuration du réseau vers l'intérieur de la forêt. Les indicateurs de stabilité (**c**) montrent que cette organisation influence la robustesse des réseaux face à la perte de taxons. Enfin, la proportion des liens entre groupes biologiques (**d**) révèle que les interactions entre microorganismes varient selon le contexte environnemental. Cette figure met en évidence que la position dans le paysage module non seulement la composition des communautés microbiennes, mais aussi la manière dont elles interagissent entre elles. Les sols situés plus loin de la lisière présentent des réseaux plus complexes et plus connectés, suggérant une organisation trophique plus intégrée, susceptible d'influencer le fonctionnement et la stabilité des processus biologiques du sol. Figure tirée de Li al. (2022) - *Soil Biology Biochemistry*.

### 3.3.2 Interactions microorganismes-microorganismes

Les communautés microbiennes du sol constituent des réseaux complexes d'organismes en interaction constante, où **compétition**, **facilitation** et **antagonismes** structurent la dynamique des communautés et conditionnent la transformation de la MO. Les microorganismes entrent notamment en compétition pour l'accès aux substrats disponibles, produisent des **enzymes extracellulaires** permettant d'exploiter des ressources complexes et sécrètent des **métabolites secondaires** capables d'inhiber des compétiteurs voisins. Parallèlement, de nombreux processus reposent sur des mécanismes de **facilitation métabolique**, où les produits de dégradation générés par certaines espèces deviennent des ressources pour d'autres, conduisant à une organisation en **réseaux trophiques microbiens interdépendants**. Cependant, ces interactions ne sont pas statiques et varient fortement en fonction des contraintes environnementales et des conditions locales. Les **gradients environnementaux**, qu'ils soient liés aux conditions microclimatiques, aux perturbations ou à la structure des habitats, modifient la composition des communautés biologiques du sol ainsi que l'intensité et la nature des interactions entre microorganismes et faune du sol. Ces changements peuvent profondément influencer la **stabilité des réseaux trophiques souterrains** et, par conséquent, le fonctionnement biogéochimique des sols.

Les travaux de post-doctorats de Li et al. (2022) illustrent clairement cette dynamique en analysant la structure des réseaux d'interactions entre **bactéries** et **champignons** le long d'un gradient spatial de conditions environnementales et édaphiques allant de la steppe vers la forêt. Ici, nous avons montré que la distribution des **interactions** entre bactéries et champignons **varie** fortement en fonction de la **distance à la lisière forestière**, traduisant une **réorganisation** des **réseaux microbiens** marquée par des modifications importantes de leur **connectivité** et de leur **organisation globale** (**Figure 70**). En steppe ou dans les zones de forêt (extrémités du gradient), les communautés **bactériennes** (violet) et **fongiques** (orange) apparaissent relativement **compartimentées**, formant des sous-réseaux faiblement interconnectés, ce qui suggère une **moindre intégration** entre **voies bactériennes** et **fongiques** de décomposition. À l'inverse, au niveau de la **lisière entre les deux types d'écosystèmes**, les **réseaux** deviennent nettement plus **interconnectés**, avec une **augmentation des liens entre bactéries et champignons**, indiquant une interaction plus étroite entre ces groupes et une **organisation trophique plus intégrée**. En lien à ces résultats, les propriétés topologiques des réseaux, telles que le nombre de connexions, la longueur moyenne des chemins ou différentes mesures de centralité, varient également significativement le long du gradient environnemental, et traduisent des modifications dans la manière dont les organismes sont connectés et potentiellement dans la circulation de l'énergie et des nutriments au sein des réseaux trophiques du sol.

Ces résultats montrent ainsi que les **conditions environnementales** ne modifient pas seulement la composition des communautés du sol, mais **restructurent** profondément les **réseaux d'interactions biologiques** qui contrôlent le fonctionnement des sols. La compréhension du fonctionnement biologique des sols nécessite donc non seulement l'étude de la **diversité** des organismes présents, mais aussi celle des **réseaux d'interactions** qui les relient et qui varient fortement selon les contextes environnementaux. La prochaine étape sera de constituer ces réseaux en prenant en compte les différences entre organes de plantes afin d'avoir une vision encore plus globale des communautés microbiennes au cours de la transition entre écosystèmes.

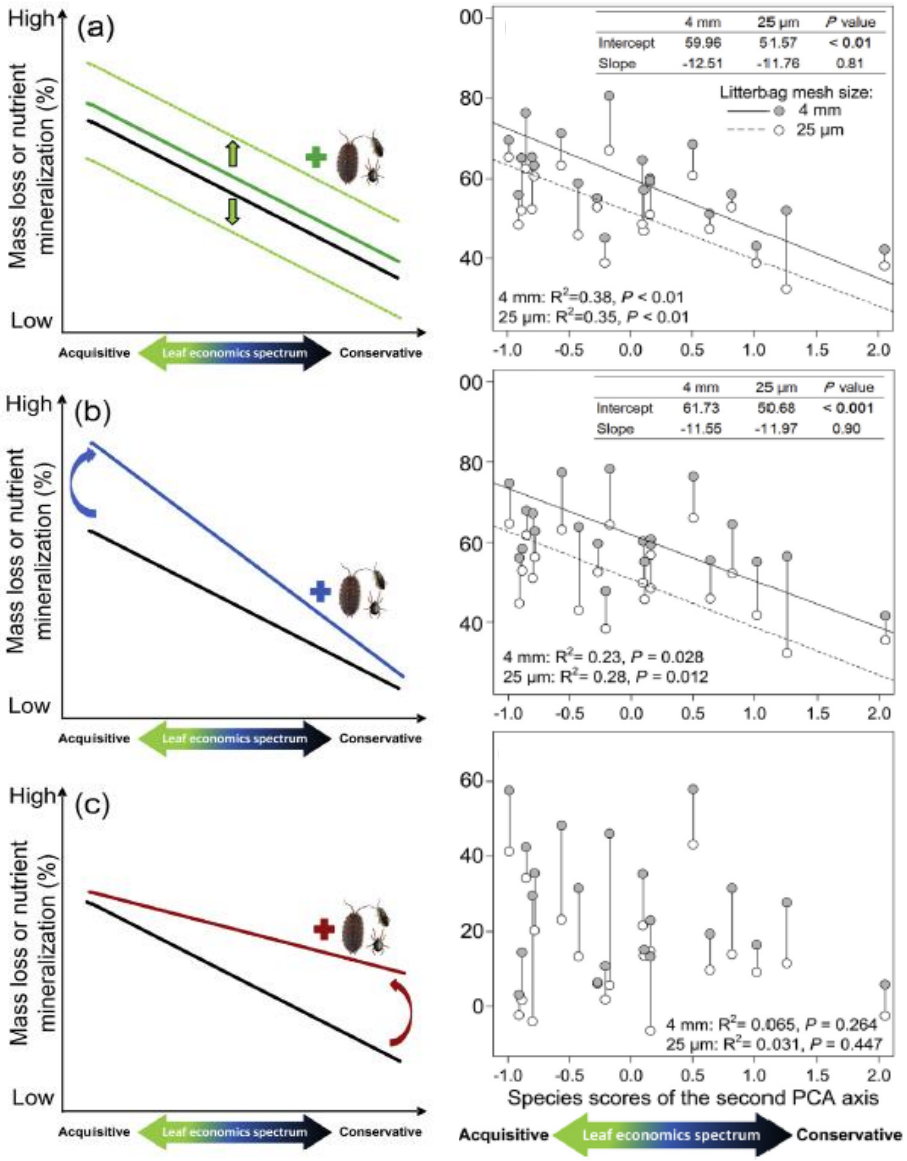
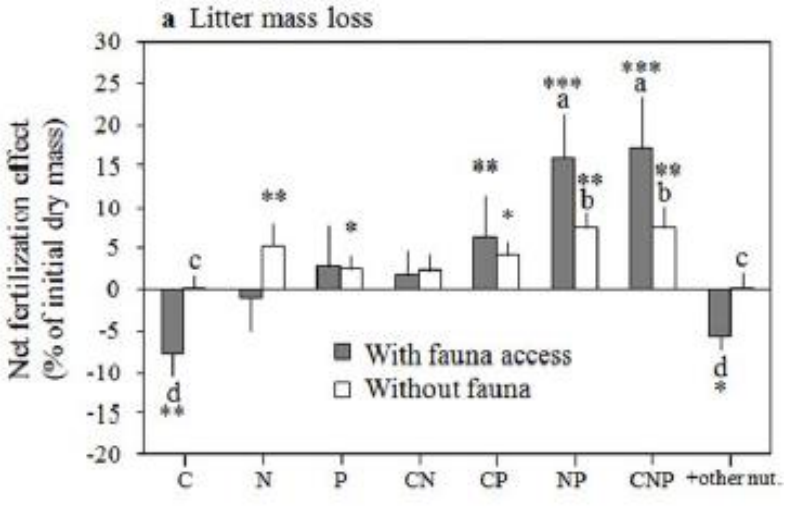



**Figure 71 - Effets de la faune du sol sur la relation entre stratégies des plantes et décomposition de la litière le long du 'leaf economics spectrum'.** À gauche, trois schémas conceptuels présentant les hypothèses sur le rôle de la méso- et macro-faune dans la décomposition : (**a**) effet additif uniforme augmentant la décomposition sans modifier la relation avec le LES, (**b**) effet plus marqué sur les litières acquisitives, et (**c**) effet plus fort sur les litières conservatrices. À droite, résultats expérimentaux obtenus sur des litières de 21 espèces arborées incubées avec ou sans faune, montrant les pertes de masse, de carbone et d'azote en fonction de la position des espèces sur le LES. Les pentes similaires entre traitements indiquent que la faune n'altère pas la relation entre traits foliaires et décomposabilité, mais augmente globalement les pertes de masse et de carbone, traduisant un effet principalement additif. Aucun effet net n'est observé pour les pertes d'azote. Figure adaptée de Lin al. (2019) - *Soil Biology Biochemistry*.

**Figure 72 - Effet net de la fertilisation sur la perte de masse de litière selon la présence de la faune du sol.** Effets nets de traitements de fertilisation (C, N, P et leurs combinaisons) sur la perte de masse de la litière. Les barres grises représentent les traitements avec accès de la faune du sol (mailles larges), tandis que les barres blanches correspondent aux traitements sans faune (mailles fines). Les résultats montrent que la présence de la faune amplifie généralement l'effet des apports nutritifs sur la décomposition de la litière, en particulier lorsque plusieurs nutriments sont combinés. Figure adaptée de Fanin al. (2012) - *PlosOne*.



### 3.3.3 Rôle de la faune du sol dans la relation entre ressources et décomposition de la litière

La décomposition de la litière constitue un processus clé du cycle du carbone et des nutriments dans les écosystèmes terrestres et dépend étroitement à la fois de la qualité des ressources végétales et de l'activité des organismes du sol (Parton et al., 2007 ; Manzoni et al., 2008 ; Cornwell et al., 2008). Comme vu en Section 1.1, le **leaf economics spectrum** (LES) décrit un gradient fonctionnel allant d'espèces à stratégie **acquisitive**, produisant des tissus riches en ressources et rapidement décomposables, à des espèces **conservatrices** caractérisées par des tissus plus structuraux et plus résistants à la décomposition (Wright et al., 2004 ; Freschet et al., 2012). Cependant, le rôle de la **faune** le long de ce gradient fonctionnel reste encore mal compris, notamment quant à sa capacité à moduler la relation entre la qualité des litières et les vitesses de décomposition. La **Figure 71** synthétise l'approche que l'on a testée dans Lin et al. (2019) concernant le rôle de la méso- et macrofaune sur la relation entre LES et décomposition. Trois scénarios ont été envisagés : (i) une **contribution constante** de la faune indépendamment de la qualité de la litière, se traduisant par un décalage global des taux de décomposition ; (ii) un effet **plus fort** sur les litières de **haute qualité** issues d'espèces **acquisitives** ; ou (iii) un effet renforcé sur les **litières conservatrices**, généralement plus **pauvres** en ressources. Les résultats expérimentaux issus de l'incubation de litières provenant **de 21 espèces arborées** en forêt subtropicale montrent que les relations entre le gradient du LES et les pertes de masse ou de carbone conservent des pentes similaires entre traitements, mais se caractérisent par un décalage **vers des valeurs plus élevées en présence de la faune** du sol. Autrement dit, la faune accélère la décomposition sans modifier la relation fondamentale entre stratégie foliaire et décomposabilité. Cette réponse relativement uniforme suggère que les décomposeurs agissent surtout *via* des mécanismes généraux, tels que la fragmentation de la litière, l'augmentation de la surface colonisable et la stimulation indirecte de l'activité microbienne, plutôt que par une **sélection ciblée des substrats**, du moins dans des environnements où l'activité biologique est très active (Seastedt, 1984 ; Hättenschwiler & Jørgensen, 2010 ; Handa et al., 2014). Ces résultats indiquent également que la décomposition est principalement contrôlée par des **traits structuraux** liés au carbone plutôt que par la seule **stœchiométrie élémentaire**, en cohérence avec l'hypothèse d'une limitation énergétique des décomposeurs (Fanin & Bertrand, 2016 ; Manzoni et al., 2010). Ainsi, les stratégies végétales déterminent le cadre fonctionnel de la décomposition le long du LES, tandis que la **faune** agit surtout comme un amplificateur des flux de décomposition.

Ce rôle d'amplificateur de la décomposition a également été observé dans plusieurs expérimentations que j'ai menées. Dans Fanin et al. (2012), la présence de la faune du sol modifie fortement les effets de la fertilisation sur la perte de masse de la litière. Les traitements **nutritifs combinés** (notamment NP et CNP) augmentent nettement la décomposition, et cet effet est généralement plus marqué lorsque la **faune a accès** à la litière (**Figure 72**). À l'inverse, certains traitements simples produisent des réponses plus faibles, voire négatives, montrant que la disponibilité relative des éléments nutritifs conditionne l'action des décomposeurs. Ces résultats indiquent que la faune agit principalement en facilitant l'**utilisation des ressources**, plutôt qu'en modifiant la hiérarchie des effets des nutriments. Ainsi, la décomposition résulte d'une interaction entre **qualité des ressources**, **disponibilité en nutriments** et **activité de la faune**, cette dernière jouant un rôle clé dans l'intensification des flux au cours de la décomposition.

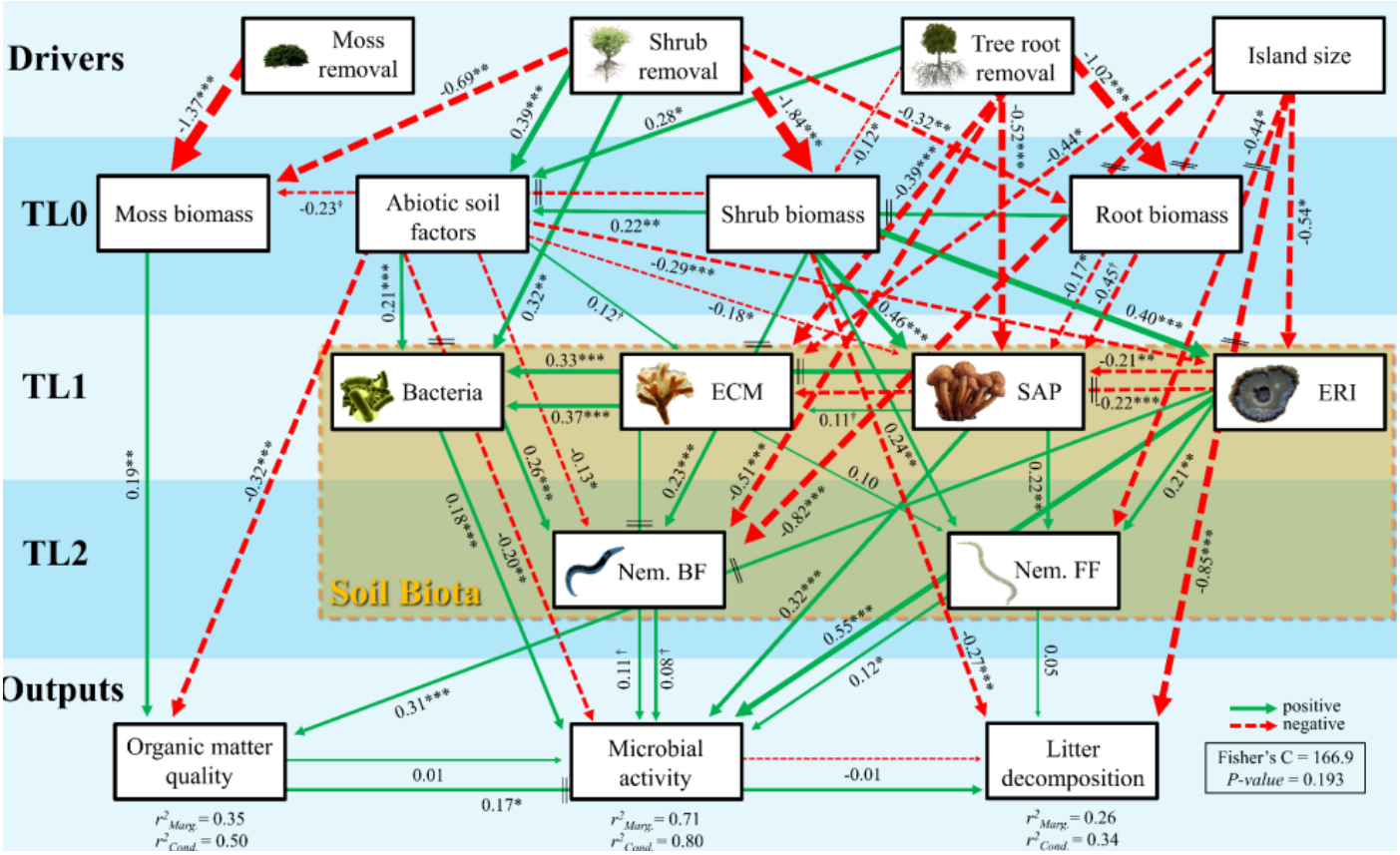



**Figure 73 - Modèle d'équations structurelles décrivant les effets des suppressions de groupes fonctionnels de végétaux et de la taille des îles sur les communautés du sol et leurs fonctions associées.** Le schéma représente les relations directes et indirectes entre les facteurs expérimentaux (suppression des mousses, arbustes et racines, ainsi que la taille des îles qui représente différents types d'écosystèmes), les compartiments biologiques du sol et les fonctions écosystémiques. Les niveaux trophiques sont organisés du haut vers le bas : ressources et conditions abiotiques (TL0), microorganismes (TL1), nématodes (TL2) et variables de sortie (activité microbienne, qualité de la matière organique, décomposition). Les flèches vertes pleines indiquent des effets positifs, tandis que les flèches rouges pointillées représentent des effets négatifs ; l'épaisseur des flèches est proportionnelle à la force des relations standardisées. Le modèle met en évidence que les manipulations de la végétation modifient à la fois les facteurs abiotiques, la biomasse racinaire et la structure des communautés microbiennes et fongiques (saprotrophes, ectomycorhizes, éricoïdes), avec des répercussions en cascade sur l'activité microbienne et les processus de décomposition et de transformation de la matière organique. Figure adaptée de Fanin al. (2019) - *Ecology Letters.*

### 3.3.4 Interactions microorganismes-nématodes face à la perte de diversité végétale

Une large partie de la faune du sol agit indirectement sur les microorganismes en modifiant la structure et la distribution des ressources organiques dans le sol. La **mésofaune**, telle que les **collemboles** et les **acariens**, fragmentent les résidus végétaux, augmentant la surface accessible aux microorganismes et accélérant la colonisation microbienne de la matière organique. Parallèlement, les organismes ingénieurs de la **macrofaune** comme les **vers de terres** du sol redistribuent les ressources organiques dans le profil pédologique en mélangeant matière organique et fractions minérales, créant de nouveaux habitats microbiens et modifiant la distribution spatiale de l'activité biologique. Ces processus favorisent la formation de microsites riches en nutriments, stimulant localement la croissance microbienne. Enfin, la **microfaune** comme les **nématodes** et les **protozoaires**, intervient principalement par des interactions trophiques directes avec les communautés microbiennes. En se **nourrissant** de bactéries ou de champignons, ces organismes **régulent** la **biomasse** et la composition des communautés microbiennes tout en stimulant le recyclage des nutriments par la remise en jeu de composés minéraux rapidement assimilables.

Bien que n'étant pas un spécialiste de la faune du sol, j'ai toujours reconnu son rôle structurant à la fois pour les communautés microbiennes et pour le fonctionnement des écosystèmes. C'est pourquoi j'ai souvent cherché à développer des collaborations afin d'intégrer, lorsque cela était possible, le rôle des **différents groupes fauniques** dans mes analyses du fonctionnement des sols. A titre d'exemple, certains de mes travaux ont permis de quantifier les effets **directs** et **indirects** des suppressions de groupes fonctionnels végétaux sur **différents niveaux trophiques du sol** et leurs **fonctions** associées. La **Figure 73** illustre la manière dont les manipulations de la végétation se propagent à travers le **réseau trophique souterrain**. En particulier, les suppressions de mousses, d'arbustes ou de racines d'arbres modifient d'abord les ressources basales du système (biomasse végétale, biomasse racinaire et facteurs abiotiques du sol), ce qui entraîne ensuite des modifications coordonnées des communautés microbiennes, et notamment fongiques (en termes de guildes, cf Section 1.4.4), ainsi que des **niveaux trophiques supérieurs** représentés ici par les **nématodes**. Les liens mis en évidence montrent que les effets des changements de végétation s'expriment principalement par des **cascades indirectes** affectant simultanément la structure des communautés du sol, et en retour, des processus clés tels que l'activité microbienne, la qualité de la MO ou la décomposition. Cette organisation hiérarchique confirme un contrôle majoritairement ascendant (bottom-up), dans lequel la **disponibilité** '**énergétique**' issue de la végétation constitue le principal moteur de **l'organisation biologique** des sols (Fanin et al., 2019). Ces résultats s'inscrivent dans le cadre du mécanisme 'd'**energy starvation**', selon lequel la réduction des apports carbonés limite l'ensemble de la chaîne trophique souterraine (Eisenhauer et al., 2011 ; Chen et al., 2016). À l'inverse, certains groupes bactériens apparaissent davantage liés aux **propriétés abiotiques du sol**, notamment à la **disponibilité en nutriments**, soulignant une différenciation fonctionnelle entre compartiments bactériens et fongiques déjà suggérée dans les travaux antérieurs sur les réseaux trophiques du sol (Moore & Hunt, 1988 ; de Ruiter et al., 1995 ; Wardle & Yeates, 1993). Cette vision intégrée souligne une fois de plus l'importance de considérer les sols comme des **systèmes biologiques** fortement **interconnectés**, où les effets écologiques émergent des interactions entre niveaux trophiques plutôt que de l'action isolée d'un groupe d'organismes.

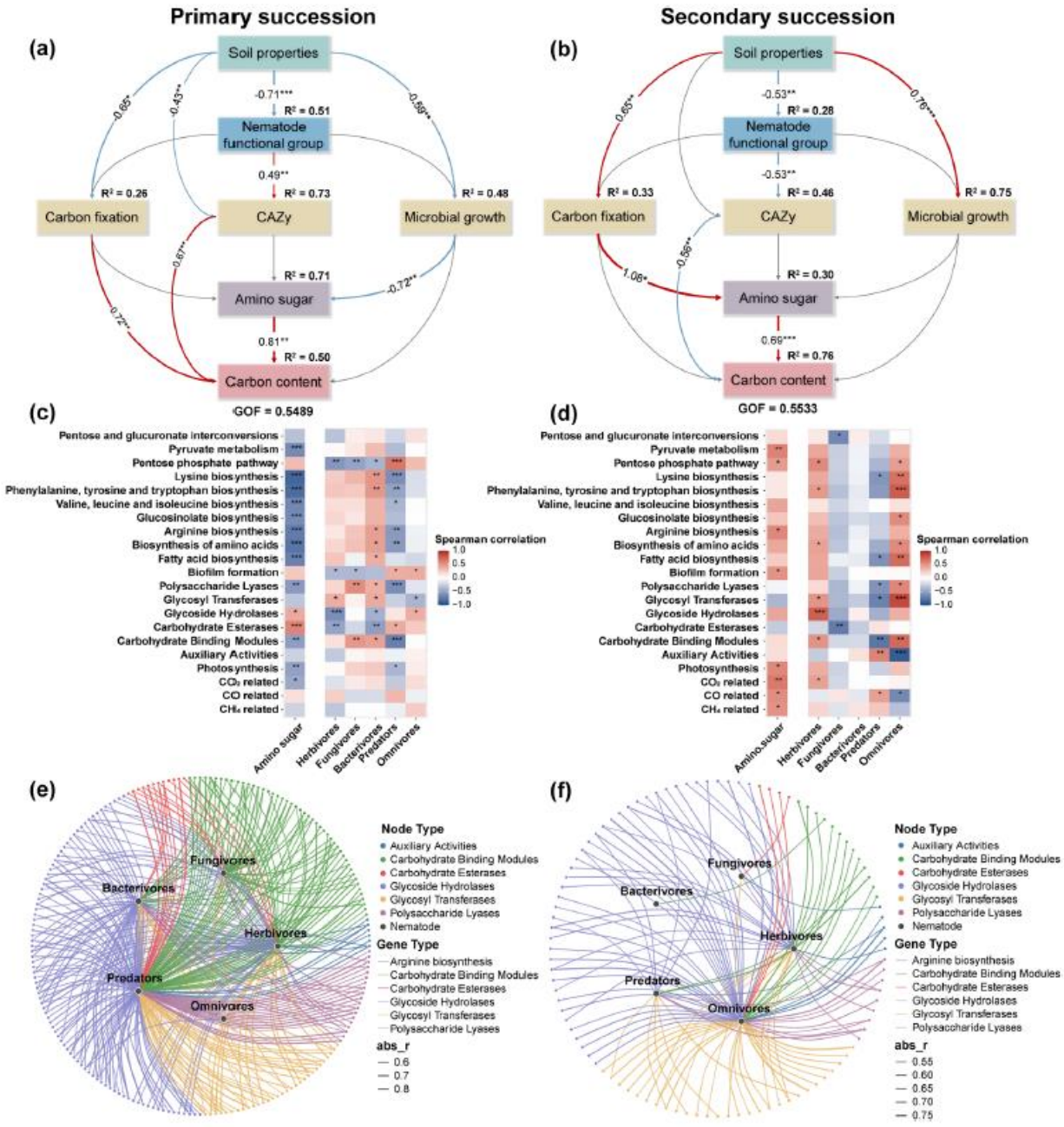



**Figure 74 - Relations entre propriétés du sol, faune du sol et métabolisme microbien vis-à-vis du carbone au cours des successions écologiques.** Modèles d'équations structurelles illustrant les liens entre propriétés édaphiques, groupes fonctionnels de nématodes, disponibilité en sucres simples, fonctionnement microbien et dynamique du carbone durant deux types de successions, i.e., primaire (**a**) et secondaire (**b**). Les pannels (**c-d**) présentent les corrélations entre fonctions microbiennes liées au métabolisme du carbone et groupes trophiques de nématodes, tandis que les réseaux de co-occurrence (**e-f**) montrent les interactions significatives entre faune du sol et gènes microbiens impliqués dans la dégradation du carbone. L'ensemble met en évidence une reconfiguration des interactions biotiques et des contrôles du cycle du carbone entre stades précoces et avancés de succession. Figure tirée de Du al. (2025) - *Global Change Biology*.

### 3.3.5 Structuration des réseaux biologiques et fonctionnement le long des gradients environnementaux

Les interactions entre **microorganismes et faune** du sol s'organisent également au sein de **réseaux trophiques** dont la structure évolue fortement au cours des **trajectoires écologiques**. Les gradients de succession, notamment après perturbation, modifient simultanément les propriétés du sol, la disponibilité des ressources et la composition des communautés biologiques, conduisant à une réorganisation progressive des réseaux biologiques souterrains et des mécanismes régulant le fonctionnement biogéochimique des sols (Wardle et al., 2004 ; Bardgett & van der Putten, 2014 ; Delgado-Baquerizo et al., 2016). La **Figure 74** illustre précisément cette dynamique en montrant comment les liens entre propriétés édaphiques, groupes fonctionnels de nématodes, gènes microbiens liés au métabolisme du carbone et fonctionnement global du sol évoluent entre **succession primaire** et **secondaire** (Du et al., 2025). Dans cet article, nous avons mis en évidence des **relations causales indirectes** où les propriétés du sol influencent la structure des communautés de **nématodes**, lesquelles modulent ensuite les processus microbiens *via* certaines **voies métaboliques** associées à la transformation du carbone. Les matrices de corrélations et les réseaux de co-occurrence confirment que ces interactions deviennent progressivement **plus structurées** au cours de la **succession**, traduisant une réorganisation des relations entre faune et microorganismes. Cette restructuration des réseaux biologiques s'accompagne de changements majeurs dans les mécanismes microbiens impliqués dans la dynamique du carbone. En particulier**, les variations dans la composition des nématodes** influencent indirectement l'expression des **gènes microbiens impliqués** dans la **dégradation de composés carbonés complexes** et la **production de biomasse**. Ces processus déterminent à leur tour la formation de **nécromasse microbienne**, désormais reconnue comme une composante majeure du carbone stable des sols via les mécanismes de stabilisation organo-minérale (Cotrufo et al., 2013 ; Liang et al., 2017 ; Sokol et al., 2019).

Par ailleurs, nos résultats ont également suggéré un **basculement fonctionnel** au cours de la succession écologique. Les **stades précoces** apparaissaient être dominés par des processus associés à une **croissance microbienne rapide** et à **une forte dynamique** de **transformation du carbone**, tandis que les **stades plus avancés** présentaient des **réseaux biologiques** plus intégrés et un fonctionnement orienté vers la **stabilisation du carbone**. Cette évolution rejoint certains travaux montrant qu'au fur et à mesure de la succession, le ralentissement des cycles de décomposition et l'augmentation des contraintes nutritives favorisent **l'accumulation de carbone d'origine microbienne** (Clemmensen et al., 2013 ; Averill et al., 2014). Ainsi, nous avons conclu que les changements progressifs de végétation et de propriétés du sol **réorganisent les interactions entre microorganismes et faune**, avec des conséquences directes sur la décomposition, le recyclage des nutriments et la stabilisation du carbone. Comprendre le fonctionnement des sols nécessite donc d'intégrer explicitement cette **dynamique des réseaux trophiques**, puisque les interactions observées à un moment donné reflètent en réalité une histoire écologique de long terme façonnant progressivement la structure et le fonctionnement des communautés du sol.

## 3.4 Synthèse - Biodiversité, interactions et fonctionnement des sols

Les différentes sections de l'**Axe 3** ont montré que le fonctionnement biologique des sols résulte d'une **cascade** d'**interactions** reliant végétation, microorganismes et faune du sol, dont l'**expression varie** selon les **contraintes environnementales** et les **trajectoires écologiques**. Mes travaux ont contribué à préciser plusieurs mécanismes reliant diversité biologique et fonctionnement des sols, notamment en montrant que la disponibilité des ressources, la composition des communautés végétales et les **interactions trophiques souterraines** contrôlent directement la dynamique de décomposition et les stocks de carbone organique du sol. Cependant, au-delà de ces avancées, il est important de discuter de plusieurs enseignements **majeurs émergents** quant aux limites actuelles de notre compréhension et aux **perspectives scientifiques** nécessaires pour intégrer pleinement la biodiversité dans les modèles de fonctionnement des sols.

### 3.4.1 Gestion des écosystèmes et fonctionnement du sol : vers des arbitrages explicites

Les travaux présentés dans cet axe montrent que les interactions biotiques plantes-microorganismes-faune influencent fortement les flux de carbone et leurs dynamiques, mais que leurs effets ne sont pas nécessairement convergents entre **production végétale** et **stockage de carbone dans les sols**. Cette dissociation entre productivité aérienne et souterraine constitue aujourd'hui l'un des principaux **angles morts des stratégies de gestion forestière** et de séquestration du carbone (Bon et al., 2023 ; Fanin et al., 2025). En particulier, de nombreuses pratiques sylvicoles reposent encore implicitement sur l'idée qu'une **augmentation de la production** de **biomasse végétale** conduit mécaniquement à une **augmentation des stocks de carbone des sols au global**. Pourtant, la littérature montre que la relation entre productivité forestière et stockage de carbone du sol est loin d'être systématique, et dépend fortement de la nature des flux de carbone transférés vers le sol et de la dynamique des communautés microbiennes (Laliberté et al., 2017 ; Crowther et al., 2016 ; Augusto et al., 2015). Les résultats obtenus dans les dispositifs expérimentaux de plantations forestières, notamment dans l'expérience **ORPHEE**, montrent que les monocultures optimisées pour la **production de biomasse aérienne** ne conduisent pas nécessairement à une **augmentation des stocks de carbone du sol**. Les peuplements mélangés peuvent au contraire favoriser des entrées souterraines de carbone plus importantes *via* une **production racinaire accrue**, un renouvellement plus important des racines fines et une stimulation de la **biomasse microbienne**, conduisant à un stockage dans certains horizons minéraux du sol, notamment les horizons intermédiaires (Maxwell et al., 2020 ; Fanin et al., 2022 ; Fanin et al., 2025). Ces résultats rejoignent les travaux récents suggérant que le **carbone stabilisé** dans les sols provient majoritairement de la **biomasse microbienne transformée** et non directement des résidus végétaux (Cotrufo et al., 2013 ; Liang et al., 2017). Cependant, ces bénéfices potentiels des mélanges forestiers restent fortement dépendants des conditions locales. Dans certains contextes, la **complémentarité** supposée entre espèces ne s'exprime pas, notamment lorsque des contraintes pédologiques limitent la partition verticale des racines, conduisant différentes essences à exploiter des couches de sol similaires (Altinalmazis-Kondylis et al., 2020). Ces résultats soulignent que les **bénéfices** attendus de la **diversité forestière ne sont pas universels** et nécessitent d'être évalués dans des **contextes environnementaux** spécifiques (cf. **Axe 4**).

La **gestion du sous-bois** constitue un **second levier** souvent négligé dans la gestion forestière. Les pratiques visant à réduire la compétition pour l'eau et les nutriments par la suppression des arbustes et de la végétation de sous-bois peuvent effectivement **stimuler la croissance des arbres**. Toutefois, nos travaux montrent que cette suppression entraîne fréquemment une diminution **des stocks de carbone des horizons superficiels** et une **réduction de l'activité microbienne** impliquée dans la transformation et la stabilisation du carbone du sol (Fanin et al., 2022 ; Bon et al., 2023). Ces résultats s'inscrivent dans un ensemble croissant de travaux montrant que certaines communautés de sous-bois, notamment les **arbustes éricacés** associés à des champignons **éricoides**, ralentissent la décomposition de la MO et favorisent l'accumulation de carbone dans les sols (Clemmensen et al., 2013 ; Averill et al., 2014 ; Fernandez & Kennedy, 2016). Ces observations révèlent une **divergence d'objectifs croissante entre production forestière** et **stockage de carbone**, divergence qui reste largement sous-estimée dans les **politiques** de gestion actuelles. Ainsi, j'en conclus que l'**optimisation** de la **croissance des arbres** ne garantit pas une **augmentation parallèle du stockage de carbone dans les sols**, et certaines pratiques visant à maximiser la production pourraient même réduire la stabilité des stocks de carbone à long terme.

Un autre point critique concerne la temporalité des réponses des sols aux pratiques de gestion. Les modifications de la **végétation** produisent souvent des **effets rapides** sur la biomasse aérienne, tandis que les **réponses des sols** peuvent s'exprimer sur des **décennies**. Ainsi, certaines pratiques peuvent sembler **favorables à court terme** mais entraîner **à long terme** une **diminution des stocks de carbone** souterrains, phénomène encore insuffisamment intégré dans les évaluations des politiques de gestion. Enfin, ces résultats soulignent la nécessité de **dépasser** une **vision strictement** '**productiviste**' **des écosystèmes** pour intégrer **explicitement** le **fonctionnement biologique des sols** dans les stratégies de gestion. Le maintien de la biodiversité souterraine, la préservation des réseaux trophiques du sol et la gestion des flux souterrains de carbone et nutriments apparaissent désormais comme des composantes essentielles des stratégies visant à concilier **production végétale**, **durabilité** d'**exploitation** des écosystèmes et **stockage de carbone sur le long terme**.

Au bilan, les résultats de ces travaux centré sur le rôle des microorganismes en lien à la diversité végétale et de faune invitent ainsi à repenser la gestion des écosystèmes forestiers non plus seulement comme un compromis entre **production** et **conservation**, mais aussi comme une optimisation conjointe des fonctions **aériennes** et **souterraines** des écosystèmes, en intégrant explicitement les mécanismes biologiques contrôlant la dynamique du carbone dans les sols.

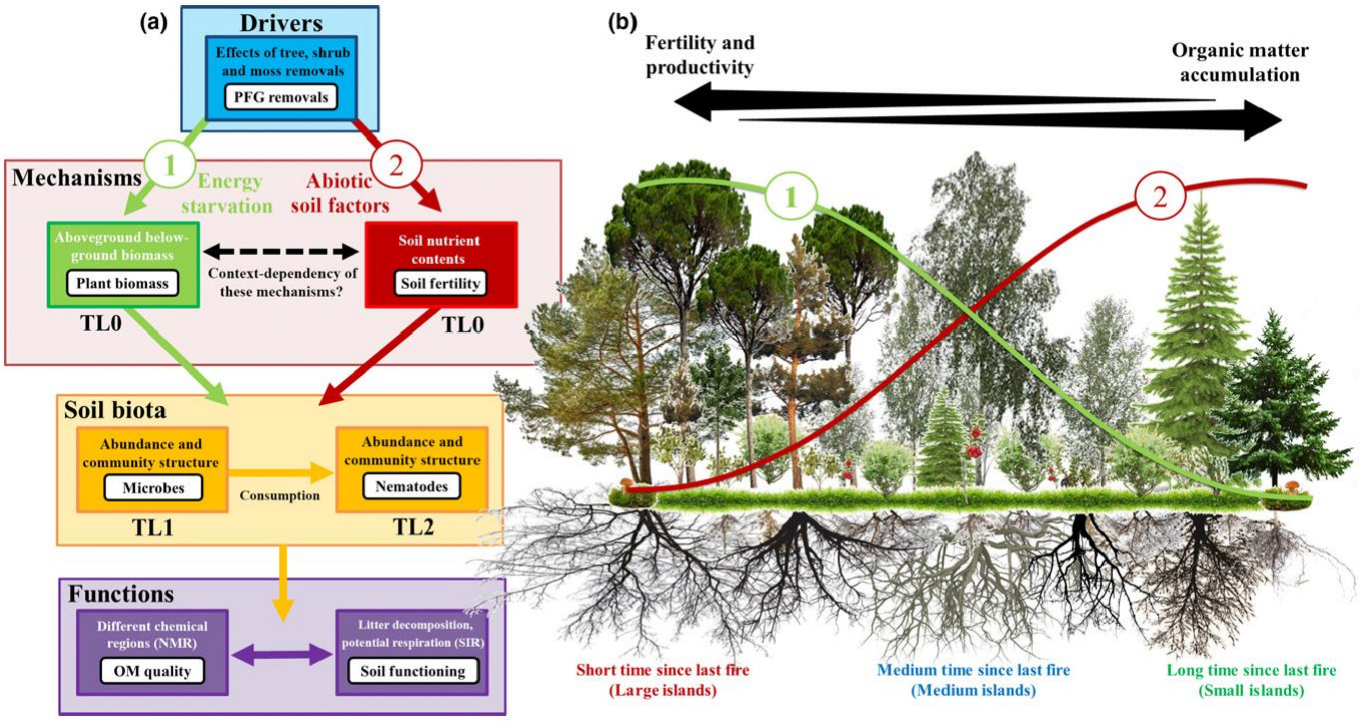



**Figure 75 - Effets de la diversité végétale sur le fonctionnement des communautés du sol en cours de succession.** Schéma conceptuel illustrant les mécanismes par lesquels la végétation dominante et l'histoire des perturbations modulent le fonctionnement biologique des sols. (**a**) Deux mécanismes principaux sont proposés pour expliquer les effets des changements de groupes fonctionnels végétaux sur le biote du sol : (1) l'hypothèse de *limitation énergétique* ('energy starvation', flèche verte), selon laquelle la réduction de la biomasse végétale diminue les apports de carbone vers le sol et contraint l'activité des communautés microbiennes ; (2) l'hypothèse des *facteurs abiotiques du sol* (flèche rouge), où les changements de fertilité et de propriétés édaphiques modifient indirectement la structure des communautés du sol. Ces mécanismes influencent les différents niveaux trophiques (microorganismes, nématodes) et se répercutent sur les fonctions du sol, notamment la décomposition de la litière, la respiration potentielle et la qualité de la matière organique. (**b**) Représentation conceptuelle de l'évolution temporelle de ces contrôles le long d'un gradient de temps depuis la dernière perturbation (par ex., incendie). Les systèmes récemment perturbés sont davantage contrôlés par la productivité végétale et les apports de carbone, tandis que dans les stades plus avancés, l'accumulation de matière organique et les contraintes édaphiques deviennent dominantes. Ce schéma illustre ainsi comment l'habitat agit comme un filtre environnemental dynamique, modulant progressivement les interactions entre végétation, communautés du sol et fonctionnement biogéochimique. Figure tirée de Fanin et al. (2019) - *Ecology Letters*.

### 3.4.2 Couplage bottom-up du fonctionnement des sols : vers l'émergence de nouvelles théories

Au cours de cette axe, nous avons vu que le fonctionnement des sols repose sur des interactions entre la **végétation**, les **communautés biologiques souterraines** et les **contraintes abiotiques**, dont l'importance relative évolue au cours des successions de végétation. La **Figure 75** illustre la manière dont les changements de composition végétale se propagent à travers les différents niveaux trophiques du sol selon deux mécanismes complémentaires. Le premier correspond à un contrôle bottom-up, dans lequel la modification ou la suppression de groupes fonctionnels végétaux **réduit les flux de carbone** vers le sol *via* la production primaire, les apports de litière et la rhizodéposition. Cette diminution des ressources carbonées entraîne une baisse de la **biomasse** et de l'**activité** des microorganismes, puis des **niveaux trophiques supérieurs** tels que les nématodes, traduisant un **contrôle ascendant** des réseaux trophiques (Wardle & Zackrisson, 2005 ; Fanin et al., 2019). Le second mécanisme agit *via* la modification des **propriétés abiotiques** du sol. Les changements de végétation influencent la **disponibilité en nutriments**, la **fertilité** et les conditions **physico-chimiques**, ce qui affecte indirectement la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes et de la faune du sol. Les processus de décomposition, la respiration du sol ou encore la transformation de la MO résultent ainsi de l'interaction entre disponibilité du substrat et contraintes abiotiques (Wardle et al., 2012 ; Fanin et al., 2019). Notre schéma conceptuel souligne également une dimension temporelle liée à la **succession écologique**. Dans les **stades précoces**, caractérisés par une **forte productivité** et des apports importants en **biomasse**, la **limitation énergétique domine** et les communautés du sol répondent principalement à la disponibilité immédiate en ressources carbonées. À mesure que la succession progresse, l'accumulation de la MO et l'évolution des propriétés du sol modifient les contraintes écologiques : les ressources deviennent plus complexes, la disponibilité en nutriments diminue et le fonctionnement du sol dépend davantage des **conditions abiotiques** et de l'organisation trophique que des flux énergétiques bruts (Wardle et al., 2003 ; Clemmensen et al., 2013). Cette transition peut ainsi s'accompagner d'une **réorganisation progressive** des **interactions biologiques**, marquée par un **ralentissement** des processus de **décomposition**, une **stabilisation** accrue du **carbone organique** et des stratégies de conservation des nutriments (Fanin et al., 2022). Les sols apparaissent ainsi comme des **systèmes dynamiques** où les interactions entre végétation, biote souterrain et environnement contrôlent la disponibilité des ressources et l'expression des processus microbiens (Fanin et al., 2019 ; Wardle et al., 2020).

Deux priorités se dégagent pour les travaux à venir. Premièrement, il apparaît nécessaire de tester expérimentalement comment la force du contrôle **bottom-up** varie au cours **des successions écologiques**, en combinant manipulations de groupes fonctionnels végétaux et des suivis **multi-trophiques** afin de quantifier les transferts d'énergie entre végétation, microorganismes et faune du sol (Wardle & Zackrisson, 2005 ; Fanin et al., 2019). Deuxièmement, le recours aux **approches isotopiques** (par ex., traçage du $^{13}C$ et du $^{15}N$) représente une piste clé pour suivre directement le **devenir du carbone** ou des **nutriments** issus des plantes dans les réseaux trophiques souterrains, identifier les voies de transfert dominantes et mieux relier traits végétaux et fonctionnement microbien (Clemmensen et al., 2013 ; Wardle et al., 2012).

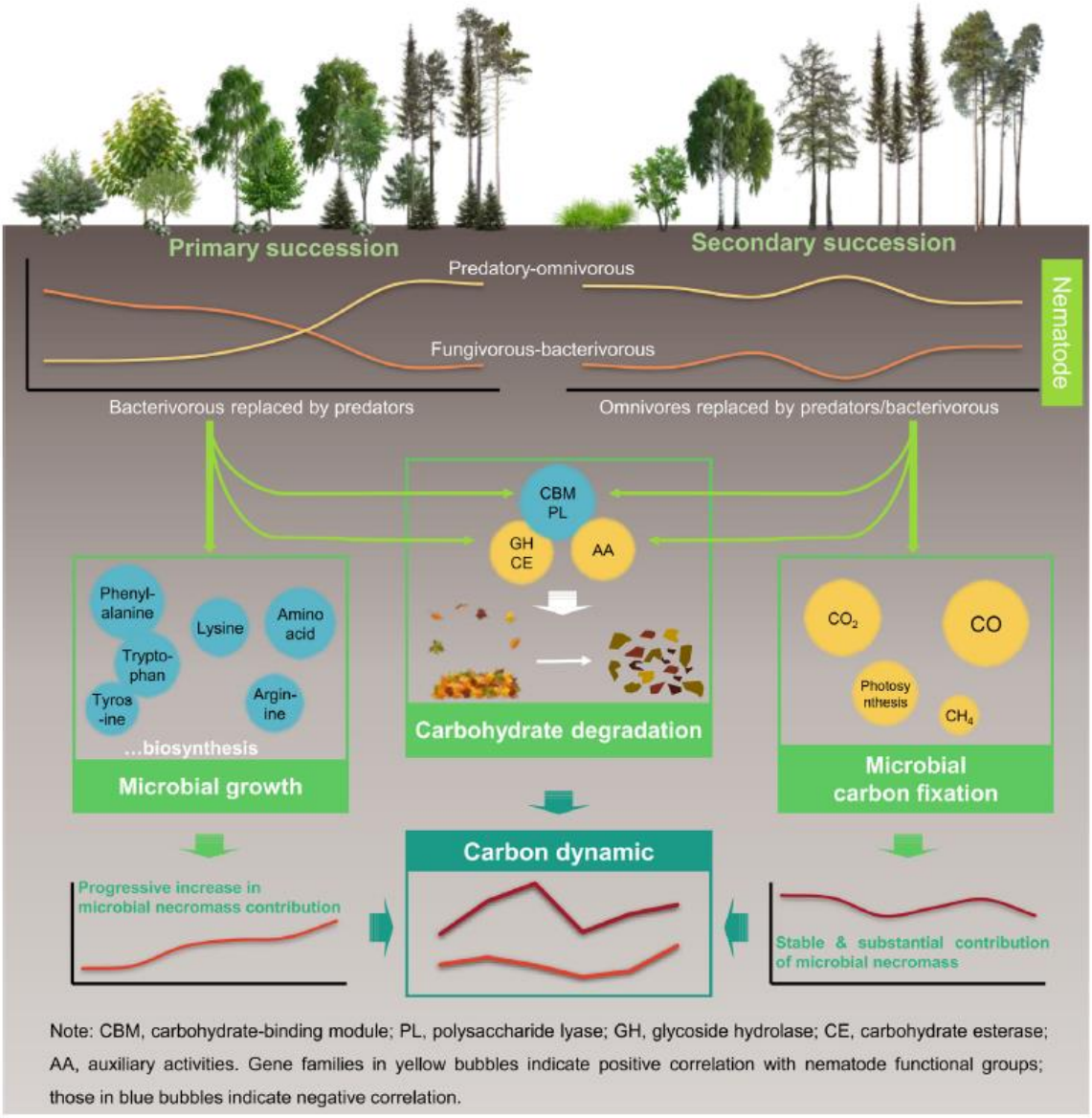



**Figure 76 - Rôle des nématodes dans la dynamique microbienne du carbone au cours de la succession écologique.** Schéma conceptuel synthétisant l'évolution des interactions entre groupes fonctionnels de nématodes et processus microbiens du cycle du carbone au cours des successions primaire et secondaire. Au cours de la succession primaire, les communautés de nématodes évoluent d'assemblages dominés par des bactériovores vers des groupes davantage prédateurs et omnivores. Cette transition s'accompagne d'une stimulation de la croissance microbienne et des processus de biosynthèse, favorisant l'accumulation progressive de nécromasse microbienne et une dynamique active du carbone dans le sol. Dans les stades de succession secondaire, la structure trophique se réorganise, avec une importance accrue des interactions entre omnivores, prédateurs et consommateurs microbiens, associée à une intensification de la dégradation des carbohydrates et à une contribution plus stable de la fixation microbienne du carbone, conduisant à une stabilisation progressive du carbone organique. Le schéma illustre ainsi un changement de mécanismes dominants, passant d'un système orienté vers la production de biomasse microbienne en début de succession à un fonctionnement davantage lié à la stabilisation du carbone dans les stades avancés. L'ensemble souligne le rôle central des interactions trophiques, notamment *via* les nématodes, dans la régulation des processus microbiens et des trajectoires de stockage du carbone au cours de différentes successions écologiques. Figure tirée de Du al. (2025) - *Global Change Biology*.

### 3.4.3 Couplage top-down du fonctionnement des sols : la biodiversité doit être considérée dans son ensemble

L'ensemble des travaux présentés dans cet axe montre que les dynamiques microbiennes sont contrôlées par la disponibilité des ressources végétales, par les interactions biotiques entre microorganismes mais également par **la régulation trophique exercée par la faune du sol**. Si les relations **bottom-up** ont historiquement été les plus étudiées, en particulier le long des gradients de succession écologique où l'évolution de la végétation et des ressources organiques permet d'expliquer une large part des variations du fonctionnement microbien (Cf. Section 3.4.4), nos résultats soulignent également la nécessité d'intégrer plus explicitement les mécanismes **top-down** le long de gradients de succession. La **Figure 76** issue des travaux de Du et al. (2025) illustre précisément ce changement de perspective, en montrant notamment qu'au cours des trajectoires de succession, les transformations des communautés végétales et des propriétés du sol modifient certes la disponibilité en ressources et orientent les processus microbiens liés au cycle du carbone, mais que ces effets sont également médiés par la **réorganisation progressive des réseaux trophiques**, notamment *via* certains **groupes fonctionnels de nématodes**. Les différences observées entre succession **primaire** et **secondaire** mettent clairement en évidence que ces mécanismes ne s'expriment pas de manière identique selon le **contexte écologique**. Au cours des successions **primaires**, les communautés de nématodes sont d'abord dominées par les groupes **bactérivores et fungivores**, qui stimulent le **turnover microbien** et favorisent des processus de **croissance** et de **biosynthèse**. Avec l'avancée de la succession et le développement du sol, ces groupes sont progressivement remplacés par des **prédateurs**. Cette **transition trophique** s'accompagne **d'une diminution des processus de dégradation des composés carbonés** et favorise **l'accumulation de nécromasse microbienne**, contribuant ainsi à la **stabilisation** du carbone organique. Dans les successions **secondaires**, les **omnivores** jouent un rôle central dans les stades intermédiaires puis déclinent progressivement au profit de communautés dominées par les **prédateurs** et certains **bactérivores**. Ces changements modifient l'expression des **gènes microbiens** liés à la **fixation** du carbone et à la **dégradation des composés organiques**, conduisant à une dynamique plus stable mais fortement dépendante du contexte édaphique et de la disponibilité en nutriments. Ces différences entre succession primaire et secondaire s'expliquent en grande partie par le **degré de développement du sol** et par l'**héritage biologique** des communautés, qui déterminent la complexité des réseaux trophiques et la manière dont la régulation **top-down** peut s'exprimer.

Nos résultats indiquent ainsi que les **gradients de succession** ne représentent pas uniquement un changement de ressources, mais également **une transition progressive** vers des **réseaux biologiques** plus **intégrés**, où la régulation **top-down** prend une importance croissante. Par ailleurs, nous avons mis en évidence que la faune du sol, en particulier les **consommateurs microbiens**, ne se limite pas à réduire la biomasse microbienne : elle **influence la composition fonctionnelle des communautés, le renouvellement de la biomasse et la stabilisation du carbone dans le sol**. Cela indique que les trajectoires de stockage du carbone résultent d'un équilibre dynamique entre la **disponibilité énergétique** imposée par la végétation, mais également la **régulation trophique** exercée par les organismes du sol, soulignant la nécessité d'intégrer simultanément contrôles bottom-up et top-down dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes terrestres.

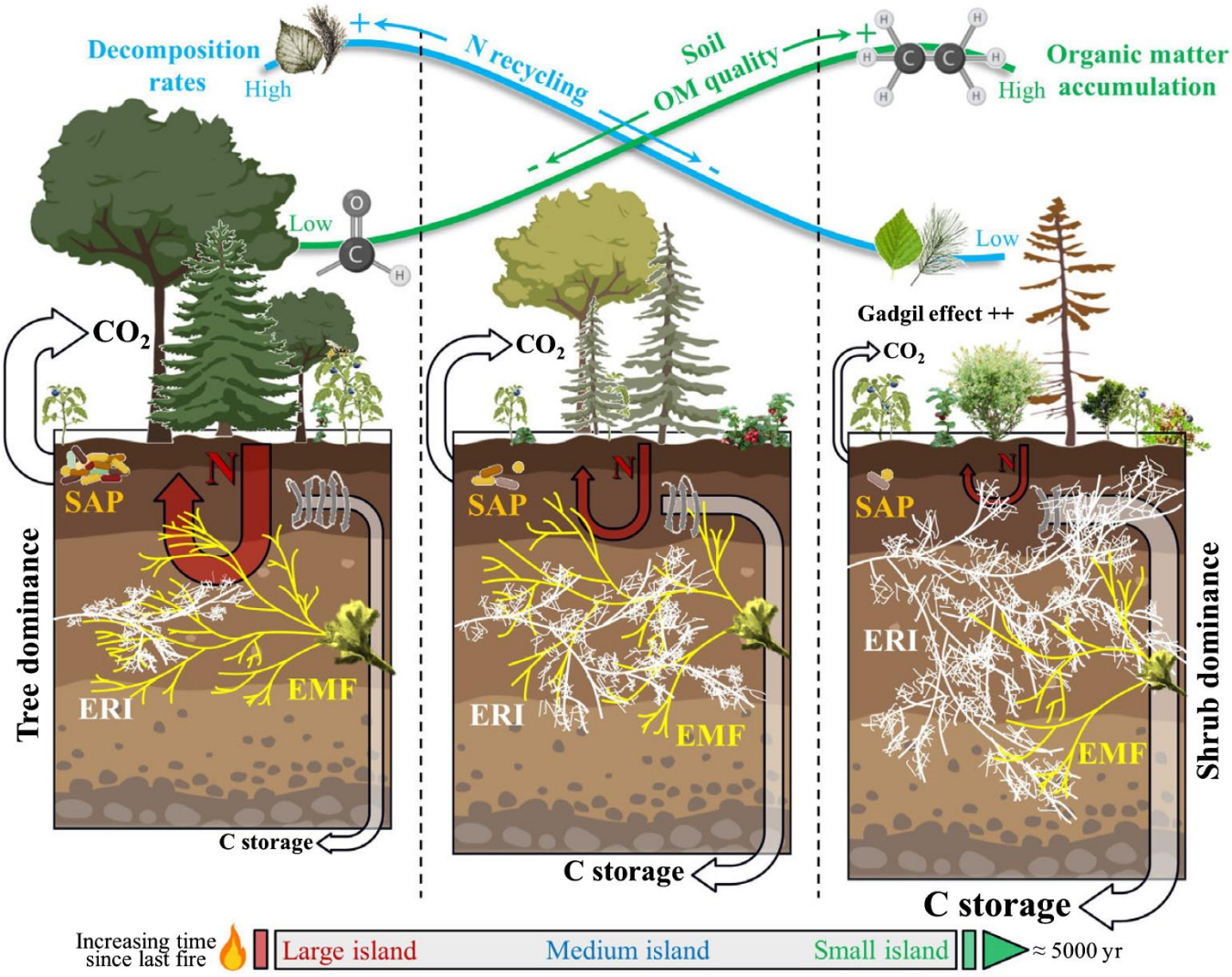



**Figure 77 - Évolution des interactions plantes-champignons et conséquences sur le cycle du carbone le long d'une chronoséquence.** Schéma conceptuel illustrant les changements des interactions entre végétation et champignons du sol au cours de la succession écologique, depuis des stades dominés par les arbres vers des stades dominés par les arbustes. Au cours de cette transition, l'augmentation progressive des arbustes à mycorhizes éricoïdes (ERI) modifie le fonctionnement biogéochimique du sol en réduisant la décomposition et le recyclage de l'azote, conduisant à une augmentation de l'accumulation de matière organique et du stockage de carbone dans le sol. Les stades précoces sont caractérisés par des taux de décomposition plus élevés, une meilleure qualité de la matière organique et des flux de $CO_2$ plus importants, tandis que les stades tardifs présentent une limitation accrue en nutriments, une diminution du recyclage et une accumulation progressive du carbone. SAP : communautés saprotrophes ; EMF : champignons ectomycorhiziens ; ERI : champignons éricoïdes. Figure tirée de Fanin et al. (2022) - *New Phytologist*.

### 3.4.4 Couplage entre végétation, réseaux fongiques et fonctionnement biogéochimique des sols

Les trajectoires de fonctionnement des sols au cours des successions écologiques reposent fortement sur les interactions entre la **végétation** et les **communautés fongiques** associées, qui structurent simultanément la dynamique du carbone et de l'azote. Dans les écosystèmes boréaux, ces interactions ne se limitent pas à la qualité des apports organiques, mais impliquent des changements profonds dans la **composition fonctionnelle des champignons mycorhiziens** et **saprotrophes**, avec des conséquences directes sur la décomposition et l'accumulation de MO (Clemmensen et al., 2013 ; Clemmensen et al., 2015 ; Averill et al., 2014). Ainsi, nos résultats issus d'une chronoséquence boréale en Suède ont montré que **l'évolution des interactions plante-champignons** s'accompagnait d'une **transition progressive** d'écosystèmes dominés par les **arbres** vers des systèmes dominés par les **arbustes éricacés**, entraînant une réorganisation majeure du recyclage du carbone et de l'azote (**Figure 77**). Aux stades précoces, dominés par les arbres et associés aux **ectomycorhizes**, les **taux** de **décomposition** et de **recyclage des nutriments** sont **élevés**, limitant l'accumulation de MO dans le sol. À mesure que la succession progresse, l'abondance croissante des **buissons éricacées** et des **champignons éricoïdes** modifie la structure des **réseaux fongiques** et s'accompagne d'un **ralentissement progressif** de la **décomposition** (Wardle et al., 2012 ; Clemmensen et al., 2015 ; Fanin et al., 2022). Nos manipulations expérimentales montrent que la suppression des buissons éricacées entraîne une **augmentation** marquée de la **décomposition** de la litière, une **hausse** de la **disponibilité** en **azote minéral** et une profonde **restructuration** des communautés fongiques, caractérisée par une diminution des champignons éricoïdes et une modification des communautés ectomycorhiziennes et saprotrophes. Ces résultats confirment que **les champignons éricoïdes contribuent à limiter l'activité des décomposeurs** et participent à un effet de type '**Gadgil**', initialement décrit pour les ectomycorhizes (Gadgil & Gadgil, 1971 ; Fernandez & Kennedy, 2016). L'augmentation parallèle de l'azote minéral et des taux de décomposition après suppression des buissons éricacées indique que ceux-ci agissent comme des **puits de nutriments** et favorisent l'**accumulation de MO** en réduisant le recyclage rapide de la litière (Nilsson & Wardle, 2005 ; Clemmensen et al., 2015 ; Fanin et al., 2022). Inversement, lorsque les buissons dominent, la **compétition entre champignons éricoïdes, ectomycorhiziens et saprotrophes** réduit l'efficacité de la décomposition, **accentue la limitation en nutriments** et favorise l'accumulation de carbone dans les horizons organiques (**Figure 61**). Cette dynamique s'accompagne d'une **augmentation de composés organiques plus récalcitrants** et d'une **contribution accrue de la nécromasse fongique** à la MO du sol, confirmant le rôle central des interactions **inter-guildes dans la stabilisation du carbone** (Bödeker et al., 2014 ; Clemmensen et al., 2021). Ainsi, nous avons proposé que les buissons éricacées ne modifiaient pas seulement la qualité des apports végétaux, mais ils peuvent également restructurer profondément les réseaux trophiques fongiques, orientant les trajectoires biogéochimiques sur le long terme.

### 3.4.5 Des espèces aux réseaux d'interactions : changer d'échelle pour comprendre le fonctionnement des sols

Un enseignement central de mes travaux est que la **richesse spécifique** seule constitue souvent un **indicateur insuffisant** pour prédire le fonctionnement des sols. Si la biodiversité influence bien les processus écologiques, ses effets ne s'expriment pas forcément de manière directe mais plutôt *via* les **interactions** qui **s'établissent entre organismes** au sein de **réseaux biologiques souterrains**. La littérature en écologie a longtemps cherché à relier **nombre d'espèces** et **fonctionnement des écosystèmes**, montrant qu'une perte de biodiversité peut réduire certaines fonctions comme la productivité primaire ou le recyclage des nutriments (Hooper et al., 2005 ; Cardinale et al., 2012). Cependant, ces relations restent souvent variables dans les sols, où des communautés présentant une richesse spécifique comparable peuvent produire des **réponses fonctionnelles très différentes** selon la manière dont les organismes **interagissent**.

Mes travaux illustrent que la **structure fonctionnelle des communautés** voire des **réseaux d'interactions**, même si cette approche est souvent plus complexe que la simple composition taxonomique, contrôle de nombreux processus souterrains. En plus de cela, les **interactions trophiques** entre microorganismes et faune du sol, les mécanismes de **compétition** et de **facilitation microbienne**, ainsi que les **rétroactions** entre végétation et communautés microbiennes modifient profondément la dynamique des flux de carbone et de nutriments. Ainsi, des **changements modestes** dans la **composition des communautés** peuvent entraîner des **réorganisations importantes** des **réseaux biologiques**, avec des **conséquences disproportionnées** sur le fonctionnement du sol. Cette idée apparaît clairement dans les travaux reliant **diversité fongique** et **multifonctionnalité** des sols (Fanin et al., 2018), où différentes espèces contribuent à des fonctions complémentaires. La perte de certaines espèces entraîne alors une réduction progressive de la capacité de l'écosystème à maintenir simultanément plusieurs fonctions. Ce mécanisme '**d'assurance fonctionnelle**' repose moins sur le nombre total d'espèces que sur la **diversité des rôles écologiques** présents au sein des réseaux biologiques (Loreau et al., 2001 ; Isbell et al., 2011).

Plus récemment, les approches basées sur les réseaux écologiques ont permis de montrer que la **connectivité** et la **complexité des réseaux microbiens** sont liées à la **stabilité** des fonctions du sol face aux perturbations (Delgado-Baquerizo et al., 2016 ; Banerjee et al., 2019). Des réseaux plus **connectés** peuvent favoriser la **résilience fonctionnelle** en permettant une redistribution des flux d'énergie et de nutriments lorsque certaines espèces disparaissent. Toutefois, une forte connectivité peut aussi accroître la **vulnérabilité** aux perturbations lorsque des **espèces clés** sont affectées, soulignant la complexité des liens entre **diversité**, **structure des réseaux** et **fonctionnement des écosystèmes**. Ces résultats conduisent à un changement de paradigme dans le cadre de l'étude des sols : passer d'une **approche centrée sur les espèces** à une **approche centrée sur les interactions**. Le fonctionnement des sols apparaît ainsi comme une **propriété émergente** résultant de **l'organisation des réseaux biologiques** plutôt que de la simple **présence** de **groupes fonctionnels** particuliers. Cependant, cette transition conceptuelle soulève encore plusieurs défis méthodologiques majeurs. Les réseaux d'interactions inférés à partir de données de **co-occurrence** ne représentent pas nécessairement des interactions biologiques directes, et les liens entre structure des réseaux et fonctions mesurées restent souvent indirects. Le développement d'approches combinant manipulations ex-

-périmentales, analyses fonctionnelles et méthodes de biologie moléculaire constitue donc une perspective majeure pour relier plus solidement structure des réseaux biologiques et fonctionnement des sols. Enfin, une perspective innovante consiste à intégrer ces **réseaux biologiques** dans les modèles biogéochimiques utilisés pour prédire la dynamique du carbone des sols. Les modèles actuels représentent encore souvent les sols comme des compartiments homogènes, **ignorant largement la diversité biologique et les interactions trophiques**. Mes travaux suggèrent que l'intégration explicite des réseaux biologiques souterrains dans ces modèles constitue une étape essentielle pour améliorer la prédiction des réponses des sols aux changements globaux. Ainsi, j'en conclu que **comprendre le fonctionnement des sols nécessite désormais de considérer non seulement la diversité des organismes présents, mais surtout la manière dont leurs interactions structurent les flux de matière et d'énergie au sein des écosystèmes souterrains**.

### 3.4.6 Vers une meilleure intégration de la biodiversité dans la dynamique du carbone des sols

Malgré les avancées récentes, plusieurs **verrous scientifiques** limitent encore notre capacité à prédire le fonctionnement biologique des sols face à la perte de biodiversité. Mes travaux contribuent à montrer que la dynamique du carbone des sols dépend fortement des **interactions biologiques souterraines**, mais ils révèlent également l'ampleur des **incertitudes** qui persistent quant aux mécanismes régulant ces processus à grande échelle. Un premier défi majeur concerne la représentation de l'**hétérogénéité spatiale** des processus souterrains. Les sols sont des environnements extrêmement hétérogènes, structurés autour de **microhabitats** contrôlés par la distribution des racines, des résidus organiques, de la faune du sol et des propriétés physiques locales (Young & Crawford, 2004 ; Nunan et al., 2020). Pourtant, la majorité des mesures de processus microbiens reposent encore sur des échantillons composites qui masquent cette variabilité fine. Des travaux récents montrent que l'activité microbienne, la formation de nécromasse et la stabilisation du carbone se concentrent souvent dans des **hotspots localisés**, notamment dans la rhizosphère ou autour des résidus organiques (Kuzyakov & Blagodatskaya, 2015 ; Schmidt et al., 2011). Je pense qu'une meilleure compréhension de la manière dont ces dynamiques locales se traduisent à l'échelle des **parcelles** et des **paysages** constitue un enjeu central pour améliorer nos prédictions du cycle du carbone des sols. Un second verrou concerne la **dimension temporelle** des interactions biologiques. Les dynamiques du carbone du sol s'expriment sur des décennies voire des siècles, alors que la majorité des expérimentations écologiques couvrent seulement quelques années (Luo et al., 2016 ; Bradford et al., 2016). Mes travaux utilisant des **gradients naturels de succession** montrent que les mécanismes contrôlant les réseaux biologiques et la dynamique du carbone évoluent profondément au cours du temps, passant d'un contrôle dominant par les **flux énergétiques** *via* les apports de végétaux à un contrôle croissant par les **contraintes abiotiques du sol**. L'intégration de suivis à long terme, comme par exemple de chronoséquences et d'expériences de long terme reste donc indispensable pour comprendre les trajectoires réelles d'accumulation ou de perte de carbone des sols. Un troisième défi majeur concerne l'intégration de la **biodiversité et des interactions biotiques** dans les modèles biogéochimiques. Les modèles actuels utilisés pour projeter la dynamique du carbone terrestre représentent généralement les pools de MO du sol à l'aide de compartiments homogènes caractérisés par des cinétiques de décomposition simplifiées, sans intégrer explicitement la diversité microbienne et encore moins

les interactions trophiques (Todd-Brown et al., 2012 ; Wieder et al., 2015). Pourtant, de nombreux travaux montrent désormais que le renouvellement microbien et la stabilisation de la nécromasse constituent des mécanismes centraux de formation du carbone stable des sols (Cotrufo et al., 2013 ; Liang et al., 2017 ; Sokol et al., 2019). Comme l'ensemble de mes résultats indiquent que l'accumulation ou la décomposition de MO dépendent fortement des **interactions** entre **végétation, microorganismes et faune du sol**, l'intégration explicite des réseaux biologiques dans les modèles constituerait une **étape clé importante** pour améliorer la prédiction des réponses des sols aux changements environnementaux. Des premiers essais avec le modèle CAMISOL à Eco&Sols seraient une avancée importante et il va être également essentiel de voir comment développer des '**indices**' portant sur les **interactions entre microorganismes et nématodes** pour améliorer les modèles existants. Enfin, un défi plus politique consiste à mieux relier processus écologiques et **décisions de gestion**. Les stratégies actuelles d'atténuation climatique reposent largement sur l'augmentation des stocks de carbone terrestres, notamment *via* la reforestation ou l'aménagement du territoire. Cependant, mes travaux montrent que les effets des pratiques de gestion sur le carbone du sol sont complexes et parfois contradictoires, certaines pratiques favorisant la production de biomasse aérienne tout en réduisant les stocks de carbone souterrains. Le développement de stratégies de gestion intégrant explicitement la biodiversité souterraine et les mécanismes biologiques de stabilisation du carbone représente donc une priorité pour concilier production et stockage durable du carbone dans les sols. C'est aussi dans ce cadre que je contribue à l'**ESCO** sur la **diversification en forêt**, où mon expertise est nécessaire pour essayer de faire voter des lois visant à prendre en compte le statut de la forêt et son devenir en fonction des objectifs de plantation et de gestion des écosystèmes forestiers en France. L'ensemble de ces travaux de recherche ouvrent la voie à cette intégration en montrant que la **biodiversité souterraine** et les **interactions biotiques** constituent des composantes centrales du fonctionnement des écosystèmes terrestres, dont la prise en compte sera essentielle pour anticiper les réponses des sols aux changements globaux à venir.

## 3.5 Bibliographie de l'Axe 3

Altinalmazis-Kondylis, A., Muessig, K., Meredieu, C., Jactel, H., Augusto, L., Fanin, N., & Bakker, M. R. (2020). Effect of tree mixtures and water availability on belowground complementarity of fine roots of birch and pine planted on sandy podzol. *Plant and Soil*, *457*(1), 437–455. https://doi.org/10.1007/s11104-020-04741-8

Augusto, L., De Schrijver, A., Vesterdal, L., Smolander, A., Prescott, C., & Ranger, J. (2015). Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews*, *90*(2), 444–466. https://doi.org/10.1111/brv.12119

Averill, C., Turner, B. L., & Finzi, A. C. (2014). Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*, *505*(7484), 543–545. https://doi.org/10.1038/nature12901

Banerjee, S., Walder, F., Büchi, L., Meyer, M., Held, A. Y., Gattinger, A., Keller, T., Charles, R., & van der Heijden, M. G. A. (2019). Agricultural intensification reduces microbial network complexity and the abundance of keystone taxa in roots. *The ISME Journal*, *13*(7), 1722–1736. https://doi.org/10.1038/s41396-019-0383-2

Bardgett, R. D., & van der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, *515*(7528), 505–511. https://doi.org/10.1038/nature13855

Bardgett, R. D., & Wardle, D. A. (2003). Herbivore-Mediated Linkages Between Aboveground and Belowground Communities. *Ecology*, *84*(9), 2258–2268. https://doi.org/10.1890/02-0274

Bardgett, R. D., & Wardle, D. A. (2010). *Aboveground-Belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford University Press.

Benbow, M. E., Barton, P. S., Ulyshen, M. D., Beasley, J. C., DeVault, T. L., Strickland, M. S., Tomberlin, J. K., Jordan, H. R., & Pechal, J. L. (2019). Necrobiome framework for bridging decomposition ecology of autotrophically and heterotrophically derived organic matter. *Ecological Monographs*, *89*(1), e01331. https://doi.org/10.1002/ecm.1331

Bödeker, I. T. M., Clemmensen, K. E., de Boer, W., Martin, F., Olson, Å., & Lindahl, B. D. (2014). Ectomycorrhizal Cortinarius species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist*, *203*(1), 245–256. https://doi.org/10.1111/nph.12791

Bon, L., Augusto, L., Gaudry, J., Bakker, M. R., Lambrot, C., Milin, S., Trichet, P., & Fanin, N. (2023). Effects of fertilisation and understory removal on aboveground and belowground carbon stocks in wet and dry moorlands in south-western France. *European Journal of Forest Research*, *142*(4), 723–737. https://doi.org/10.1007/s10342-023-01551-2

Bradford, M. A., Wieder, W. R., Bonan, G. B., Fierer, N., Raymond, P. A., & Crowther, T. W. (2016). Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. *Nature Climate Change*, *6*(8), 751–758. https://doi.org/10.1038/nclimate3071

Bulgarelli, D., Schlaeppi, K., Spaepen, S., Themaat, E. V. L. van, & Schulze-Lefert, P. (2013). Structure and Functions of the Bacterial Microbiota of Plants. *Annual Review of Plant Biology*, *64*(Volume 64, 2013), 807–838. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120106

Byrnes, J. E. K., Gamfeldt, L., Isbell, F., Lefcheck, J. S., Griffin, J. N., Hector, A., Cardinale, B. J., Hooper, D. U., Dee, L. E., & Emmett Duffy, J. (2014). Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: Challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution*, *5*(2), 111–124. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12143

Cairney, J. W. G., & Meharg, A. A. (2003). Ericoid mycorrhiza: A partnership that exploits harsh edaphic conditions. *European Journal of Soil Science*, *54*(4), 735–740. https://doi.org/10.1046/j.1351-0754.2003.0555.x

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, *486*(7401), 59–67. https://doi.org/10.1038/nature11148

Chen, D., Pan, Q., Bai, Y., Hu, S., Huang, J., Wang, Q., Naeem, S., Elser, J. J., Wu, J., & Han, X. (2016). Effects of plant functional group loss on soil biota and net ecosystem exchange: A plant removal experiment in the Mongolian grassland. *Journal of Ecology*, *104*(3), 734–743. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12541

Clemmensen, K. E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R. D., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2013). Roots and Associated Fungi Drive Long-Term Carbon Sequestration in Boreal Forest. *Science*, *339*(6127), 1615–1618. https://doi.org/10.1126/science.1231923

Clemmensen, K. E., Durling, M. B., Michelsen, A., Hallin, S., Finlay, R. D., & Lindahl, B. D. (2021). A tipping point in carbon storage when forest expands into tundra is related to mycorrhizal recycling of nitrogen. *Ecology Letters*, *24*(6), 1193–1204. https://doi.org/10.1111/ele.13735

Clemmensen, K. E., Finlay, R. D., Dahlberg, A., Stenlid, J., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2015). Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests. *New Phytologist*, *205*(4), 1525–1536. https://doi.org/10.1111/nph.13208

Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., Hobbie, S. E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H. M., Santiago, L. S., Wardle, D. A., Wright, I. J., Aerts, R., Allison, S. D., Van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., … Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, *11*(10), 1065–1071. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x

Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Denef, K., & Paul, E. (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. https://doi.org/10.1111/gcb.12113

Crowther, T. W., Todd-Brown, K. E. O., Rowe, C. W., Wieder, W. R., Carey, J. C., Machmuller, M. B., Snoek, B. L., Fang, S., Zhou, G., Allison, S. D., Blair, J. M., Bridgham, S. D., Burton, A. J., Carrillo, Y., Reich, P. B., Clark, J. S., Classen, A. T., Dijkstra, F. A., Elberling, B., … Bradford, M. A. (2016). Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature*, *540*(7631), 104–108. https://doi.org/10.1038/nature20150

de Ruiter, P. C., Neutel, A.-M., & Moore, J. C. (1995). Energetics, Patterns of Interaction Strengths, and Stability in Real Ecosystems. *Science*, *269*(5228), 1257–1260. https://doi.org/10.1126/science.269.5228.1257

Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Reich, P. B., Jeffries, T. C., Gaitan, J. J., Encinar, D., Berdugo, M., Campbell, C. D., & Singh, B. K. (2016). Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, *7*(1), 10541. https://doi.org/10.1038/ncomms10541

Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Reich, P. B., Trivedi, P., Osanai, Y., Liu, Y.-R., Hamonts, K., Jeffries, T. C., & Singh, B. K. (2016). Carbon content and climate variability drive global soil bacterial diversity patterns. *Ecological Monographs*, *86*(3), 373–390. https://doi.org/10.1002/ecm.1216

Du, L., Bol, R., Tu, C., Sun, X., Luo, R., Liu, Q., Luo, L., Zhan, J., Yin, C., Zhu, B., Pang, X., & Fanin, N. (2025). Micro-Faunal and Edaphic Controls on Microbial Carbon Cycling Across Primary and Secondary Successional Trajectories. *Global Change Biology*, *31*(12), e70642. https://doi.org/10.1111/gcb.70642

Eisenhauer, N., Milcu, A., Sabais, A. C. W., Bessler, H., Brenner, J., Engels, C., Klarner, B., Maraun, M., Partsch, S., Roscher, C., Schonert, F., Temperton, V. M., Thomisch, K., Weigelt, A., Weisser, W. W., & Scheu, S. (2011). Plant Diversity Surpasses Plant Functional Groups and Plant Productivity as Driver of Soil Biota in the Long Term. *PLOS ONE*, *6*(1), e16055. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016055

Falkowski, P. G., Fenchel, T., & Delong, E. F. (2008). The Microbial Engines That Drive Earth's Biogeochemical Cycles. *Science*, *320*(5879), 1034–1039. https://doi.org/10.1126/science.1153213

Fanin, N., Asplund, J., Gundale, M. J., Kardol, P., Nilsson, M.-C., & Wardle, D. A. (2025). Effects of boreal ground layer shrubs and bryophytes on the diversity, biomass and composition of lichen communities across contrasting ecosystems. *Oikos*, *2025*(8), e11099. https://doi.org/10.1002/oik.11099

Fanin, N., Augusto, L., Altinalmazis-Kondylis, A., Bon, L., Bourdin, A., Hättenschwiler, S., Martin-Blangy, S., Maxwell, T. L., Meredieu, C., Morin, X., Plat, N., Toïgo, M., Jactel, H., & Bakker, M. R. (2025). Soil secrets and tree tales: An in-depth comparison of carbon storage in mixed and pure stands of pine and birch. *Forest Ecology and Management*, *592*, 122827. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.122827

Fanin, N., Barantal, S., Fromin, N., Schimann, H., Schevin, P., & Hättenschwiler, S. (2012). Distinct Microbial Limitations in Litter and Underlying Soil Revealed by Carbon and Nutrient Fertilization in a Tropical Rainforest. *PLOS ONE*, *7*(12), e49990. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049990

Fanin, N., & Bertrand, I. (2016). 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. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.007

Fanin, N., Clemmensen, K. E., Lindahl, B. D., Farrell, M., Nilsson, M.-C., Gundale, M. J., Kardol, P., & Wardle, D. A. (2022). Ericoid shrubs shape fungal communities and suppress organic matter decomposition in boreal forests. *New Phytologist*, *236*(2), 684–697. https://doi.org/10.1111/nph.18353

Fanin, N., Gundale, M. J., Farrell, M., Ciobanu, M., Baldock, J. A., Nilsson, M.-C., Kardol, P., & Wardle, D. A. (2018). Consistent effects of biodiversity loss on multifunctionality across contrasting ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, *2*(2), 269–278. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0415-0

Fanin, N., Kardol, P., Farrell, M., Kempel, A., Ciobanu, M., Nilsson, M.-C., Gundale, M. J., & Wardle, D. A. (2019). Effects of plant functional group removal on structure and function of soil communities across contrasting ecosystems. *Ecology Letters*, *22*(7), 1095–1103. https://doi.org/10.1111/ele.13266

Fanin, N., Maxwell, T. L., Altinalmazis-Kondylis, A., Bon, L., Meredieu, C., Jactel, H., Bakker, M. R., & Augusto, L. (2022). Effects of mixing tree species and water availability on soil organic carbon stocks are depth dependent in a temperate podzol. *European Journal of Soil Science*, *73*(1), e13133. https://doi.org/10.1111/ejss.13133

Fernandez, C. W., & Kennedy, P. G. (2016). Revisiting the 'Gadgil effect': Do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytologist*, *209*(4), 1382–1394. https://doi.org/10.1111/nph.13648

Fierer, N. (2017). Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, *15*(10), 579–590. https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87

Fierer, N., & Jackson, R. B. (2006). The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(3), 626–631. https://doi.org/10.1073/pnas.0507535103

Freschet, G. T., Aerts, R., & Cornelissen, J. H. C. (2012). A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, *26*(1), 56–65. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01913.x

Gadgil, R. L., & Gadgil, P. D. (1971). Mycorrhiza and Litter Decomposition. *Nature*, *233*(5315), 133–133. https://doi.org/10.1038/233133a0

Handa, I. T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M. P., Bruder, A., Butenschoen, O., Chauvet, E., Gessner, M. O., Jabiol, J., Makkonen, M., McKie, B. G., Malmqvist, B., Peeters, E. T. H. M., Scheu, S., Schmid, B., van Ruijven, J., Vos, V. C. A., & Hättenschwiler, S. (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*, *509*(7499), 218–221. https://doi.org/10.1038/nature13247

Hättenschwiler, S., & Jørgensen, H. B. (2010). Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, *98*(4), 754–763. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01671.x

Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., & Scheu, S. (2005). Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *36*(Volume 36, 2005), 191–218. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932

Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., & Wardle, D. A. (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs*, *75*(1), 3–35. https://doi.org/10.1890/04-0922

Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B. J., Zavaleta, E. S., & Loreau, M. (2011). High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, *477*(7363), 199–202. https://doi.org/10.1038/nature10282

Kallenbach, C. M., Frey, S. D., & Grandy, A. S. (2016). Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, *7*(1), 13630. https://doi.org/10.1038/ncomms13630

Kuzyakov, Y., & Blagodatskaya, E. (2015). Microbial hotspots and hot moments in soil: Concept & review. *Soil Biology and Biochemistry*, *83*, 184–199. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.025

Laliberté, E., Kardol, P., Didham, R. K., Teste, F. P., Turner, B. L., & Wardle, D. A. (2017). Soil fertility shapes belowground food webs across a regional climate gradient. *Ecology Letters*, *20*(10), 1273–1284. https://doi.org/10.1111/ele.12823

Lange, M., Eisenhauer, N., Sierra, C. A., Bessler, H., Engels, C., Griffiths, R. I., Mellado-Vázquez, P. G., Malik, A. A., Roy, J., Scheu, S., Steinbeiss, S., Thomson, B. C., Trumbore, S. E., & Gleixner, G. (2015). Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications*, *6*(1), 6707. https://doi.org/10.1038/ncomms7707

Lauber, C. L., Hamady, M., Knight, R., & Fierer, N. (2009). Pyrosequencing-Based Assessment of Soil pH as a Predictor of Soil Bacterial Community Structure at the Continental Scale. *Applied and Environmental Microbiology*, *75*(15), 5111–5120. https://doi.org/10.1128/AEM.00335-09

Li, B., Li, Y., Fanin, N., Han, X., Du, X., Liu, H., Li, Y., & Li, Q. (2022). Adaptation of soil micro-food web to elemental limitation: Evidence from the forest-steppe ecotone. *Soil Biology and Biochemistry*, *170*, 108698. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108698

Liang, C., Schimel, J. P., & Jastrow, J. D. (2017). The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, *2*(8), 17105. https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2017.105

Lin, D., Wang, F., Fanin, N., Pang, M., Dou, P., Wang, H., Qian, S., Zhao, L., Yang, Y., Mi, X., & Ma, K. (2019). Soil fauna promote litter decomposition but do not alter the relationship between leaf economics spectrum and litter decomposability. *Soil Biology and Biochemistry*, *136*, 107519. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107519

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., & Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, *294*(5543), 804–808. https://doi.org/10.1126/science.1064088

Luo, Y., Ahlström, A., Allison, S. D., Batjes, N. H., Brovkin, V., Carvalhais, N., Chappell, A., Ciais, P., Davidson, E. A., Finzi, A., Georgiou, K., Guenet, B., Hararuk, O., Harden, J. W., He, Y., Hopkins, F., Jiang, L., Koven, C., Jackson, R. B., … Zhou, T. (2016). Toward more realistic projections of soil carbon dynamics by Earth system models. *Global Biogeochemical Cycles*, *30*(1), 40–56. https://doi.org/10.1002/2015GB005239

Manzoni, S., Jackson, R. B., Trofymow, J. A., & Porporato, A. (2008). The Global Stoichiometry of Litter Nitrogen Mineralization. *Science*, *321*(5889), 684–686. https://doi.org/10.1126/science.1159792

Manzoni, S., Trofymow, J. A., Jackson, R. B., & Porporato, A. (2010). Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs*, *80*(1), 89–106. https://doi.org/10.1890/09-0179.1

Maxwell, T. L., Augusto, L., Bon, L., Courbineau, A., Altinalmazis-Kondylis, A., Milin, S., Bakker, M. R., Jactel, H., & Fanin, N. (2020). Effect of a tree mixture and water availability on soil nutrients and extracellular enzyme activities along the soil profile in an experimental forest. *Soil Biology and Biochemistry*, *148*, 107864. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107864

Moore, J. C., & William Hunt, H. (1988). Resource compartmentation and the stability of real ecosystems. *Nature*, *333*(6170), 261–263. https://doi.org/10.1038/333261a0

Neher, D. A. (2010). Ecology of Plant and Free-Living Nematodes in Natural and Agricultural Soil. *Annual Review of Phytopathology*, *48*(Volume 48, 2010), 371–394. https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-073009-114439

Nilsson, M.-C., & Wardle, D. A. (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.

Nunan, N., Schmidt, H., & Raynaud, X. (2020). The ecology of heterogeneity: Soil bacterial communities and C dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *375*(1798), 20190249. https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0249

Parton, W., Silver, W. L., Burke, I. C., Grassens, L., Harmon, M. E., Currie, W. S., King, J. Y., Adair, E. C., Brandt, L. A., Hart, S. C., & Fasth, B. (2007). Global-Scale Similarities in Nitrogen Release Patterns During Long-Term Decomposition. *Science*, *315*(5810), 361–364. https://doi.org/10.1126/science.1134853

Read, D. J. (1996). The Structure and Function of the Ericoid Mycorrhizal Root. *Annals of Botany*, *77*(4), 365–374. https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0044

Schmidt, M. W. I., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A. C., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S., & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, *478*(7367), 49–56. https://doi.org/10.1038/nature10386

Seastedt, T. R. (1984). The Role of Microarthropods in Decomposition and Mineralization Processes. *Annual Review of Entomology*, *29*(Volume 29, 1984), 25–46. https://doi.org/10.1146/annurev.en.29.010184.000325

Smith, S. E., & Read, D. (2008). *Mycorrhizal symbiosis*. Elsevier.

Sokol, N. W., Sanderman, J., & Bradford, M. A. (2019). Pathways of mineral-associated soil organic matter formation: Integrating the role of plant carbon source, chemistry, and point of entry. *Global Change Biology*, *25*(1), 12–24. https://doi.org/10.1111/gcb.14482

Soliveres, S., van der Plas, F., Manning, P., Prati, D., Gossner, M. M., Renner, S. C., Alt, F., Arndt, H., Baumgartner, V., Binkenstein, J., Birkhofer, K., Blaser, S., Blüthgen, N., Boch, S., Böhm, S., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T., Heinze, J., … Allan, E. (2016). Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, *536*(7617), 456–459. https://doi.org/10.1038/nature19092

Todd-Brown, K. E., Hopkins, F. M., Kivlin, S. N., Talbot, J. M., & Allison, S. D. (2012). A framework for representing microbial decomposition in coupled climate models. *Biogeochemistry*, *109*(1), 19–33.

Trap, J., Bonkowski, M., Plassard, C., Villenave, C., & Blanchart, E. (2016). Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil*, *398*(1), 1–24. https://doi.org/10.1007/s11104-015-2671-6

Turetsky, M. R., Mack, M. C., Hollingsworth, T. N., & Harden, J. W. (2010). The role of mosses in ecosystem succession and function in Alaska's boreal forestThis article is one of a selection of papers from The Dynamics of Change in Alaska's Boreal Forests: Resilience and Vulnerability in Response to Climate Warming. *Canadian Journal of Forest Research*, *40*(7), 1237–1264. https://doi.org/10.1139/X10-072

Vorholt, J. A. (2012). Microbial life in the phyllosphere. *Nature Reviews Microbiology*, *10*(12), 828–840. https://doi.org/10.1038/nrmicro2910

Walker, T. W., & Syers, J. K. (1976). The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, *15*(1), 1–19. https://doi.org/10.1016/0016-7061(76)90066-5

Wall, D. H., & Bardgett, R. D. (2012). *Soil Ecology and Ecosystem Services*. OUP Oxford.

Wall, D. H., Bradford, M. A., ST. JOHN, M. G., Trofymow, J. A., Behan-Pelletier, V., Bignell, D. E., Dangerfield, J. M., Parton, W. J., Rusek, J., & Voigt, W. (2008). Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology*, *14*(11), 2661–2677.

Wang, L., Liu, Z., Bres, C., Jin, G., & Fanin, N. (2024). Coniferous Tree Species Identity and Leaf Aging Alter the Composition of Phyllosphere Communities Through Changes in Leaf Traits. *Microbial Ecology*, *87*(1), 126. https://doi.org/10.1007/s00248-024-02440-w

Wang, L., Liu, Z., Bres, C., Jin, G., & Fanin, N. (2025). Exploring microbial ubiquity across different plant functional groups and organs. *Plant and Soil*, *513*(2), 2869–2885. https://doi.org/10.1007/s11104-025-07356-z

Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., van der Putten, W. H., & Wall, D. H. (2004). Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science*, *304*(5677), 1629–1633. https://doi.org/10.1126/science.1094875

Wardle, D. A., Gundale, M. J., Kardol, P., Nilsson, M.-C., & Fanin, N. (2020). Impact of plant functional group and species removals on soil and plant nitrogen and phosphorus across a retrogressive chronosequence. *Journal of Ecology*, *108*(2), 561–573. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13283

Wardle, D. A., Jonsson, M., Bansal, S., Bardgett, R. D., Gundale, M. J., & Metcalfe, D. B. (2012). Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: Insights from island ecosystems in a long-term natural experiment. *Journal of Ecology*, *100*(1), 16–30. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01907.x

Wardle, D. A., & Yeates, G. W. (1993). The dual importance of competition and predation as regulatory forces in terrestrial ecosystems: Evidence from decomposer food-webs. *Oecologia*, *93*(2), 303–306. https://doi.org/10.1007/BF00317685

Wardle, D. A., Yeates, G. W., Barker, G. M., Bellingham, P. J., Bonner, K. I., & Williamson, W. M. (2003). Island Biology and Ecosystem Functioning in Epiphytic Soil Communities. *Science*, *301*(5640), 1717–1720. https://doi.org/10.1126/science.1087809

Wardle, D. A., & Zackrisson, O. (2005). Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties. *Nature*, *435*(7043), 806–810. https://doi.org/10.1038/nature03611

Wieder, W. R., Allison, S. D., Davidson, E. A., Georgiou, K., Hararuk, O., He, Y., Hopkins, F., Luo, Y., Smith, M. J., Sulman, B., Todd-Brown, K., Wang, Y.-P., Xia, J., & Xu, X. (2015). Explicitly representing soil microbial processes in Earth system models. *Global Biogeochemical Cycles*, *29*(10), 1782–1800. https://doi.org/10.1002/2015GB005188

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., … Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, *428*(6985), 821–827. https://doi.org/10.1038/nature02403

Young, I. M., & Crawford, J. W. (2004). Interactions and Self-Organization in the Soil-Microbe Complex. *Science*, *304*(5677), 1634–1637. https://doi.org/10.1126/science.1097394

# Axe 4

# Changements globaux et impact sur les communautés microbiennes du sol

*« Que rien ne vienne rompre le pacte silencieux entre la terre et le vivant*. »*

** la nature fonctionne grâce à un équilibre discret, souvent invisible, entre le sol, les organismes vivants et leur environnement.*



Un paysage façonné par le temps, où la roche domine et la forêt s'accroche à la pente. **Photo: N. Fanin**.

# Axe 4. Changements globaux et impact sur les communautés microbiennes du sol

**AXE 4 : CHANGEMENTS GLOBAUX ET IMPACT SUR LES COMMUNAUTES MICROBIENNES DU SOL ..... 253**

4.1 LES CHANGEMENTS GLOBAUX COMME NOUVEAUX DETERMINANTS DU FONCTIONNEMENT BIOLOGIQUE DES SOLS ..... 253

4.2 CHANGEMENT CLIMATIQUE : RECHAUFFEMENT ET MODIFICATION DES REGIMES HYDRIQUES ..... 255

*4.2.1 Découplage entre températures aérienne et édaphique et conséquences écologiques ..... 255*

*4.2.2 Influence de la structure du sous-bois sur la dynamique thermique et hydrique du sol ..... 257*

*4.2.3 Influence du réchauffement sur les enzymes et la dynamique du carbone du sol ..... 259*

*4.2.4 Sécheresse et contrôle hydrique des processus microbiens ..... 263*

*4.2.5 Variabilité saisonnière du fonctionnement microbien : l'hiver est meilleur que l'été ..... 265*

4.3 POLLUTIONS ET CONTAMINANTS EMERGENTS ..... 267

*4.3.1 Contamination au plomb : biodisponibilité et restructuration communautaire ..... 267*

*4.3.2 Contamination au cuivre : interactions avec la matière organique et gestion des sols ..... 267*

*4.3.3 Microplastiques : modification physique et reconfiguration trophique ..... 271*

4.4 INVASIONS BIOLOGIQUES ET RECONFIGURATION DES COMMUNAUTES MICROBIENNES DU SOL ..... 273

4.5 SYNTHESE - CHANGEMENTS GLOBAUX ET TRAJECTOIRES FONCTIONNELLES DES ECOSYSTEMES DU SOL .. 274

*4.5.1 Des filtres multiples mais des mécanismes convergents ..... 274*

*4.5.2 Non-linéarités, seuils et dépendance au contexte environnemental ..... 275*

*4.5.3 Trajectoires fonctionnelles microbiennes et dynamiques du carbone sous perturbations globales . 279*

*4.5.4 Vers une écologie prédictive des sols sous changements globaux ..... 280*

4.6 BIBLIOGRAPHIE DE L'AXE 4 ..... 282

# Axe 4

# Changements globaux et impact sur les communautés microbiennes du sol

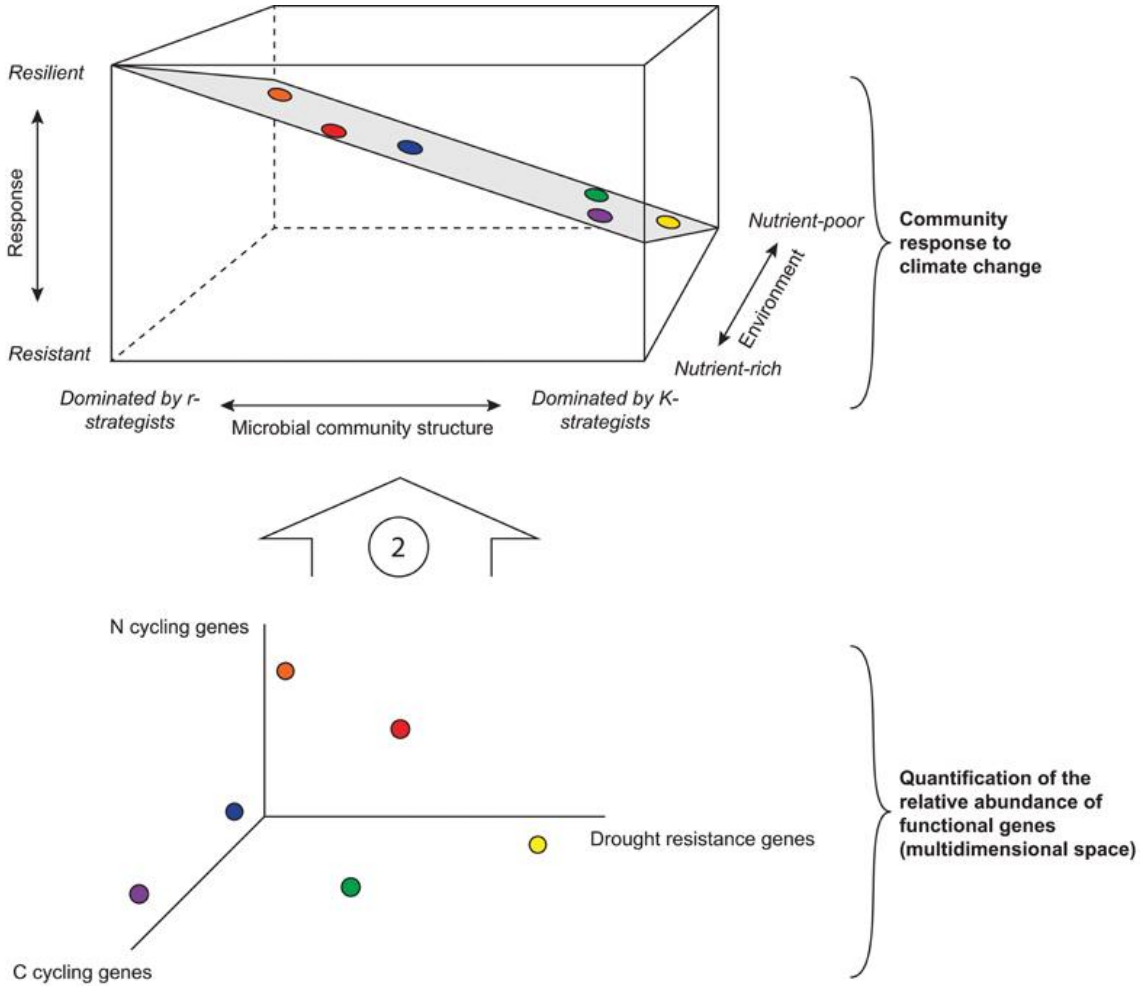



**Figure 78 - Cadre conceptuel de la réponse des communautés microbiennes au changement climatique.** Schéma conceptuel illustrant la relation entre la structure des communautés microbiennes, l'abondance relative des gènes fonctionnels et la réponse écologique face aux changements environnementaux. L'espace multidimensionnel inférieur représente la quantification des gènes impliqués dans différentes fonctions écologiques (cycle du carbone, cycle de l'azote, résistance à la sécheresse), permettant de caractériser la structure des communautés microbiennes le long d'un gradient allant de stratégies de vie dominées par des stratégistes *r* vers des stratégistes *K*. La partie supérieure illustre comment cette organisation fonctionnelle et taxonomique, combinée au contexte environnemental (milieux pauvres à riches en nutriments), influence la réponse des communautés, exprimée par un continuum entre résistance et résilience face au changement climatique. Les points colorés correspondent à différentes communautés microbiennes positionnées selon leurs profils fonctionnels et écologiques. Cette figure est tirée de de Vries and Shade (2013) - *Frontiers in Microbiology*.

# Axe 4 : Changements globaux et impact sur les communautés microbiennes du sol

## 4.1 Les changements globaux comme nouveaux déterminants du fonctionnement biologique des sols

Les axes précédents ont montré que la disponibilité des ressources (**Axe 1**), l'habitat (**Axe 2**) et les interactions biotiques (**Axe 3**) constituent des déterminants centraux du fonctionnement microbien des sols. Toutefois, l'ensemble des mécanismes présentés au sein de ces axes s'exprime selon un contexte environnemental qui peut être profondément modifié par les **changements globaux**. En particulier, comprendre comment les **drivers environnementaux** reconfigurent la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes constitue un enjeu majeur pour prédire les trajectoires futures des cycles biogéochimiques.

La **Figure 78** propose un cadre conceptuel permettant d'aborder ces transformations sous un **angle fonctionnel**, en montrant que la réponse des communautés microbiennes aux changements globaux peut être comprise à travers **trois dimensions complémentaires** : (i) la structure des communautés microbiennes, organisée le long d'un gradient allant de **stratégies de type *r*** à des stratégies **de type *K***, (ii) les **conditions environnementales**, ici représentées par un gradient de disponibilité en nutriments, et (iii) la composition fonctionnelle des communautés, appréhendée *via* l'**abondance relative** de **gènes** impliqués dans les grands cycles biogéochimiques (carbone, azote, résistance aux stress). Dans ce cadre, la réponse écologique observée ne résulte pas d'un facteur unique, mais d'une **combinaison** d'états **fonctionnels** et **environnementaux** capables de favoriser soit la résistance, soit la résilience des communautés face aux perturbations. Ainsi, ce schéma met en lumière que les changements globaux ne modifient pas uniquement l'**intensité des processus microbiens**, mais reconfigurent également la nature même des **stratégies écologiques dominantes**. A titre d'exemple les communautés orientées vers des stratégies *r*, caractérisées par une croissance rapide et une forte **capacité d'exploitation** de ressources labiles, peuvent répondre plus rapidement aux perturbations par des stratégies de **résilience** et de **recolonisation** rapide, alors que les communautés dominées par des organismes de type *K*, souvent associées à une meilleure efficacité d'utilisation des ressources et à une stabilité accrue, sont plus **résistantes** et peuvent mettre en place des **formes de résistance** ou de **sporulation**. La disponibilité en nutriments agit alors comme un filtre environnemental influençant la position des communautés dans cet espace fonctionnel, et donc leur réponse potentielle aux **stress environnementaux**.

Au-delà des contraintes climatiques, les sols sont soumis à des pressions anthropiques incluant la gestion intensive des sols ou des **pressions chimiques** persistantes. En particulier, l'accumulation historique de métaux tels que le **cuivre** dans les sols viticoles peut générer des réponses des communautés microbiennes aux pollutions chroniques. La toxicité réelle dépend davantage de la biodisponibilité que de la concentration totale, et celle-ci est fortement **modulée par le pH** et la **quantité de MO** (Giller et al., 2009 ; Schneider et al., 2017). L'incorporation de résidus organiques peut ainsi temporairement accroître la solubilité des métaux *via* la complexation par la MO dissoute, illustrant l'importance des interactions entre gestion des sols et spéciation

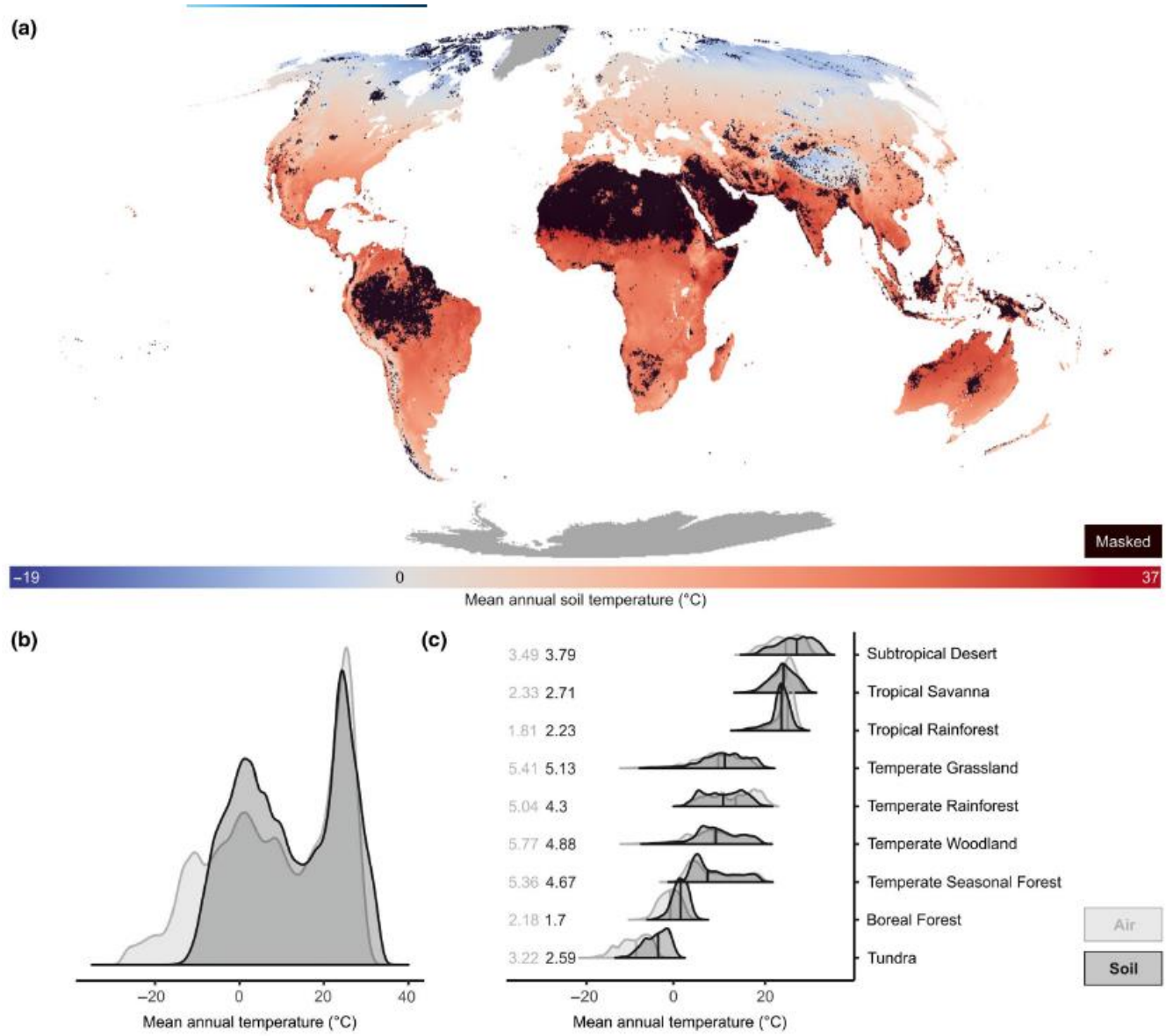



**Figure 79 - Variabilité spatiale de la température moyenne annuelle du sol à l'échelle globale.** Carte mondiale représentant la température moyenne annuelle du sol (0-5 cm de profondeur), mettant en évidence sa distribution spatiale et sa variabilité par rapport à la température de l'air. Le pannel (**a**) illustre la répartition globale des températures du sol, avec un gradient allant des zones froides aux régions chaudes tropicales et désertiques. Le pannel (**b**) compare les distributions globales des températures moyennes annuelles de l'air et du sol, montrant une variabilité spatiale plus faible pour la température du sol. Le pannel (**c**) présente les distributions de températures selon les principaux biomes terrestres, soulignant les différences entre températures de l'air et du sol ainsi que la variabilité propre à chaque biome. Les valeurs indiquées correspondent à la dispersion thermique au sein des biomes, traduisant les contrastes climatiques et écologiques à l'échelle mondiale. Cette figure est tirée de Lembrechts et al. (2025) - *Global Change Biology*.

chimique des éléments (Ouédraogo et al., 2024). Ces résultats soulignent que les perturbations chimiques doivent être interprétées à l'aune des propriétés physico-chimiques initiales des sols. Par ailleurs, d'autres contaminants émergents tels que les **microplastiques** introduisent une dimension nouvelle aux perturbations des sols. Au-delà de leurs effets physiques sur la structure du sol, ils modifient aussi la structure des **réseaux trophiques souterrains** en affectant la faune édaphique, ce qui peut indirectement stimuler ou inhiber l'activité enzymatique microbienne (Rillig et al., 2019; Lin et al., 2020). Ces cascades trophiques révèlent que les impacts des changements globaux ne se limitent pas à des effets directs sur les microorganismes, mais impliquent des reconfigurations des interactions biotiques. Enfin, les **invasions biologiques** représentent un autre driver majeur des changements globaux. En modifiant la quantité et la qualité des litières, ainsi que les conditions microclimatiques locales, les **espèces invasives** transforment les stocks de carbone et de nutriments du sol (Ehrenfeld, 2010). Les effets observés sont aussi fortement dépendants du contexte édaphique : dans les sols initialement pauvres en nutriments, l'augmentation des stocks de C, N et P peut être amplifiée, sans pour autant se traduire par une augmentation proportionnelle de l'activité microbienne (Dommanget et al., 2024). Cette dissociation entre stocks et fonctionnement souligne la nécessité de considérer les **conditions initiales** comme *modulateurs* des impacts.

Au global, l'ensemble de ces travaux converge vers une conclusion centrale : les réponses des communautés microbiennes aux changements globaux sont **contextuelles** et souvent **non linéaires**. Ainsi, comprendre ces réponses nécessite d'intégrer simultanément les contraintes climatiques, hydriques, chimiques et biologiques, ainsi que leurs **interactions**. Dans la continuité des axes précédents, cet **Axe 4** vise à analyser comment les principaux drivers des changements globaux - **sécheresse**, **pollution métallique**, **invasions biologiques** et **contaminants émergents** - modifient la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes du sol, et comment ces modifications influencent les cycles biogéochimiques dans un contexte de **changement environnemental global**.

## 4.2 Changement climatique : réchauffement et modification des régimes hydriques

### 4.2.1 Découplage entre températures aérienne et édaphique et conséquences écologiques

Le **réchauffement climatique** constitue l'un des moteurs les plus étudiés des changements globaux, mais son interprétation en écologie des sols a longtemps reposé sur une approximation implicite : **l'assimilation de la température de l'air à celle du sol**. Or, cette hypothèse simplificatrice est remise en question par des travaux récents démontrant que la température du sol possède sa propre dynamique, partiellement découplée du climat atmosphérique. En effet, l'étude de Lembrechts et al. (2025) à laquelle j'ai contribué apporte un éclairage déterminant sur ce point. À partir d'une synthèse globale combinant données expérimentales et observations à large échelle, nous avons montré que la **température du sol** varie fortement en fonction de facteurs locaux tels que la couverture végétale, l'épaisseur de la litière, l'humidité, la texture du sol et la topographie. Dans de nombreux contextes, les **écarts entre température de l'air et température du sol atteignent plusieurs degrés** (**Figure 79**), et cette différence augmente sous couvert forestier dense ou en présence d'une litière épaisse. Cette étude démontre ainsi que les prédictions des réponses biologiques basées uniquement sur la

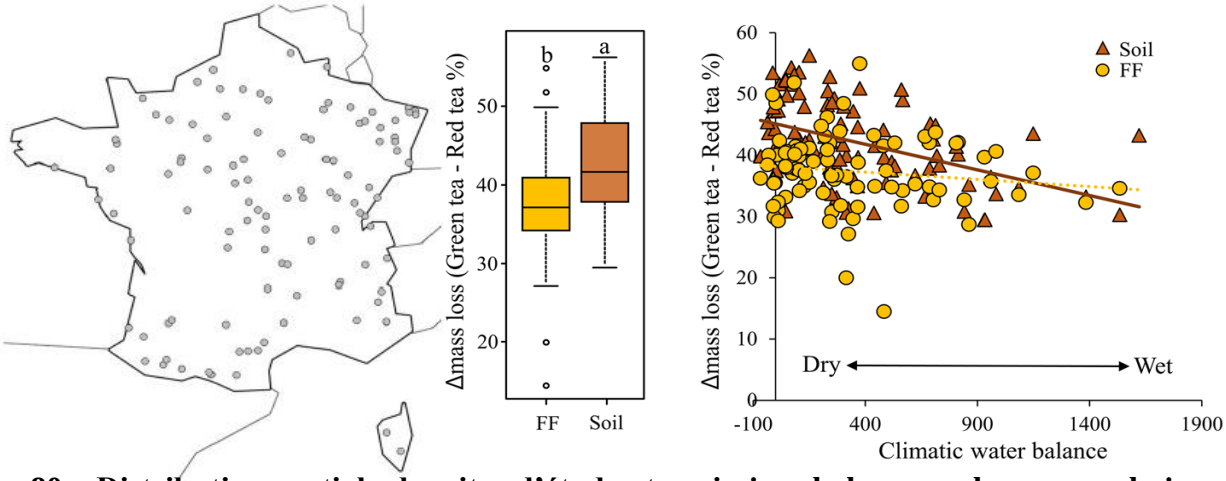



**Figure 80 - Distribution spatiale des sites d'étude et variation de la perte de masse relative entre litières de qualité contrastée.** Localisation des 99 sites forestiers utilisés du réseau RENECOFOR en France, couvrant un large gradient environnemental et climatique. Différence de perte de masse selon la position des sachets, placés soit dans la litière de surface (FF, forest floor), soit enfouis dans le sol à 8 cm. La figure met en évidence une décomposition relative plus élevée lorsque la litière est enfouie dans le sol ainsi qu'une diminution progressive de cette différence le long du gradient hydrique. Cette figure est tirée de Fanin et al. (2020) - *Ecosystems*.

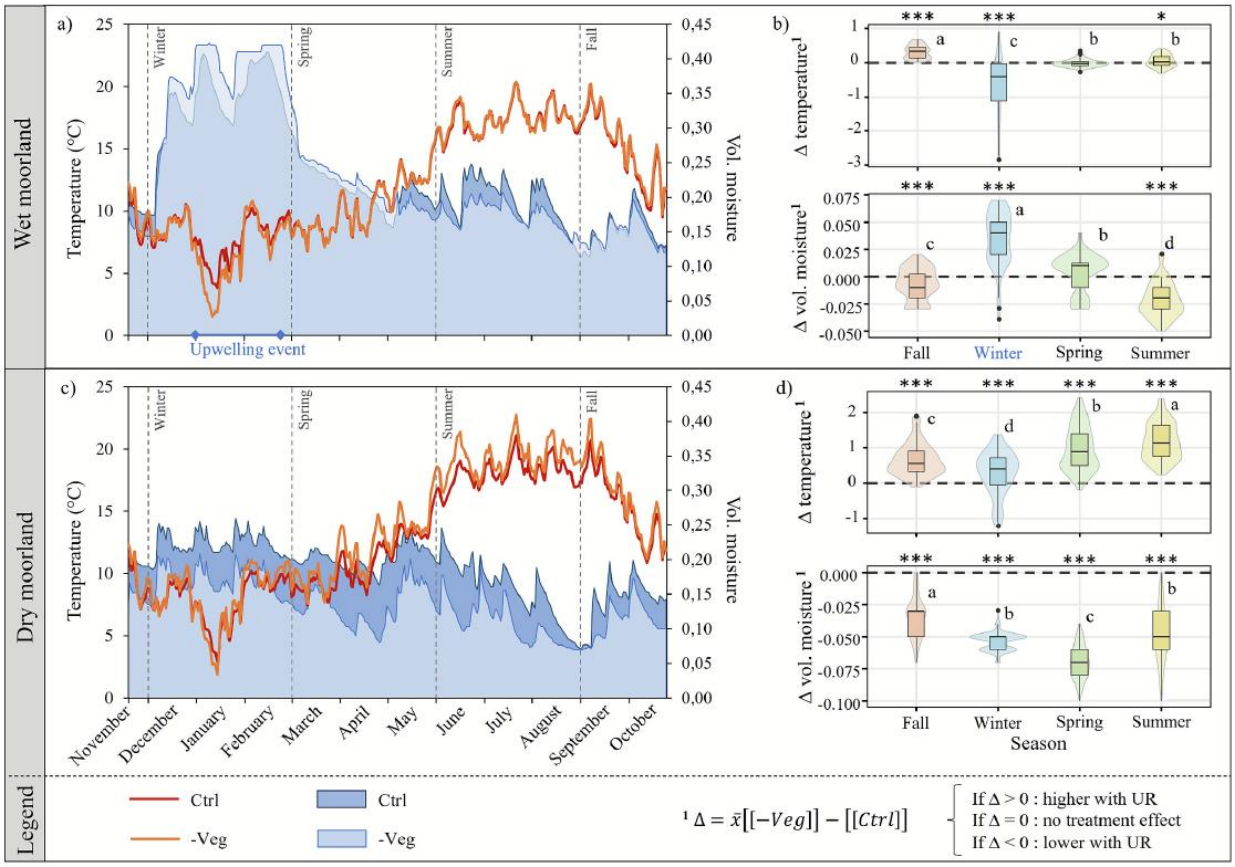



**Figure 81 - Dynamique saisonnière de la température et de l'humidité du sol dans deux types de landes.** Les pannels (**a-c**) montrent les dynamiques temporelles des conditions microclimatiques, tandis que les pannels (**b-d**) présentent les différences entre traitements selon les saisons. En landes sèches, le retrait du couvert végétal tend à augmenter davantage la température et à réduire l'humidité, alors que sont réponses sont moins claires en landes humides. Ces résultats indiquent que le sous-bois régule les conditions microclimatiques de manière contextuelle selon les propriétés hydriques de l'écosystème. Cette figure est tirée de Bon et al. (2026) - *Geoderma*.

température atmosphérique peuvent conduire à des estimations biaisées de l'**intensité réelle** du stress thermique subi par les **microorganismes**. Plus encore, Lembrechts et al. (2025) soulignent que la température du sol constitue une **variable intégratrice** de multiples changements globaux. Les modifications de l'usage des terres, les invasions végétales ou la réduction du couvert forestier modifient le **régime thermique du sol** en altérant l'ombrage, l'évapotranspiration et la capacité isolante de la litière. Ainsi, le réchauffement n'agit pas seulement comme un **forçage direct** lié au **climat global**, mais aussi comme un phénomène localement amplifié ou atténué par les **transformations de la végétation**. Je pense que cette dimension microclimatique est cruciale pour comprendre les réponses des communautés microbiennes. De plus, cette étude démontre aussi qu'il existe une **importante hétérogénéité verticale**. En effet, la température du sol décroît avec la profondeur, et cette stratification thermique peut moduler l'humidité et l'activité enzymatique le long du profil. Ainsi, cette interaction **thermique-hydrique** ne se limite pas à un effet superficiel entre sites, mais s'exprime également verticalement le long du profil du sol. L'étude menée par Fanin et al. (2020) à l'échelle de 100 forêts françaises illustre particulièrement bien cette dimension. En effet, en comparant la décomposition d'un substrat labile (green tea) et d'un substrat plus récalcitrant (red tea) placés soit en surface forestière, soit enfouis à 8 cm de profondeur, nous avons démontré que la différenciation entre substrats dépend fortement de la position dans le profil et du bilan hydrique climatique (**Figure 80**). La différence de perte de masse entre les deux substrats ($\Delta_{\text{mass loss}}$) est significativement plus élevée lorsque les sachets sont enfouis dans le sol que lorsqu'ils sont déposés à la surface. De plus, cette **différenciation** augmente dans les **sites les plus secs**, indiquant que la contrainte hydrique amplifie les différences de décomposition entre substrats labile et récalcitrant, mais principalement dans le sol minéral. Ces résultats soulignent que le climat n'agit pas uniquement *via* la température moyenne annuelle, mais aussi *via* le **bilan hydrique** et sa modulation verticale. Ainsi, la **profondeur** du sol constitue un **filtre écologique** supplémentaire, modulant la sensibilité des processus microbiens aux variations climatiques. Les réponses au réchauffement apparaissent donc dépendantes non seulement du contexte régional, mais aussi de la position dans le profil du sol.

### 4.2.2 Influence de la structure du sous-bois sur la dynamique thermique et hydrique du sol

Au-delà de la température atmosphérique et des caractéristiques pédologiques, nous avons vu dans le paragraphe précédent que la **structure de la végétation** jouait un rôle déterminant dans la modulation du microclimat du sol. Bien que l'ouverture de la canopée soit particulièrement étudiée, il est important de noter que les strates inférieures ont également un rôle majeur sous-estimé sur le microclimat. C'est dans ce cadre que les travaux de thèse de Lucie Bon apportent une **démonstration expérimentale** particulièrement convaincante du **rôle structurant du sous-bois**. Dans cette étude, le microclimat du sol a été suivi en continu pendant une année complète grâce à des sondes enregistrant la température et l'humidité volumique toutes les 15 minutes, dans deux landes forestières contrastées en régime hydrique, et en comparant des traitements de présence/absence du sous-bois (Bon et al. 2026). La **Figure 81** présentée met clairement en évidence que la suppression du sous-bois **modifie** significativement la dynamique **thermique et hydrique** du sol. Dans la lande sèche, la suppression de la végétation du sous-étage entraîne une augmentation marquée de la température du sol au printemps et en été, accompagnée d'une diminution significative de l'humidité.

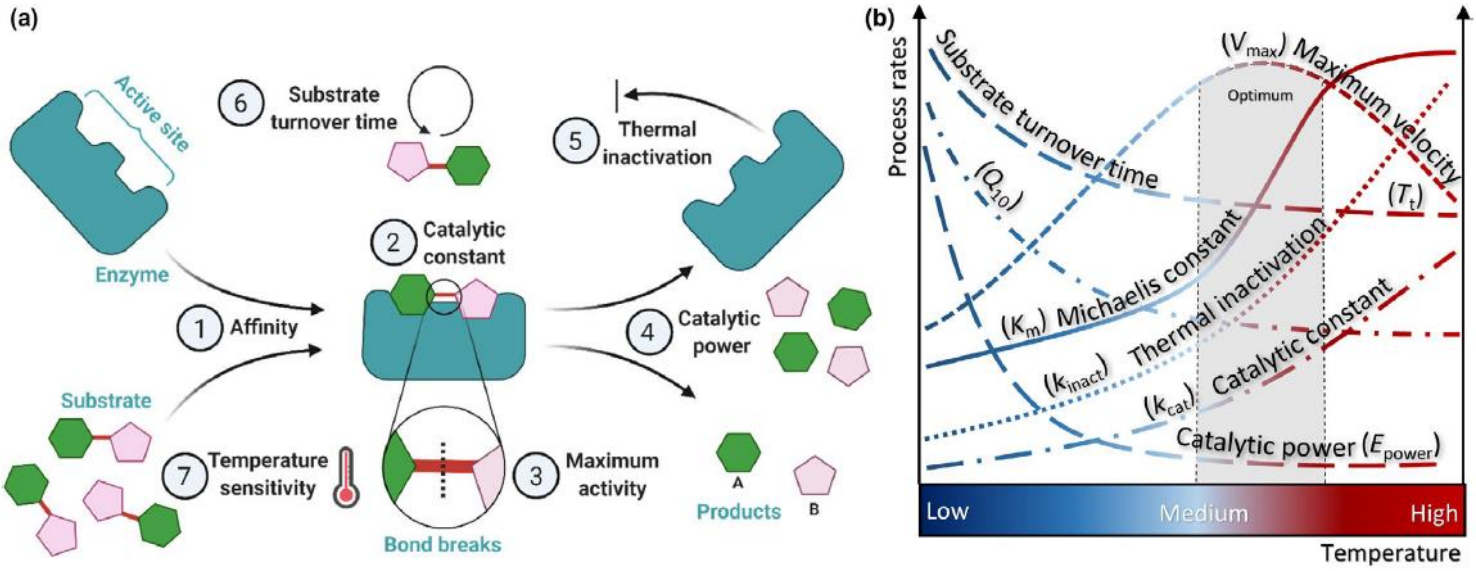



**Figure 82 - Effets de la température à l'échelle enzymatique.** Schéma conceptuel illustrant les mécanismes par lesquels la température influence la cinétique des enzymes extracellulaires du sol. Le pannel (**a**) représente les principales relations enzyme-substrat et les paramètres associés, incluant l'affinité enzyme-substrat, la constante catalytique ($k_{cat}$), la vitesse maximale de réaction ($V_{max}$), la constante de Michaelis–Menten ($K_m$), la puissance catalytique des enzymes ($E_{power}$) ainsi que leur inactivation thermique ($k_{inact}$). Le pannel (**b**) illustre les réponses théoriques de ces paramètres à l'augmentation de la température, montrant une augmentation de l'activité catalytique jusqu'à une température optimale suivie d'une diminution liée à l'inactivation thermique. Le schéma met en évidence le compromis entre stimulation enzymatique à court terme et réduction potentielle de la puissance catalytique à plus long terme, avec des implications directes pour la dégradation de la matière organique du sol. Cette figure est tirée de Fanin et al. (2022) - *Functional Ecology*.

Le sous-bois agit donc comme un **tampon thermique et hydrique**, réduisant l'amplitude des fluctuations saisonnières et limitant l'assèchement estival. À l'inverse, dans la lande humide, caractérisée par des remontées d'eau hivernales, la suppression du sous-bois modifie différemment les conditions microclimatiques, révélant que l'effet de la végétation est beaucoup moins important sur l'humidité du sol, voire sa présence a tendance à augmenter l'humidité en hiver. Ces résultats confirment que la **température du sol n'est pas uniquement déterminée par le climat régional**, mais par **l'architecture locale de la végétation**. En particulier, le sous-bois influence l'ombrage, l'évapotranspiration, l'isolation par la litière et la dynamique des flux d'eau, tout en amortissant les pics thermiques estivaux et en limitant les pertes hydriques, créant un **microclimat** plus **stable** pour les communautés microbiennes. En son absence, les sols deviennent plus chauds en période estivale et plus secs, ce qui accentue les contraintes diffusionnelles sur les communautés microbiennes. Ces résultats mettent également en évidence une **forte variabilité saisonnière** des écarts **microclimatiques** entre traitements. Ainsi, il est important de noter que les différences de température et d'humidité ne sont pas constantes au cours de l'année : elles culminent au printemps et en été dans la lande sèche, tandis qu'en hiver, les écarts peuvent s'inverser ou s'atténuer. Cette dimension saisonnière est essentielle, car elle implique que les effets du changement climatique ne s'expriment **pas de manière uniforme dans le temps**. Le sous-bois module donc non seulement les **moyennes annuelles**, mais aussi la **dynamique intra-annuelle** des contraintes thermiques et hydriques.

### 4.2.3 Influence du réchauffement sur les enzymes et la dynamique du carbone du sol

Dans mes travaux, les enzymes extracellulaires occupent une place centrale, car elles constituent l'interface fonctionnelle majeure entre l'activité microbienne et la décomposition de la MO (Burns et al., 2013 ; Allison et al., 2010 ; Fanin et al., 2022). Comprendre **leur réponse au réchauffement** est essentiel, puisque les projections climatiques prévoient une **augmentation durable des températures** susceptible de modifier directement les vitesses de dégradation du carbone dans les sols et, par conséquent, les **rétroactions** entre écosystèmes terrestres et climat (IPCC, 2021). De nombreux travaux ont en effet montré que les enzymes du sol contrôlent largement la **sensibilité thermique** de la décomposition (Allison et al., 2010 ; Burns et al., 2013), et que leurs réponses au réchauffement constituent un mécanisme clé pour expliquer les variations des stocks de carbone observées dans les expériences de réchauffement à long terme (Melillo et al., 2017). À l'**échelle enzymatique**, le réchauffement peut en effet modifier profondément les paramètres fondamentaux de la **cinétique des réactions catalysées** par les **enzymes extracellulaires** (**Figure 82**). Dans ma review de la litérature, notre synthèse montre que la température influence simultanément la vitesse maximale de réaction ($V_{max}$), la constante catalytique ($k_{cat}$), la constante d'affinité enzyme-substrat ($K_m$) et la constante d'inactivation thermique ($k_{inact}$). (Fanin et al., 2022). Dans les approches classiques, les effets du réchauffement sont généralement décrits à l'aide d'une relation d'**Arrhenius** ou d'un coefficient $\mathbf{Q_{10}}$ appliqué aux vitesses de réaction. Cette formulation rend compte des réponses observées à court terme dans les expérimentations de réchauffement, où l'**augmentation de température stimule l'activité enzymatique** et **accélère la dépolymérisation** des substrats organiques assimilables. Cependant, notre synthèse souligne aussi que cette représentation instantanée de l'activité enzymatique ne suffit pas à décrire la dynamique cumulative

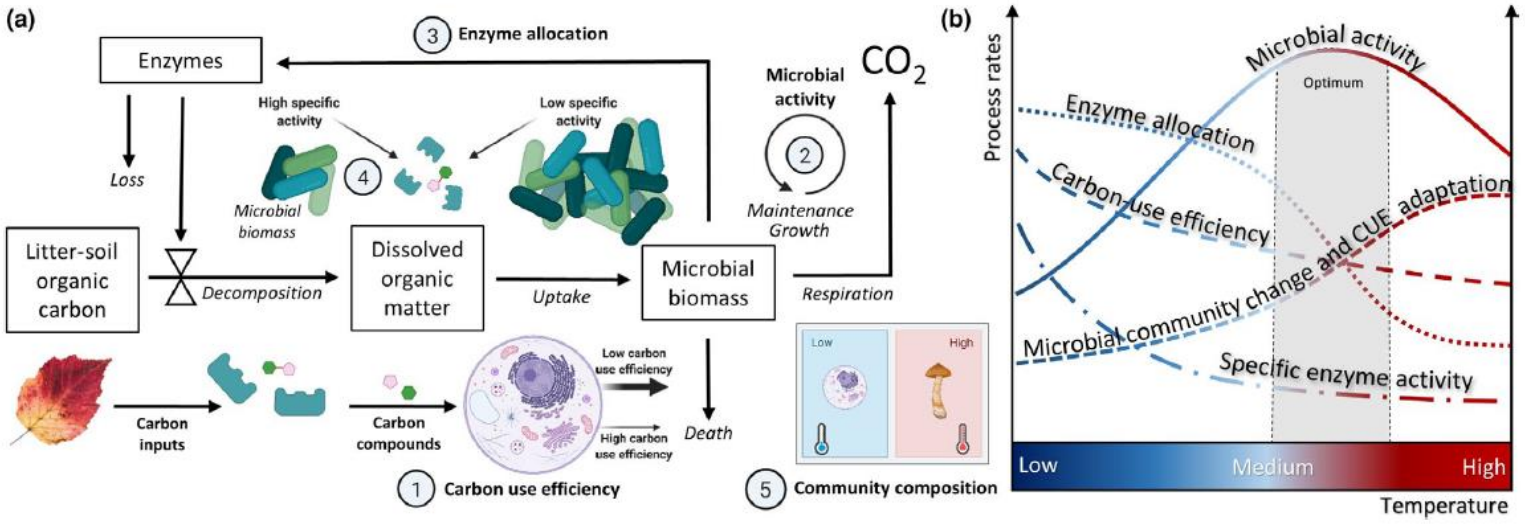



**Figure 83 - Effets de la température à l'échelle microbienne.** Schéma conceptuel illustrant l'influence de la température sur les relations entre communautés microbiennes, allocation enzymatique et dynamique du carbone du sol. Le pannel (**a**) représente le rôle des paramètres microbiens dans les interactions enzyme-substrat, incluant la production enzymatique, l'absorption du carbone dissous, la croissance et le maintien de la biomasse microbienne, ainsi que l'efficacité d'utilisation du carbone (CUE), qui conditionne l'allocation des ressources entre respiration et croissance. Le pannel (**b**) illustre les réponses théoriques de différents paramètres microbiens à l'augmentation de la température, montrant une augmentation initiale de l'activité microbienne jusqu'à une température optimale, suivie d'une diminution liée aux contraintes physiologiques. Le schéma met en évidence les variations de la CUE, de l'allocation enzymatique, de l'activité enzymatique spécifique et des changements de composition des communautés microbiennes, soulignant le rôle central des ajustements physiologiques et communautaires dans la réponse des sols au réchauffement climatique. Cette figure est tirée de Fanin et al. (2022) - *Functional Ecology*.

des enzymes dans le sol. Les enzymes extracellulaires, une fois produites, catalysent les réactions jusqu'à leur inactivation. La quantité totale de substrat qu'une unité d'enzyme peut transformer dépend donc non seulement de sa **constante catalytique**, mais également de sa **stabilité thermique**. Le concept de 'puissance catalytique' (***Epower***), définie comme le rapport entre $k_{cat}$ et $k_{inact}$, permet de quantifier la capacité cumulative d'une enzyme à transformer un substrat avant son inactivation. Si $k_{cat}$ et $k_{inact}$ augmentent tous deux avec la température, plusieurs études montrent que l'énergie associée à l'**inactivation thermique** est souvent **supérieure** à celle associée à la **catalyse** (Daniel et al., 2001 ; Alvarez et al., 2018). Autrement dit, l'augmentation de la température tend à renforcer plus rapidement les processus d'inactivation que les gains d'efficacité catalytique. Dans ce cas, une augmentation prolongée de la température conduit à une **diminution de la puissance catalytique globale des enzymes**, malgré une stimulation initiale de $V_{max}$. Ce mécanisme permet de comprendre pourquoi les réponses au réchauffement ne sont pas linéaires dans le temps (Allison et al., 2010 ; Frey et al., 2013 ; Melillo et al., 2017 ; Fanin et al., 2022). Souvent, les expérimentations de réchauffement de longue durée au sein des écosystèmes forestiers montrent généralement une réponse en plusieurs phases. Dans les premières années, l'augmentation de la température stimule l'activité microbienne et la dégradation des fractions labiles du carbone, entraînant une hausse des émissions de $CO_2$. Cette phase initiale correspond à une augmentation de $V_{max}$ et à une **stimulation métabolique directe** (Davidson & Janssens, 2006 ; Allison et al., 2010 ; Romero-Olivares et al., 2017). À moyen terme, deux trajectoires peuvent émerger (**Figure 83**). La première correspond à une **atténuation progressive des flux de $CO_2$**, liée à l'épuisement des substrats labiles et à une augmentation de $K_m$, traduisant une diminution de l'**affinité enzyme-substrat** dans un contexte de limitation en ressources. Cette phase s'accompagne souvent d'une diminution de la biomasse microbienne, d'une réduction des pools enzymatiques et d'une baisse de l'**efficacité d'utilisation du carbone** (CUE) (Hartley et al., 2007 ; Razavi et al., 2015 ; Tucker et al., 2013 ; Walker et al., 2018). La seconde trajectoire correspond à une **reprise de la décomposition**, associée à des changements dans la composition des communautés microbiennes et à une **augmentation de la capacité à dégrader des composés plus récalcitrants**, notamment la lignine (Frey et al., 2013 ; Feng et al., 2017 ; Melillo et al., 2017 ; Chen et al., 2018). L'expérience de réchauffement à long terme menée par Melillo et al. (2017), suivie pendant plus de vingt ans, illustre clairement cette dynamique en trois temps : **accélération initiale** de la décomposition du carbone labile, **phase d'atténuation**, **puis nouvelle augmentation** associée à la mobilisation de fractions plus complexes. Ainsi, le réchauffement climatique ne peut être interprété comme un simple facteur d'accélération thermique des réactions biochimiques. Il agit à travers une **cascade de médiations écologiques** : modulation du climat, ajustements cinétiques des enzymes extracellulaires et évolution progressive de la disponibilité des substrats. Les réponses observées résultent d'un **compromis dynamique** entre activation catalytique, inactivation thermique et contraintes hydriques, compromis dont l'issue dépend aussi du contexte pédoclimatique local. Ainsi, la sensibilité des communautés microbiennes au changement climatique est conditionnée par la capacité des écosystèmes à amortir les **fluctuations microclimatiques** et par la **distribution spatiale des ressources** au sein du profil du sol. La température, l'humidité et la profondeur doivent donc être envisagées comme des **dimensions interdépendantes** qui **structurent conjointement les trajectoires fonctionnelles des sols sous changement global**. Cette complexité ouvre directement sur la question centrale du contrôle hydrique des processus microbiens, dont l'intensification des sécheresses constitue aujourd'hui l'une des expressions les plus critiques.

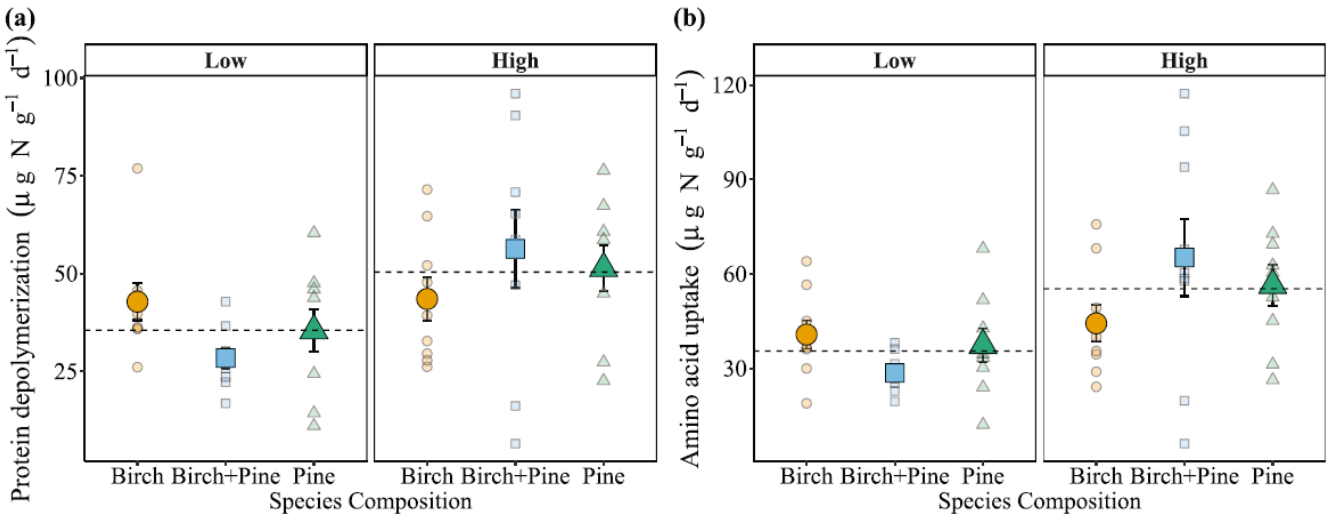



**Figure 84 - Effet de la composition en essences d'arbres et de la disponibilité en eau du sol sur les processus microbiens liés à l'azote.** Effet de la composition spécifique des peuplements forestiers et de la disponibilité en eau du sol (faible vs élevée) sur (**a**) la dépolymérisation des protéines et (**b**) l'absorption d'acides aminés. Les données brutes sont représentées en transparence partielle, tandis que les symboles pleins indiquent les moyennes accompagnées de leurs erreurs standards. Les lignes pointillées correspondent à la moyenne calculée à partir des monocultures pour chaque niveau de disponibilité en eau. La figure met en évidence l'influence conjointe de la composition végétale et du régime hydrique sur les processus microbiens d'acquisition de l'azote, soulignant le rôle des interactions entre diversité végétale et contraintes environnementales dans la régulation du fonctionnement du sol. Cette figure est tirée de Maxwell et al. (2022) - *European Journal of Soil Science*.

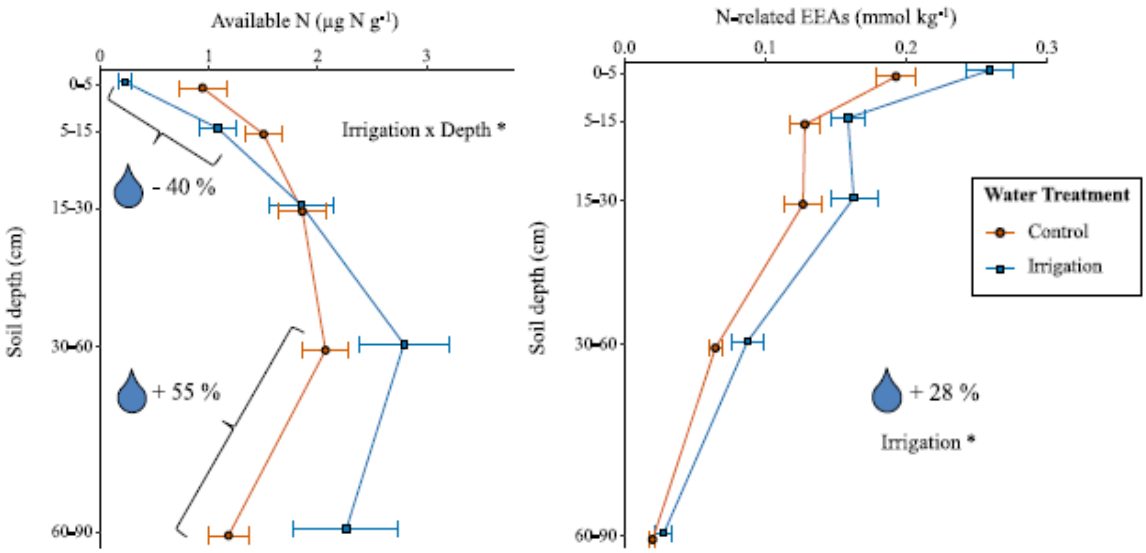



**Figure 85 - Effet de l'irrigation sur la disponibilité en azote et les activités enzymatiques extracellulaires le long du profil de sol.** Distribution verticale de l'azote disponible et des activités enzymatiques liées à l'azote le long du profil de sol. Les points représentent les moyennes mesurées à chaque profondeur en conditions contrôle et irriguées. Les résultats montrent que l'irrigation modifie significativement la distribution verticale des ressources azotées et des activités enzymatiques, avec des réponses contrastées selon la profondeur du sol. Les variations relatives soulignent les changements observés entre traitements, mettant en évidence une redistribution des processus microbiens d'acquisition de l'azote sous modification du régime hydrique. Cette figure est adaptée de Maxwell et al. (2020) - *Soil Biology Biochemistry*.

### 4.2.4 Sécheresse et contrôle hydrique des processus microbiens

Si la température module la cinétique enzymatique, l'**eau** en conditionne l'**expression effective**. Dans les sols, l'activité microbienne dépend de la connectivité hydrique entre les particules, de la continuité des films d'eau et de la diffusion des substrats organiques dissous. La sécheresse ne constitue donc pas seulement un stress physiologique pour les microorganismes ; elle agit comme un **filtre physique** qui limite la rencontre entre **enzymes extracellulaires** et **substrats**. Cette limitation diffusionnelle, décrite de longue date comme un goulot d'étranglement du cycle de l'azote (Schimel & Bennett, 2004), devient centrale dans un contexte d'intensification des sécheresses estivales.

L'importance de ce contrôle hydrique a été démontrée de manière particulièrement rigoureuse dans le cadre de la thèse de Tania Maxwell, qui a quantifié la dépolymérisation des protéines du sol à l'aide d'une méthode de **dilution isotopique au $^{15}$N** en collaboration avec l'Université de Vienne (Maxwell et al., 2023). Cette approche innovante nous a permis d'estimer les **flux bruts d'acides aminés** libérés par la dégradation des **protéines**, fournissant ainsi une mesure directe de l'étape limitante du cycle de l'azote organique. Nous avons employé cette approche sur le dispositif **ORPHEE**, c-a-d une plantation expérimentale où la diversité des arbres et la disponibilité en eau manipulée par irrigation estivale sont contrôlés. Les résultats ont montré que l'augmentation de l'**humidité** entraînait une **hausse significative des taux de la dépolymérisation des protéines**, de l'ordre de **40 %**, sans variation concomitante de la biomasse microbienne (**Figure 84**). Ce résultat est fondamental car il démontre que la **contrainte hydrique** agit principalement *via* un mécanisme d'**accessibilité du substrat** plutôt que par une **modification structurelle des communautés** dans ce cas présent. À l'inverse, sous conditions sèches, cette relation tendait à s'atténuer, voire à s'inverser, suggérant que la **limitation diffusionnelle** devenait **dominante**. Autrement dit, même lorsque le substrat organique est présent, la contrainte hydrique peut en limiter l'**accessibilité fonctionnelle aux enzymes**. Cette inversion souligne que l'eau contrôle l'expression des processus microbiens plus que leur potentiel intrinsèque. Ces résultats s'inscrivent dans un cadre plus large de **découplage structure-fonction** sous contrainte hydrique. Dans notre dispositif, la biomasse microbienne mesurée par fumigation-extraction restait relativement stable entre traitements, alors que les flux de transformation de l'azote variaient fortement. Cette dissociation indique que les communautés microbiennes conservent une capacité structurelle, mais que leur fonctionnement est modulé par les propriétés physiques du sol. La **sécheresse** agit ainsi comme **un filtre qui contraint l'expression des fonctions**, sans nécessairement induire de recomposition immédiate des communautés.

En accord avec ces résultats, une étude antérieure menée sur le même site expérimental a montré que la **disponibilité en eau modulait aussi les activités enzymatiques** le long du profil du sol (Maxwell et al., 2020). En particulier, L'irrigation estivale entraînait une redistribution verticale de l'azote minéral, avec une augmentation des concentrations en profondeur et une diminution relative en surface, suggérant un déplacement des ressources au sein des horizons (**Figure 85**). Par ailleurs, les **activités enzymatiques répondaient différemment selon la profondeur** et particulièrement aux horizons intermédiaires en fonction du niveau hydrique, révélant une **forte hétérogénéité verticale** sur les interactions entre diversité des arbres et ressources hydriques. Ces observations montrent que **la sécheresse n'affecte pas uniformément l'ensemble du profil du sol**, mais restructure spatialement les zones d'activité microbienne.

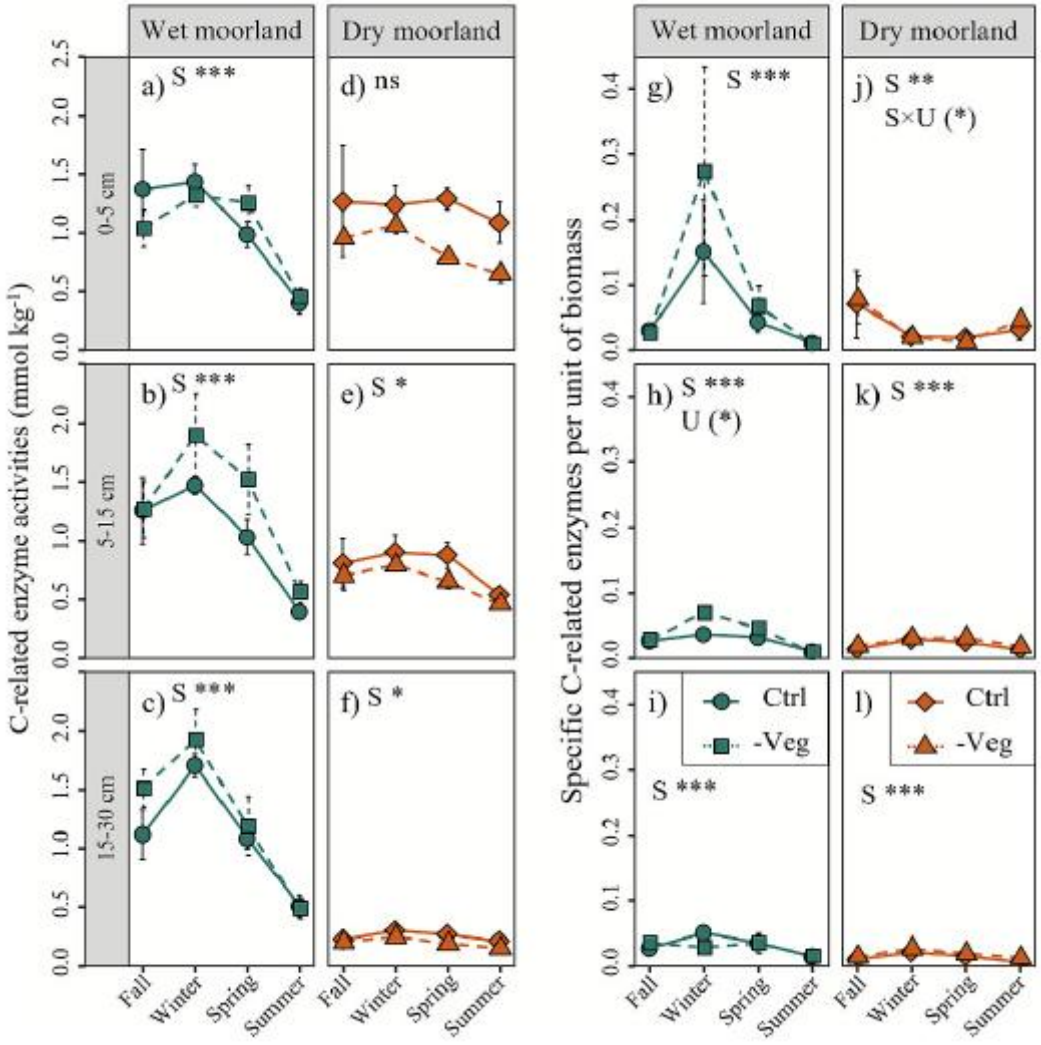



**Figure 86 - Variations saisonnières des activités enzymatiques liées au carbone selon le régime hydrique et la gestion du sous-bois le long du profil de sol.** Activités enzymatiques liées au carbone (**a-f**) et activités enzymatiques spécifiques rapportées à la biomasse microbienne (**g-l**) mesurées au cours des 4 saisons et à différentes profondeurs du sol, dans des landes humides et sèches. Les lignes pleines correspondent aux conditions avec sous-bois présent (Ctrl), tandis que les lignes pointillées représentent les conditions avec suppression du sous-bois (-Veg). Les points indiquent les moyennes et les barres d'erreur les erreurs standards. Les résultats statistiques indiquent les effets de la saison (S), de la gestion du sous-bois (U) et de leur interaction (S × U). La figure met en évidence des variations saisonnières marquées des activités enzymatiques ainsi que des réponses contrastées selon le régime hydrique et la structure de la végétation, soulignant le rôle du sous-bois dans la régulation du fonctionnement microbien du sol. Cette figure est tirée de Bon et al. (2026) - *Geoderma*.

### 4.2.5 Variabilité saisonnière du fonctionnement microbien : l'hiver est meilleur que l'été

La **dynamique saisonnière** des sols forestiers ne se limite pas à une opposition simple entre périodes actives et périodes de repos. Contrairement à une vision encore largement répandue, l'**hiver** n'est pas une phase d'**inertie biologique** dès lors que le sol reste non gelé. De nombreux processus microbiens peuvent s'y maintenir, voire s'intensifier localement, sous l'effet de **conditions hydriques favorables** et d'un besoin plus fort en substrats issus de la MO, étant donné que la végétation est principalement en dormance. Les travaux récents de Bon et al. (2026) confirment ainsi que les variations saisonnières structurent profondément la **dynamique microbienne**, en particulier durant la période hivernale où des événements hydrologiques spécifiques peuvent devenir des **moteurs majeurs du fonctionnement du sol** (**Figure 86**). En particulier, dans les systèmes hydromorphes étudiés en landes humides, les épisodes d'excès d'eau, notamment lors de phases d'**upwelling hivernal**, provoquent une diminution de la biomasse microbienne mais s'accompagnent paradoxalement d'une **augmentation temporaire** des activités enzymatiques spécifiques. Cette dissociation suggère que les perturbations hydriques entraînent une redistribution transitoire de substrats solubles issus de la dissolution de la MO ou de la nécromasse microbienne (Unger et al., 2009; Deirmendjian et al., 2018). Elle rappelle également que les **températures hivernales modérées** sont souvent i**nsuffisantes pour réduire l'activité enzymatique** à des niveaux minimaux, ce qui rejoint les observations de Fanin et al. (2022) sur le maintien d'activités microbiennes significatives en conditions froides. À l'inverse, dans les systèmes plus secs dominés par des éricacées, les **déficits hydriques estivaux** induisent une diminution très marquée des activités enzymatiques, cohérente avec une **limitation diffusionnelle** accrue et une contrainte hydrique persistante (Maxwell et al., 2022). La baisse de l'humidité réduit ainsi la mobilité des substrats et limite l'accès des enzymes à la MO, comme cela a été largement documenté dans les écosystèmes soumis à la sécheresse (Schimel, 2018; Zhang et al., 2022). Ces résultats confirment également que l'effet climatique dépend fortement du **régime hydrique** de l'écosystème et que l'**eau** constitue un **axe structurant** des variations saisonnières du **fonctionnement microbien**. Enfin, la dynamique des sécheresses ne se limite pas à une simple réduction progressive des processus. Les cycles de dessiccation-réhumectation génèrent des réponses pulsées bien documentées, en particulier l'effet '***Birch***', caractérisé par une augmentation brutale de la minéralisation et des émissions de $CO_2$ lors de la réhumidification des sols secs. Ces pulses résultent de la lyse partielle des cellules microbiennes et de la reprise rapide de l'activité enzymatique lorsque les contraintes diffusionnelles disparaissent (Birch, 1958; Schimel et al., 2007). Dans un contexte de changement climatique marqué par une augmentation de la variabilité hydrique et de la **fréquence des événements extrêmes**, ces **réponses impulsionnelles** pourraient jouer un rôle croissant dans **la structuration temporelle des flux biogéochimiques**.

Dans l'ensemble, la **sécheresse** apparaît ainsi comme un **régulateur central** des dynamiques microbiennes sous changement climatique. Elle contrôle l'accessibilité des substrats, module la dépolymérisation enzymatique et renforce l'hétérogénéité verticale du fonctionnement du sol. Loin d'être un simple facteur de ralentissement, elle reconfigure la distribution spatiale et temporelle du recyclage de la MO en lien aux cycles C-N-P, rendant les **trajectoires fonctionnelles** du sol plus **dépendantes** du **contexte hydrique local** et potentiellement plus **sensibles aux événements extrêmes**.

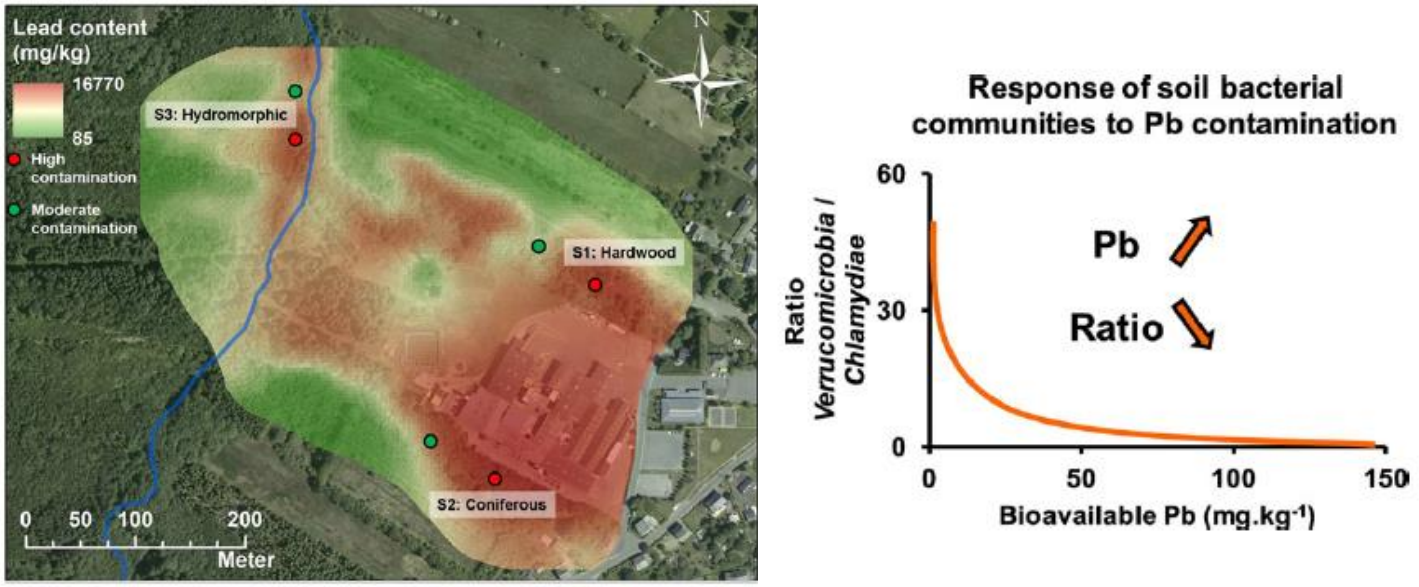



**Figure 87 - Gradient de contamination en plomb et réponse des communautés bactériennes du sol.** La carte illustre la distribution spatiale des concentrations en plomb (Pb) dans les sols sur le site d'étude, mettant en évidence un gradient de contamination au sein de différents types d'écosystèmes forestiers (feuillus, conifères et zone hydromorphe). Le schéma à droite synthétise la réponse des communautés bactériennes le long du gradient de Pb biodisponible, montrant une diminution du ratio entre certains taxons bactériens avec l'augmentation de la contamination. Cette relation suggère une restructuration progressive des communautés microbiennes sous l'effet du stress métallique, soulignant l'importance de la biodisponibilité du Pb dans la structuration des communautés microbiennes des sols. Cette figure est adaptée de Schneider et al. (2017) - *Science of the Total Environment*.

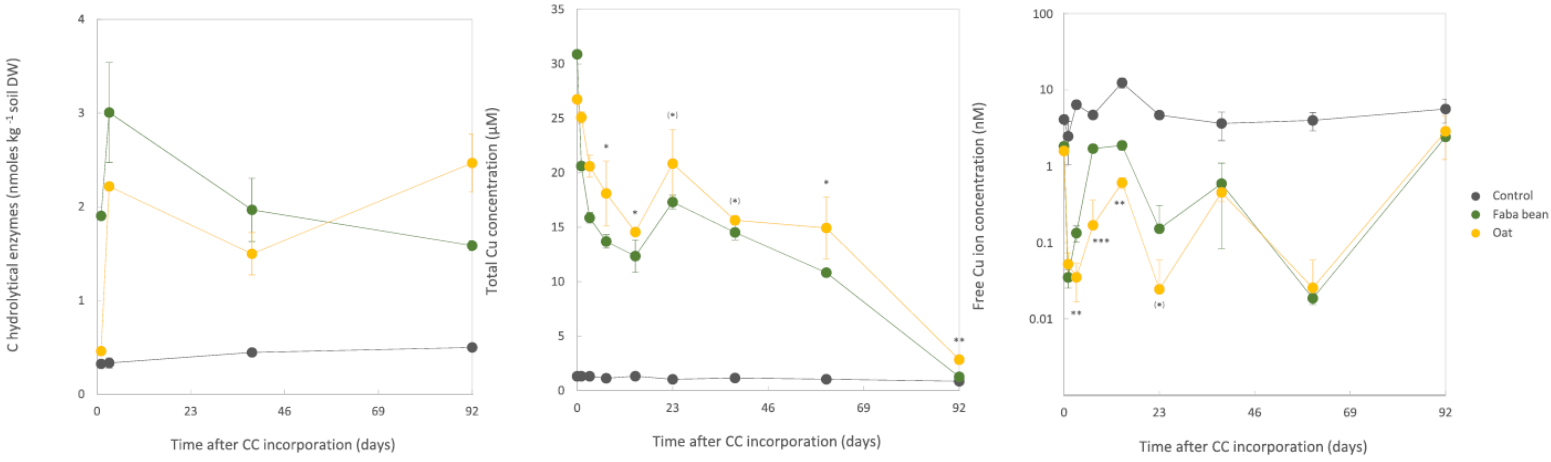



**Figure 88 - Effet de l'incorporation de différentes litières sur l'activité enzymatique et la dynamique du cuivre dans un sol viticole contaminé.** Évolution temporelle (0-92 jours) de l'activité des enzymes hydrolytiques du carbone, la concentration totale en cuivre en solution et la concentration en cuivre libre après incorporation de résidus de couverts végétaux (faba bean et oat) comparativement au témoin sans apport. Les données montrent une stimulation initiale de l'activité enzymatique après incorporation des résidus, accompagnée d'une augmentation transitoire du cuivre dissous et de fluctuations de la fraction libre biodisponible. Cette dynamique suggère que la décomposition de la MO modifie temporairement la spéciation du cuivre *via* les composés organiques dissous, avant un rééquilibrage progressif du système. Cette figure est adaptée de Ouedraogo et al. (2024) - *Chemosphere*.

## 4.3 Pollutions et contaminants émergents

### 4.3.1 Contamination au plomb : biodisponibilité et restructuration communautaire

La contamination au **plomb** (Pb) constitue une **pression chimique** majeure dans les sols forestiers et périurbains, en particulier dans les **contextes industriels**, mais son impact écologique dépend davantage de sa fraction **biodisponible** que de sa **concentration totale**. L'étude de Schneider et al. (2017), menée le long d'un gradient de contamination couvrant trois types d'écosystèmes forestiers contrastés (feuillus, conifères et sols hydromorphes), montre que la **biodisponibilité du Pb** varie fortement en fonction des propriétés édaphiques, notamment du **pH** et de la teneur en **carbone organique**, influençant directement la structure des communautés bactériennes (**Figure 87**). Les résultats mettent en évidence une réponse taxonomique marquée : les ***Verrucomicrobia*** sont systématiquement négativement corrélés au plomb biodisponible, tandis que les ***Chlamydiae*** et certaines ***Proteobacteria*** augmentent avec l'intensité de la contamination. Cette restructuration suggère une **simplification progressive des communautés microbiennes** et une modification potentielle des équilibres fonctionnels du sol. Dans cette perspective, nous avons proposé le ratio ***Verrucomicrobia/Chlamydiae*** comme un potentiel **indicateur biologique** de **pression métallique**, ce **ratio diminuant** rapidement lorsque le **Pb biodisponible augmente**. Cette dynamique suggère un processus de sélection progressive : les **taxons sensibles déclinent dès les premiers niveaux d'exposition**, alors que les **groupes tolérants persistent au-delà d'un certain seuil de contamination**. Plus largement, cette étude souligne que le type d'écosystème reste le principal facteur structurant des communautés bactériennes, tandis que le **Pb biodisponible** agit comme un **filtre chimique secondaire puissant**, capable de modifier la composition microbienne au sein d'un même contexte pédologique. En conséquence, l'évaluation écologique des pollutions métalliques doit intégrer la **biodisponibilité des éléments traces** plutôt que les **seules concentrations totales**, car c'est cette fraction qui détermine réellement l'intensité de la sélection écologique exercée sur les microorganismes et la trajectoire de restructuration du microbiome du sol.

### 4.3.2 Contamination au cuivre : interactions avec la matière organique et gestion des sols

De la même manière que pour le Pb, l'impact écologique du **cuivre** (Cu) ne résulte pas uniquement de sa quantité totale, mais également de sa forme chimique, qui conditionne sa **biodisponibilité** et ses effets sur le fonctionnement microbien du sol. Dans les sols agricoles et viticoles, où le Cu s'accumule à la suite d'applications répétées de fongicides, sa toxicité dépend fortement des processus de **complexation**, d'**adsorption** et de **spéciation contrôlés par le pH**, la **capacité d'échange cationique** et la MO (Sauvé et al., 2000 ; Giller et al., 2009 ; Brun et al., 1998). Ainsi, la fraction biologiquement active du Cu varie fortement selon le contexte pédologique, rendant insuffisante une approche basée uniquement sur les concentrations totales. L'étude de thèse de Ouédraogo et al. (2024) illustre particulièrement bien comment les interactions entre apports organiques, activité microbienne et spéciation du Cu structurent les réponses biologiques des sols (**Figure 88**). L'incorporation de résidus de couverts végétaux entraîne une **stimulation rapide** de l'activité microbienne, traduisant une activation des processus de décomposition et de transformation de la

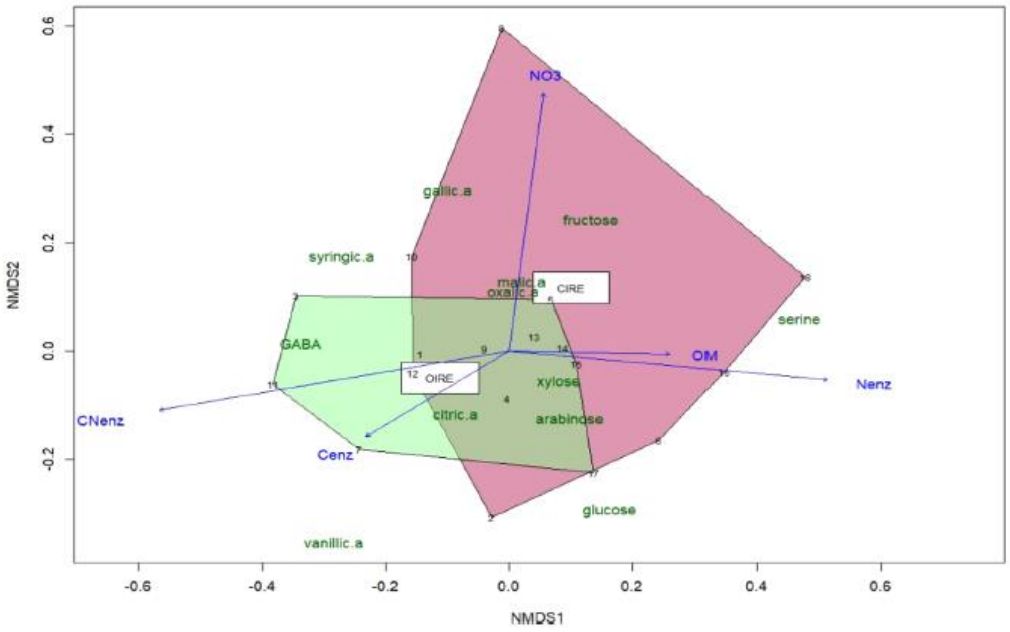



**Figure 89 - Capacités cataboliques des communautés microbiennes selon le mode de gestion et les inter-rangs viticoles.** Analyse NMDS basée sur les profils métaboliques MicroResp décrivant les activités cataboliques enzymatiques associées aux substrats carbonés respirés par les communautés microbiennes dans des inter-rangs viticoles gérés en agriculture biologique (OIRE, polygone vert) ou conventionnelle (CIRE, polygone rouge). Les vecteurs environnementaux indiquent les principales variables corrélées à la structuration fonctionnelle, incluant la teneur en matière organique (OM), les activités enzymatiques liées au carbone (Cenz) et à l'azote (Nenz), le rapport stœchiométrique C:N enzymatique (CNenz) ainsi que les nitrates ($NO_3$). La figure met en évidence une différenciation des profils fonctionnels entre systèmes de gestion, mais souligne surtout le rôle déterminant des propriétés édaphiques et enzymatiques dans l'organisation de la niche fonctionnelle microbienne. Cette figure est adaptée de Blondel et al. (2025) - *Pedosphere*.

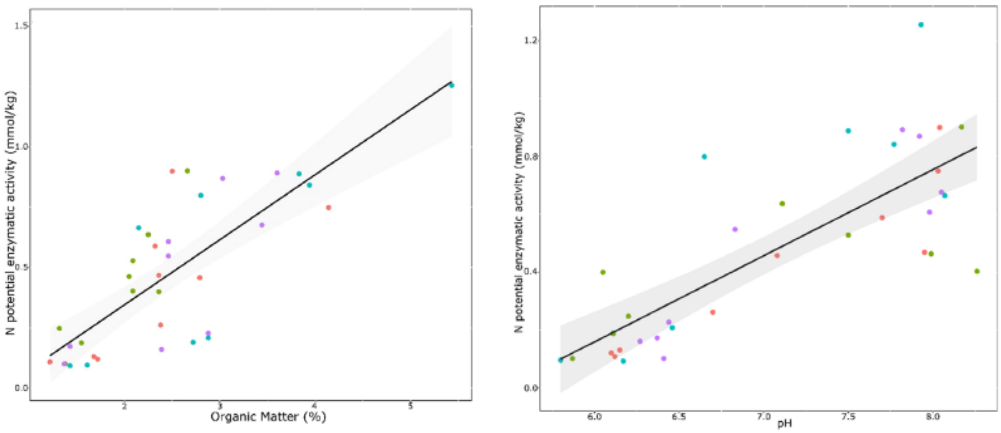



**Figure 90 - Relations entre propriétés de sols viticoles et activités enzymatiques liées à l'azote.** Relations entre la teneur en matière organique et le pH du sol avec les activités enzymatiques liées à l'azote dans des inter-rangs viticoles sous gestion biologique et conventionnelle. Les points représentent les différents types d'inter-rangs selon le mode de gestion. La figure montre une augmentation de l'activité enzymatique liée à l'azote avec la matière organique et le pH, soulignant l'importance des propriétés édaphiques dans le fonctionnement microbien des sols viticoles. Cette figure est adaptée de Blondel et al. (2025) - *Pedosphere*.

MO. Cette stimulation biologique s'accompagne d'une augmentation transitoire du **Cu**, liée à la production de composés organiques dissous capables de le complexer et d'en modifier temporairement la **mobilité**. Des mécanismes similaires ont été observés dans d'autres systèmes contaminés, où la décomposition de la MO entraîne une hausse temporaire de la solubilité des métaux par complexation organique (Temminghoff et al., 1997 ; McBride et al., 1997). Cependant, cette phase de mobilisation reste transitoire. Au cours du temps, un rééquilibrage progressif s'opère, marqué par l'**adsorption** du **Cu** sur les **surfaces minérales** et l'incorporation dans des complexes organo-minéraux plus stables, entraînant une diminution de la fraction libre potentiellement **toxique**. Ces résultats soulignent que la toxicité du Cu doit être envisagée comme un **processus dynamique** plutôt que comme une propriété intrinsèque du sol. Les microorganismes ne sont donc pas uniquement soumis à la contrainte métallique : ils participent aussi activement à la modifier *via* la dégradation de la MO et la production de **ligands organiques** capables d'altérer la **spéciation du Cu** (Kandeler et al., 2000 ; Farrell et al., 2010). Plus largement, ces travaux montrent que les **pratiques de gestion** organique peuvent avoir un **effet ambivalent**. D'un côté, elles stimulent l'activité microbienne et soutiennent les processus de recyclage de la matière organique ; de l'autre, elles peuvent accroître temporairement la biodisponibilité du Cu et modifier l'exposition des communautés microbiennes.

Dans la continuité des ces travaux, l'étude de thèse de Blondel et al. (2025) a permis d'élargir cette approche en analysant comment ces processus se traduisent à l'échelle de la communauté dans des sols viticoles soumis à différents **modes de gestion**. En étudiant les capacités fonctionnelles des communautés microbiennes dans des inter-rangs conduits en **agriculture biologique** ou **conventionnelle**, nous avons montré que les différences observées ne reflètent pas uniquement le **mode de gestion**, mais surtout les **propriétés intrinsèques du sol** qui en résultent. L'analyse NMDS basée sur les profils métaboliques 'MicroResp' met certes en évidence une séparation fonctionnelle entre systèmes (**Figure 89**), mais révèle surtout que cette structuration est principalement corrélée à la **teneur en MO** et aux **activités enzymatiques** plutôt qu'au mode de gestion en lui-même. Les vecteurs environnementaux indiquent notamment que les sols riches en MO, caractérisés par des activités enzymatiques élevées (par ex., $C_{enz}$ et $N_{enz}$), occupent un espace fonctionnel distinct et associé à une **plus grande diversité** de **substrats carbonés** respirés. À l'inverse, les **sols** plus **pauvres** apparaissent **fonctionnellement** plus **contraints**, suggérant une réduction de la flexibilité métabolique des communautés microbiennes. Ces résultats montrent ainsi que la structuration fonctionnelle des communautés microbiennes dépend davantage du **capital organique** et de **l'état biochimique du sol** que du mode de gestion pris isolément. Cette interprétation est confortée par les relations directes observées entre propriétés du sol et activités enzymatiques potentielles (**Figure 90**). L'augmentation des activités enzymatiques liées à l'azote avec la MO et le pH confirme le **rôle structurant des ressources et des propriétés du sol** dans la régulation du fonctionnement microbien. La MO et le pH apparaissent ainsi comme des facteurs intégrateurs, agissant à la fois comme sources de substrats, régulateurs de l'activité enzymatique et potentiellement modulateurs de la biodisponibilité des contaminants. En conséquence, la réponse des communautés microbiennes aux **pressions métalliques** doit être envisagée comme une **réponse contextuelle**, fortement conditionnée par les **propriétés du sol** et par sa capacité à **tamponner** les contraintes environnementales.

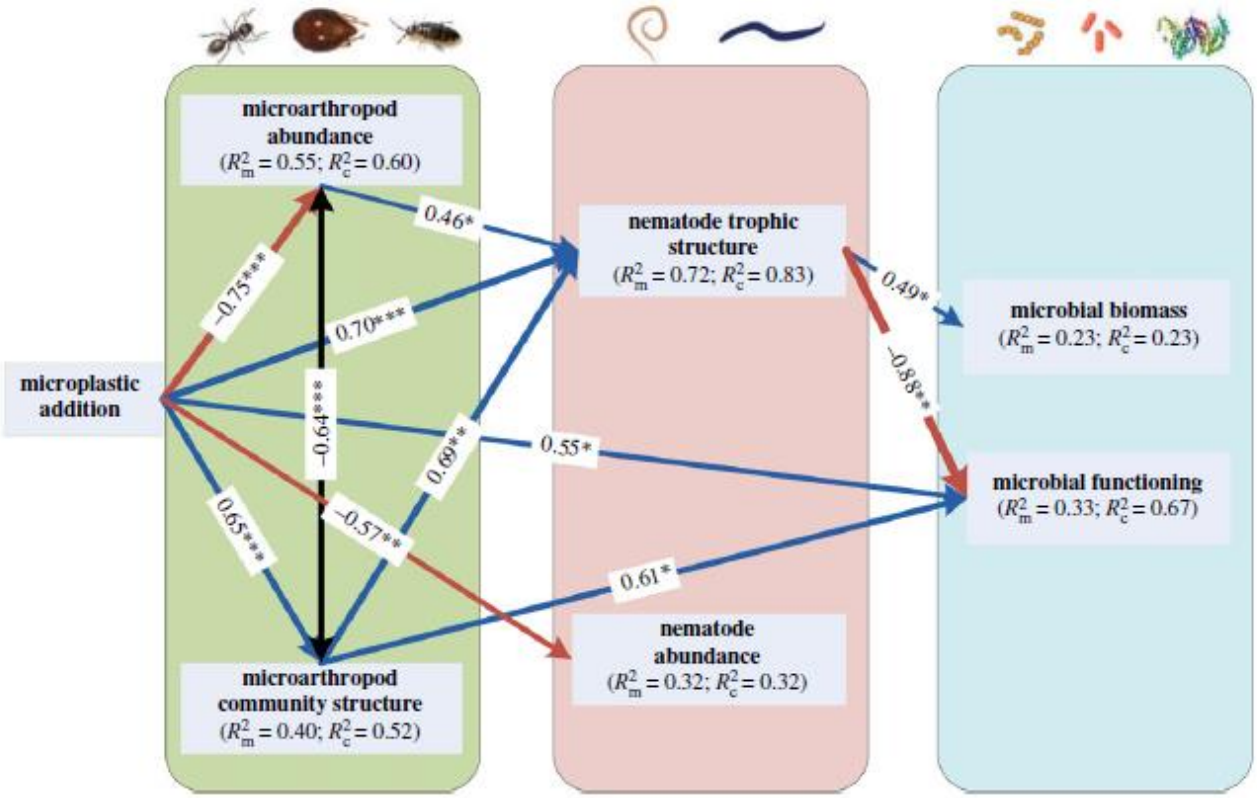



**Figure 91 - Effets directs et indirects de l'ajout de microplastiques sur la faune du sol et le fonctionnement microbien.** Modèle d'équations structurelles illustrant les effets directs et indirects de l'ajout de microplastiques sur les compartiments biologiques du sol. Le modèle montre les relations entre la communauté de microarthropodes (abondance et structure), la structure trophique et l'abondance des nématodes, puis leurs effets sur la biomasse et le fonctionnement microbiens. Les flèches bleues indiquent des effets positifs et les flèches rouges des effets négatifs ; l'épaisseur des flèches est proportionnelle à l'intensité des coefficients de régression standardisés. Les valeurs associées aux boîtes correspondent aux proportions de variance expliquée. Les résultats mettent en évidence une cascade d'effets indirects, où les microplastiques modifient principalement les interactions trophiques de la faune du sol, entraînant des changements du fonctionnement microbien plus marqués que de la biomasse microbienne elle-même. Cette figure est tirée de Lin et al. (2020) - *The Royal Society Proceedings B*.

### 4.3.3 Microplastiques : modification physique et reconfiguration trophique

Les **microplastiques** constituent un contaminant émergent dont les effets sur les sols diffèrent sensiblement de ceux des polluants chimiques classiques, tels que les éléments traces métalliques. Alors que ces derniers exercent principalement une pression *via* des mécanismes de **toxicité chimique**, les microplastiques agissent avant tout comme des **perturbateurs physiques et écologiques**, modifiant indirectement le fonctionnement des sols. À l'échelle physique, ils influencent la structure du sol en altérant la porosité, la stabilité des agrégats et la dynamique de l'eau, ce qui peut transformer les **microhabitats disponibles** pour la faune et les microorganismes (de Souza Machado et al., 2018 ; Lehmann et al., 2020). Ces modifications structurales affectent la diffusion des substrats, des gaz et de l'eau, et peuvent ainsi impacter indirectement les processus microbiens. Cependant, les effets médiés par les **interactions biologiques** et **les réseaux trophiques du sol** restent encore sous-évalués. Dans ce contexte, nous avons montré grâce aux travaux expérimentaux de Lin et al. (2020) une **cascade d'effets** indirects dans laquelle l'ajout de microplastiques agit d'abord sur la faune du sol, notamment les **microarthropodes**, en modifiant à la fois leur **abondance** et la **structure** de leurs communautés. Ces changements se répercutent ensuite sur la structure trophique des nématodes, qui jouent notamment un rôle clé sur les communautés microbiennes du sol (**Figure 91**). En particulier, certains peuvent mourir directement en ingérant des fragments de microplastiques alors que les microorganismes. La réorganisation de ces interactions trophiques influence à son tour le fonctionnement microbien, ici mesuré par l'activité enzymatique totale, illustrant une **propagation des effets** à travers l'ensemble du **réseau biologique** du sol. Ces résultats montrent ainsi que l'impact des microplastiques relève davantage d'une **perturbation écologique systémique** que d'une **toxicité directe** comparable à celle des contaminants métalliques. Ils soulignent l'importance des **effets indirects** et des **interactions biotiques** dans la compréhension des réponses microbiennes face aux contaminants émergents.

Un résultat particulièrement notable concerne le **découplage** observé entre biomasse microbienne et fonctionnement microbien. Alors que la biomasse microbienne varie peu, le fonctionnement microbien montre des **modifications significatives**, suggérant que les microplastiques affectent prioritairement les interactions biologiques et la régulation écologique plutôt que la taille des communautés elles-mêmes. Ce type de réponse fonctionnelle sans changement structurel majeur a déjà été observé dans d'autres contextes de perturbation environnementale et re-souligne l'importance des **interactions biotiques** dans le contrôle des processus du sol (Bardgett et van der Putten, 2014 ; Delgado-Baquerizo et al., 2016). Les microplastiques semblent ainsi perturber plutôt les mécanismes **top-down** exercés par la faune sur les microorganismes, modifiant ainsi indirectement les processus de décomposition et de recyclage des nutriments en diminuant la pression de prédation. Par ailleurs, la capacité des microplastiques à adsorber des polluants et à servir de surfaces de colonisation microbienne suggère des **effets combinés** encore peu explorés (Zhang et al., 2019 ; Huang et al., 2021). Ainsi, je pense que les microplastiques devraient être envisagés comme des perturbateurs écologiques capables de reconfigurer les **interactions biologiques du sol**, mais qu'ils ne sont pas **forcément néfastes de manière équivalente** sur **tous les niveaux trophiques des organismes du sol**.

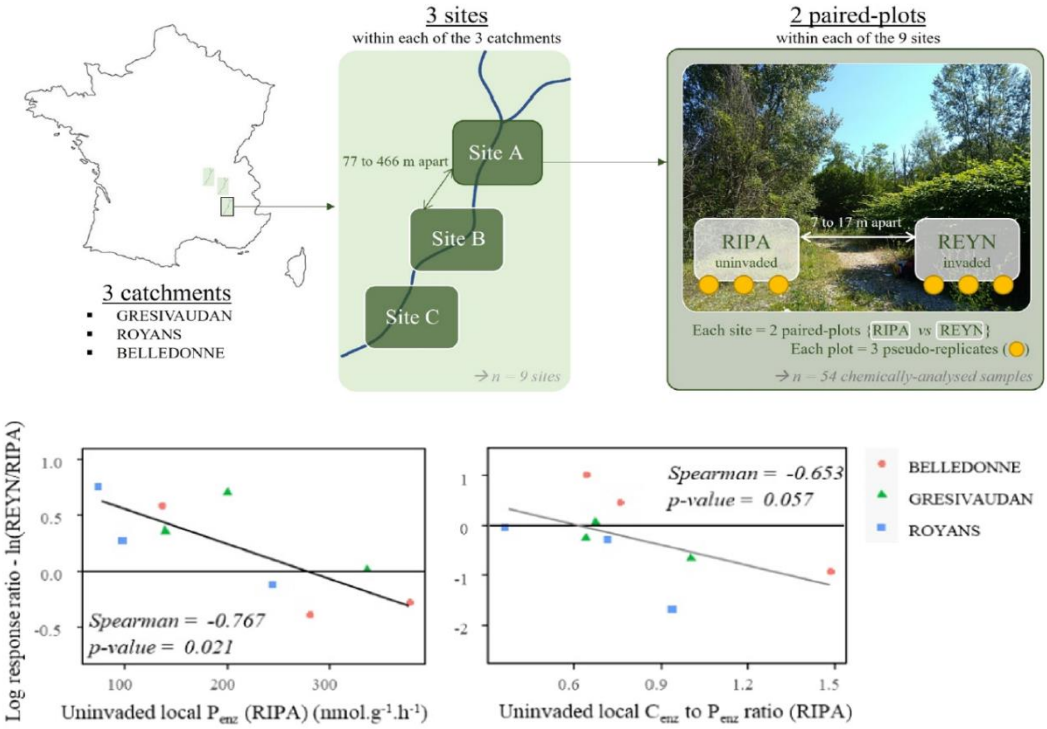



**Figure 92 - Dispositif expérimental et relations entre conditions locales et réponses enzymatiques sous invasion végétale par la Renouée du Japon.** Le pannel supérieur présente le dispositif expérimental, comprenant trois bassins versants (Grésivaudan, Royans et Belledonne), chacun composé de trois sites, avec deux parcelles appariées par site correspondant à une zone envahie et une zone non envahie. Le pannel inférieur illustre la relation entre la réponse enzymatique et les conditions locales mesurées dans les zones non envahies (RIPA). Le graphique de gauche montre la relation avec l'activité enzymatique d'acquisition du phosphore (Penz), tandis que le graphique de droite présente la relation avec le ratio enzymatique Cenz/Penz. Les coefficients de corrélation indiquent une tendance négative, suggérant que l'intensité de la réponse fonctionnelle liée à l'invasion dépend du contexte biochimique initial du sol. Cette figure est tirée de Dommanget et al. (2024) - *Pedobiologia*.

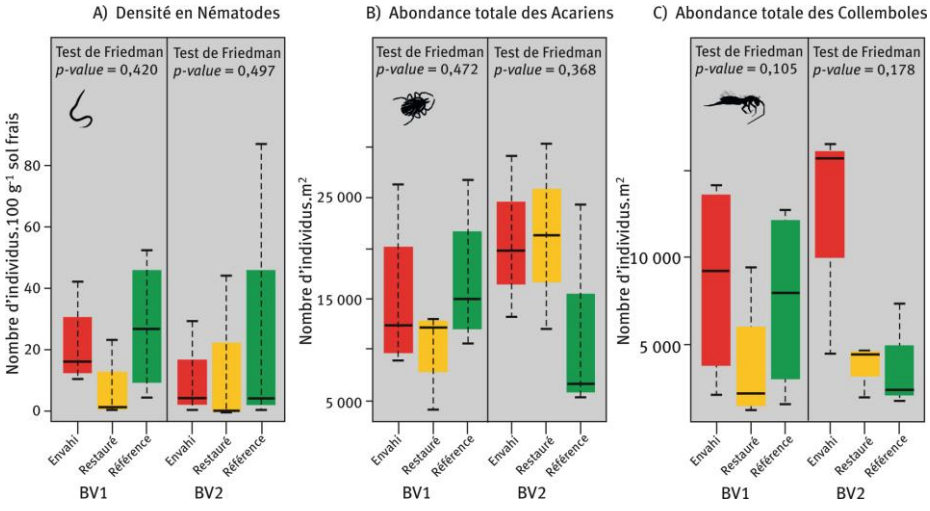



**Figure 93 - Effet de la rénouée et des méthodes de restauration sur la faune du sol.** Densité des nématodes (**A**), abondance totale des acariens (**B**) et des collemboles (**C**) dans des placettes envahies, restaurées et de référence, pour deux bassins versants (BV1, BV2). Les résultats montrent des effets parfois plus négatifs de la restauration que de l'invasion sur la faune du sol. Figure tirée de Dommanget et al. (2023) - *Sciences Eaux et Territoires*.

## 4.4 Invasions biologiques et reconfiguration des communautés microbiennes du sol

Les **invasions d'espèces** représentent aujourd'hui un moteur majeur de transformation des écosystèmes terrestres, non seulement à travers leurs effets sur les **communautés natives**, mais aussi *via* les **modifications qu'elles induisent sur les processus biogéochimiques** (Ehrenfeld, 2003 ; Liao et al., 2008). Dans ce contexte, des espèces comme la **renouée du Japon *Reynoutria*** constituent un excellent modèle pour étudier les rétroactions plante-sol, notamment en raison de leur capacité à **modifier rapidement la disponibilité en nutriments** après invasion. L'étude de Dommanget et al. (2024) s'inscrit dans cette perspective en analysant les effets de l'invasion de *Reynoutria* à travers un dispositif multi-sites le long de trois bassins versants contrastés en France (**Figure 92**). Les résultats ont montré que l'**invasion** s'accompagne d'une **augmentation des stocks de carbone, d'azote et de phosphore** dans les sols envahis, confirmant que ces espèces invasives exercent une **influence directe sur les cycles biogéochimiques**. Cette modification résulte de plusieurs mécanismes complémentaires : **production accrue de biomasse et de litière**, différences de **qualité chimique** des résidus végétaux, mais aussi capacité des plantes à **mobiliser des nutriments** depuis des **horizons plus profonds** *via* leur système racinaire (Jobbágy et Jackson, 2004).

L'analyse des réponses relatives entre parcelles envahies et non envahies a également mis en évidence un point central : **l'effet de l'invasion** dépend fortement des **conditions biochimiques initiales du sol.** Les sols présentant initialement une **forte activité d'acquisition du phosphore** tendent à montrer une réponse plus faible, voire négative, après invasion, tandis que les **sols** initialement '**moins actifs**' présentent des **réponses plus marquées** (**Figure 93**). Cette dynamique indique que l'invasion n'impose pas une trajectoire unique, mais **module des trajectoires fonctionnelles** déjà déterminées par le contexte édaphique local. Toutefois, contrairement aux attentes initiales, aucune augmentation systématique des activités enzymatiques microbiennes n'a été observée à l'échelle de notre dispositif. Ce résultat souligne que les **réponses fonctionnelles** du sol **ne dépendent pas uniquement de l'invasion elle-même**, mais surtout du **contexte écologique et édaphique** dans lequel elle s'inscrit, rejoignant une vision plus générale des effets fortement contextuels des espèces invasives sur les sols (Vilà et al., 2011).

Par ailleurs, les résultats issus des **sites restaurés** montrent que les **actions de gestion** ne **conduisent pas** systématiquement à une **récupération rapide** des propriétés du sol. Dans certains cas, les interventions peuvent même **accentuer temporairement les perturbations**, notamment lorsque les opérations impliquent un **passage d'engins** ou des **travaux mécaniques** importants. Ces perturbations physiques peuvent entraîner une **compaction du sol** et une **altération des habitats** de la faune et des microorganismes (notamment lorsqu'on enlève les couches superficielles de sol), **ralentissant même** potentiellement **la restauration** des **fonctions biologiques** dans certains cas. Ces observations soulignent que la '**restauration écologique**' doit être envisagée comme un processus complexe, dépendant des modalités d'intervention et de leur compatibilité avec le fonctionnement local. Ainsi, plutôt que d'opposer **invasion et restauration** dans une vision simplifiée, ces résultats montrent que les trajectoires des sols résultent d'interactions entre dynamique d'invasion, pratiques de gestion et conditions édaphiques pré-existantes. Cette approche met en évidence l'importance des **conditions locales** pour comprendre la **variabilité des réponses observées** et mieux **anticiper les trajectoires de gestion** face aux invasions à l'échelle du paysage.

## 4.5 Synthèse - Changements globaux et trajectoires fonctionnelles des écosystèmes du sol

Les différentes sections de cet axe ont mis en évidence que les modifications du **régime thermique et hydrique**, l'accumulation de **contaminants métalliques**, l'émergence de **polluants** tels que les **microplastiques** et l'expansion d'**espèces végétales envahissantes** constituent des moteurs majeurs du changement global affectant les communautés microbiennes et faune du sol. De plus, ces facteurs ne représentent pas forcément des perturbations isolées et indépendantes, mais peuvent agir de manière concomitantes et reconfigurer simultanément les contraintes **physiques**, **chimiques** et **biologiques** auxquelles ces communautés sont exposées. En particulier, ces différents drivers modifient les conditions d'accès aux ressources, la structure des réseaux trophiques et la dynamique des interactions sol-plante. Au-delà de leurs spécificités, ces changements globaux révèlent des mécanismes communs de réponse des sols, notamment des **réorganisations fonctionnelles dépendantes du contexte édaphique**, des **interactions non linéaires** et des **découplages récurrents** entre structure des communautés et fonctionnement biogéochimique. Les sols apparaissent ainsi comme des systèmes dynamiques dont la trajectoire sous perturbation dépend autant de l'**intensité des forçages** que de l'**état initial** des sols ainsi que de la **capacité des communautés** à amortir ces contraintes. Dans cette perspective, l'analyse des réponses microbiennes aux changements globaux ne peut se limiter à l'identification d'effets unidirectionnels et individuels. Je pense qu'elle nécessite au contraire une **compréhension intégrée des filtres environnementaux**, des **interactions entre drivers** et des conditions qui déterminent la **capacité** des communautés **à résister**, **s'adapter** ou **se réorganiser** face aux perturbations.

### 4.5.1 Des filtres multiples mais des mécanismes convergents

Un enseignement central de cet axe réside dans la **convergence des mécanismes** sous-jacents aux réponses des sols, malgré la diversité apparente des changements globaux. Les **forçages climatiques** modifient le **régime thermique et hydrique** du sol, influençant la cinétique enzymatique, l'accessibilité des substrats et la connectivité des pores (Davidson & Janssens, 2006 ; Schimel & Bennett, 2004 ; Lembrechts et al., 2022). Les **pollutions métalliques** agissent *via* un **filtre chimique** dépendant de la **biodisponibilité**, modulée par le pH, la MO et la minéralogie des sols (Giller et al., 2009 ; Schneider et al., 2017). Les **microplastiques** introduisent des perturbations **physiques et trophiques**, reconfigurant les réseaux trophiques du sol (Rillig et al., 2019 ; Lin et al., 2020). Les **invasions végétales** transforment les **flux de ressources et la stœchiométrie des apports organiques**, modifiant à leur tour les interactions sol-plante et la composition microbienne (Ehrenfeld, 2003 ; Bardgett & Wardle, 2010 ; Dommanget et al., 2024). Si ces drivers semblent agir par des voies distinctes, c-a-d thermique, hydrique, chimique, trophique ou biotique, ils convergent vers un mécanisme commun : les contraintes environnementales restructurent **l'organisation fonctionnelle des communautés microbiennes**.

Par ailleurs, dans chacun des cas étudiés, les modifications observées ne se traduisent pas systématiquement par des variations de la **biomasse microbienne**. Cette observation rejoint un constat plus général en écologie microbienne des sols : la taille des communautés constitue un indicateur imparfait de leur

fonctionnement (Allison & Martiny, 2008 ; Bardgett et al., 2008). En effet, la majorité des travaux présentés dans cet axe montrent de manière récurrente un **découplage entre structure et fonctionnement** après perturbation. Sous contrainte hydrique, la **biomasse microbienne** peut rester relativement **stable** alors que la **dépolymérisation protéique varie fortement**. Sous contamination métallique, des restructurations taxonomiques marquées peuvent s'accompagner d'un **maintien partiel des activités enzymatiques** grâce à une **certaine redondance fonctionnelle** (Allison & Martiny, 2008 ; Girvan et al., 2005). Sous exposition aux microplastiques, la **biomasse microbienne** demeure **peu affectée** tandis que **l'activité enzymatique** totale est modifiée *via* des **cascades trophiques** (Lin et al., 2020). Dans le cas des invasions végétales, l'effet dépend du **statut enzymatique initial**, révélant une **modulation stœchiométrique** plus qu'un simple **changement quantitatif** (Dommanget et al., 2024). Ces observations s'inscrivent dans un débat plus large concernant la relation biodiversité-fonctionnement des sols. Si certaines études ont souligné la **redondance fonctionnelle** des communautés microbiennes (Allison & Martiny, 2008), d'autres ont montré que cette redondance peut être limitée pour certaines **fonctions spécialisées** ou **sous stress multiples** (Wagg et al., 2014). Les résultats présentés ici suggèrent que les **changements globaux modifient moins la capacité globale des sols à fonctionner que les modalités par lesquelles ces fonctions sont assurées**. Autrement dit, les processus peuvent persister, mais leur régulation change. Cette distinction est cruciale pour une approche prédictive car les modèles biogéochimiques traditionnels traitent souvent les **communautés microbiennes** comme des **compartiments homogènes** dont la **biomasse contrôle les flux** (Todd-Brown et al., 2012). Or, les résultats présentés dans cet axe montrent que les changements globaux modifient les paramètres cinétiques et les interactions trophiques sans nécessairement affecter significativement la biomasse. Ignorer cette dissociation revient à sous-estimer les mécanismes de régulation des cycles C-N-P. Plus largement, ces travaux soulignent la nécessité de considérer le **fonctionnement des sols** comme une **propriété émergente de systèmes biologiques complexes**, dont la stabilité dépend autant des interactions entre organismes que de la taille du compartiment microbien lui-même.

### 4.5.2 Non-linéarités, seuils et dépendance au contexte environnemental

Les résultats présentés dans cet axe montrent que la réponse des communautés microbiennes aux changements globaux dépend fortement du **contexte édaphique** et du fonctionnement **initial** des sols. En particulier, les **effets observés ne suivent pas une trajectoire uniforme** et une même perturbation peut conduire à des réponses opposées selon la disponibilité en ressources ou encore la structure trophique préexistante. Ainsi, cette forte dépendance au contexte contraste avec le cadre conceptuel proposé par de Vries & Shade (2013), qui relie la structure des communautés microbiennes à un gradient opposant *r*-stratégistes et *K*-stratégistes pour expliquer les compromis entre résistance et résilience face aux perturbations. Selon ce modèle, les communautés dominées par des *r*-stratégistes, associées à des environnements riches en ressources, seraient plus résilientes mais moins résistantes, tandis que les communautés dominées par des *K*-stratégistes, caractéristiques de milieux pauvres, seraient plus résistantes mais moins résilientes. Si ce cadre a permis d'introduire une lecture nouvelle des réponses microbiennes face aux perturbations climatiques, les résultats issus de mes travaux, ainsi que la littérature récente, montrent que **cette opposition binaire reste insuffisante**

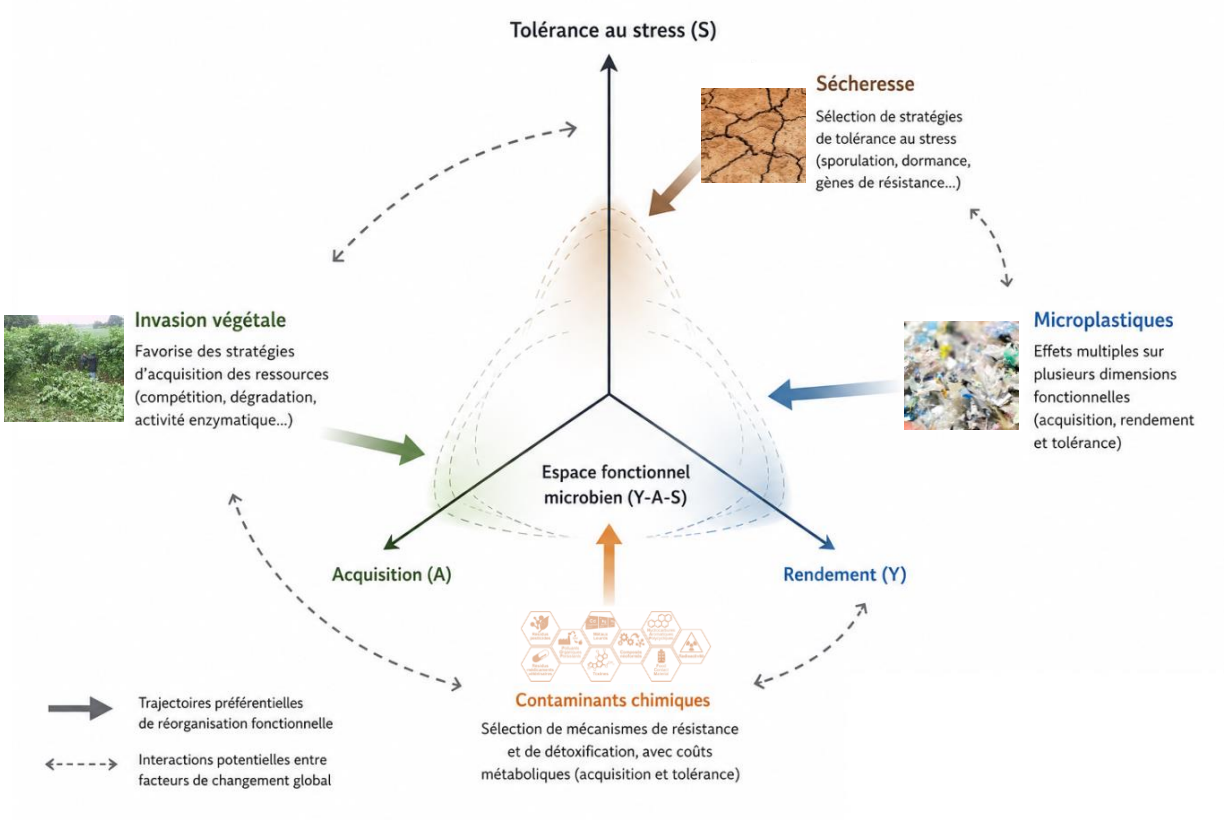



**Figure 94 - Cadre conceptuel de l'espace fonctionnel microbien face aux pressions environnementales multiples.** Schéma conceptuel illustrant l'organisation des stratégies microbiennes dans un espace fonctionnel défini par trois axes principaux : acquisition des ressources (activité enzymatique élevée), rendement de croissance (biomasse sur respiration) et tolérance au stress (gènes de résistances). Les différentes pressions environnementales étudiées dans ce travail (tolérance chimique liée aux contaminants métalliques, sécheresse, microplastiques et invasion végétale) sont représentées comme des filtres écologiques susceptibles de déplacer les communautés microbiennes au sein de cet espace fonctionnel, en lien à l'espace d'exploitation des ressources définis au cours de l'**Axe 1**. Les flèches indiquent les principales trajectoires de réorganisation fonctionnelle attendues, tandis que les flèches en pointillés soulignent les interactions potentielles entre facteurs de changement global. Ce cadre suggère que les réponses microbiennes aux changements globaux résultent d'ajustements fonctionnels spécifiques au type de contrainte environnementale considéré, plutôt que d'une réponse uniforme à l'intensité de la pression exercée. Ainsi, différents facteurs de changement global sont susceptibles de favoriser des stratégies distinctes, allant de l'acquisition accrue des ressources (par ex. en cas d'invasion biologique) à des mécanismes de résistance ou de tolérance au stress (par ex. les gènes de résistance ou des formes de sporulation face à la sécheresse), ou encore une plus grande croissance à partir avec des ressources nouvelles (par ex. microplastiques non traités) selon les pressions environnementales rencontrées. Figure créée pour l'HDR.

**pour décrire la diversité des stratégies observées** et la **plasticité fonctionnelle** des communautés microbiennes dans les sols. Premièrement, les changements globaux étudiés dans cet axe - sécheresse, contamination métallique, invasion végétale, microplastiques - n'agissent pas uniquement le long d'un gradient de disponibilité en ressources. Ils modifient simultanément la diffusion des substrats, la biodisponibilité des nutriments, la structure trophique et la stœchiométrie enzymatique. Dans ce contexte, réduire la réponse microbienne à une position sur un axe *r-K* revient à ignorer **la multidimensionnalité** des **contraintes environnementales**. Deuxièmement, les observations empiriques ne soutiennent pas systématiquement une correspondance simple entre **stratégie de croissance** et **réponse au stress**. Sous sécheresse, par exemple, la biomasse microbienne peut rester stable tandis que la minéralisation de l'azote varie fortement, révélant une **dissociation entre croissance et acquisition** *via* la **production enzymatique**. Sous contamination au plomb, certains taxons proches présentent des tolérances très différentes, suggérant que la '**résistance' ne se superpose pas strictement aux catégories *r* ou *K*.** De même, dans le cas des invasions végétales, l'effet dépend du statut en phosphore initial, ce qui indique que l'allocation enzymatique, et non la vitesse de croissance ou la biomasse seule, structure la réponse des communautés.

Ces résultats s'inscrivent dans un mouvement plus large de **remise en question des cadres stratégiques simplifiés hérités de l'écologie 'macro'** (Krause et al., 2014 ; Malik et al., 2016 ; Stone et al., 2023). Dans cette perspective, je pense que le **modèle Y-A-S** (Yield-Acquisition-Stress tolerance) proposé par Malik et al. (2019) constitue un cadre conceptuel pertinent (voir également Section 1.5.4). Bien que le concept ait déjà été présenté dans le cadre de l'accessibilité aux ressources, je pense qu'une **représentation multidimensionnelle** du **concept Y-A-S** peut aussi être utile pour interpréter de manière cohérente les résultats présentés à la lumière **des perturbations multiples** (**Figure 94**). Sous sécheresse, les communautés peuvent se déplacer vers des stratégies dominées par la tolérance au stress, avec maintien relatif de la biomasse mais **réduction de l'activité enzymatique effective** en raison de **contraintes diffusionnelles**. Sous contamination métallique, la sélection favorise des **stratégies de tolérance chimique**, susceptibles d'entraîner une **réallocation des ressources métaboliques a**u détriment de **certaines fonctions d'acquisition**. Dans le cas des invasions végétales, les variations d'activité phosphatase en fonction du statut en phosphore initial suggèrent un ajustement stratégique le long de l'axe **acquisition-yield**, modulé par la disponibilité locale en nutriments. Enfin, l'exposition aux microplastiques, en reconfigurant les réseaux trophiques, peut modifier indirectement l'équilibre entre **investissement enzymatique et croissance en biomasse**, *via* notamment des changements dans les interactions 'top-down'. Ainsi, les changements globaux ne sélectionnent pas simplement des organismes 'rapides' ou 'lents', mais **j'opterais plutôt pour un déplacement des communautés dans un espace fonctionnel multidimensionnel où s'articulent acquisition** (**Figure 94**), **rendement** et **tolérance au stress**. Ces déplacements peuvent être **progressifs**, mais ils peuvent également conduire à des basculements lorsque certains **seuils de contrainte sont franchis**, par exemple lorsque la biodisponibilité du plomb dépasse un niveau critique ou lorsque la limitation hydrique devient dominante.

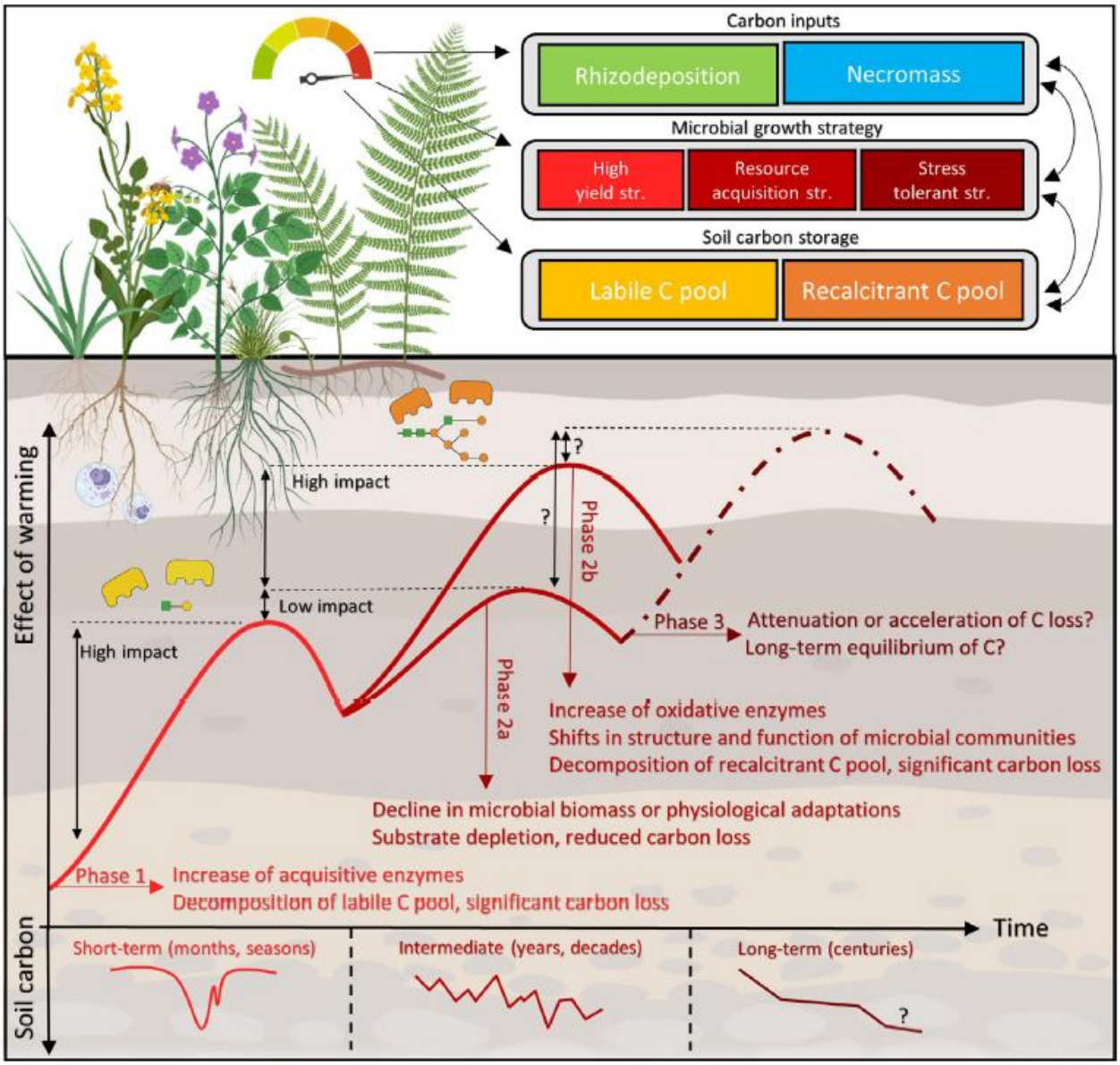



**Figure 95 - Effets de la température sur les stocks de carbone du sol à différentes échelles temporelles.** Schéma conceptuel illustrant les effets du réchauffement sur les stocks de carbone du sol à différentes échelles temporelles. Le réchauffement influence d'abord les apports en carbone *via* la rhizodéposition et la nécromasse, modulant ainsi les stratégies de croissance microbienne selon le cadre Y-A-S (rendement de croissance, acquisition des ressources et tolérance au stress). À court terme, l'augmentation de l'activité enzymatique d'acquisition favorise la décomposition du carbone labile et entraîne une perte rapide de carbone. À moyen terme, des adaptations physiologiques, une diminution de la biomasse microbienne ou un épuisement des substrats peuvent réduire ces pertes, tandis que des changements de structure communautaire et une allocation accrue vers les enzymes oxydatives peuvent stimuler la dégradation du carbone récalcitrant. À long terme, le système tend vers un nouvel équilibre dont l'issue reste incertaine, avec une possible atténuation ou amplification des pertes de carbone. La figure souligne que les réponses microbiennes au réchauffement résultent de trajectoires dynamiques et de compromis fonctionnels évoluant au cours du temps. Cette figure est tirée de Fanin et al. (2022) - *Functional Ecology*.

### 4.5.3 Trajectoires fonctionnelles microbiennes et dynamiques du carbone sous perturbations globales

Un troisième enseignement concerne la stabilité des fonctions du sol (ou non) face aux perturbations. Les travaux présentés montrent que les communautés microbiennes peuvent présenter une **résistance structurelle** tout en demeurant **fonctionnellement sensibles**. Inversement, certaines perturbations entraînent des **restructurations taxonomiques** sans effondrement immédiat des processus, suggérant l'existence d'une **redondance fonctionnelle**. Cependant, la **persistance apparente de certaines fonctions ne garantit pas le maintien des trajectoires biogéochimiques à long terme**. En particulier, les modifications de la stœchiométrie enzymatique, de la dépolymérisation protéique ou encore des réseaux trophiques peuvent orienter progressivement les flux de carbone et de nutriments vers de nouveaux équilibres. Ainsi, j'en conclu que les changements globaux ne se traduisent pas seulement par des réponses instantanées, mais **peuvent redéfinir durablement les trajectoires fonctionnelles des écosystèmes**. Dans cette perspective, la **Figure 95** souligne que les réponses des sols aux perturbations environnementales s'inscrivent dans une dynamique temporelle où **se succèdent différentes phases d'ajustement fonctionnel**. À court terme, une augmentation de la température stimule généralement l'activité enzymatique et favorise les stratégies d'acquisition, conduisant à une dégradation accrue des substrats labiles et à une augmentation des pertes de carbone. Cette phase initiale correspond à **une réponse rapide** du **fonctionnement microbien**, fréquemment observée dans les expérimentations de réchauffement des sols (Crowther et al., 2016 ; Melillo et al., 2017). Cependant, ces **réponses ne sont pas linéaires dans le temps**. À des échelles intermédiaires, plusieurs trajectoires peuvent émerger. Dans certains cas, l'épuisement progressif des substrats ou des ajustements physiologiques limitent l'activité microbienne, entraînant **une atténuation des pertes de carbone**. Dans d'autres situations, des modifications de la structure de la communauté et une réallocation vers des enzymes oxydatives favorisent la dégradation du carbone récalcitrant, **prolongeant ainsi les pertes de carbone du sol**. Ces trajectoires divergentes illustrent que **la persistance apparente des fonctions ne garantit pas la stabilité des cycles biogéochimiques**, car les mécanismes sous-jacents de régulation peuvent être profondément reconfigurés (Fanin et al., 2022 ; Bradford et al., 2019). À long terme, la question centrale devient celle de l'émergence d'un **nouvel équilibre fonctionnel**. Les interactions entre disponibilité des ressources, adaptations microbiennes et contraintes environnementales déterminent si le système évolue vers une stabilisation ou une amplification des pertes de carbone. Cette **vision dynamique** contraste avec les approches classiques qui considèrent souvent le fonctionnement microbien comme directement contrôlé par la biomasse totale ou par une réponse exponentielle simple à la température (Todd-Brown et al., 2012). Ainsi, je propose que la stabilité des communautés microbiennes ne peut être évaluée uniquement à partir de leur structure ou de leur biomasse, car des modifications profondes du fonctionnement peuvent survenir sans changement taxonomique majeur. Cette **dissociation entre 'stabilité structurelle' et 'sensibilité fonctionnelle'** rejoint les travaux récents montrant que la redondance fonctionnelle microbienne permet de maintenir certains processus écologiques malgré les perturbations, mais **souvent au prix de modifications des stratégies métaboliques, des allocations enzymatiques et des interactions trophiques** (Allison & Martiny, 2008 ; Wagg et al., 2014). La trajectoire fonctionnelle du sol dépend alors moins de la présence ou de l'absence de groupes microbiens spé-

-cifiques que de la manière dont les communautés réorganisent leurs compromis physiologiques et leur utilisation des ressources au cours du temps. Ainsi, la résilience ne doit plus être envisagée uniquement comme la capacité d'un système à revenir à un état initial, mais comme **la capacité des communautés microbiennes à se déplacer au sein d'un espace fonctionnel contraint**, où **différents compromis déterminent la direction des flux de carbone et de nutriments**. Cette approche met également en évidence l'importance d'intégrer explicitement la **dimension temporelle** et **les stratégies microbiennes** dans les modèles biogéochimiques afin de mieux anticiper les réponses des sols face aux perturbations multiples du changement global.

### 4.5.4 Vers une écologie prédictive des sols sous changements globaux

Les résultats présentés dans cet axe montrent que les réponses des sols aux changements globaux ne suivent ni des trajectoires linéaires ni des relations proportionnelles simples. J'aimerais que l'on retienne qu'elles sont **conditionnelles**, **contextuelles** et **structurées** par des **compromis fonctionnels multidimensionnels**. Cette complexité pose toutefois une question centrale pour les sciences du sol contemporaines : comment passer d'une **écologie mécaniste** des **réponses microbiennes** à une **écologie prédictive** des trajectoires biogéochimiques?

Un premier verrou concerne l'intégration des **interactions multiples** entre drivers. Les écosystèmes du sol sont simultanément exposés au réchauffement climatique (eau et température), à l'intensification des sécheresses (fréquence et durée), aux contaminations métalliques et de pesticides (usage des sols), aux polluants émergents (microplastiques, molécules organiques) et aux invasions biologiques (que se soit des plantes mais aussi de la faune et des microorganismes). Or, la littérature montre que les effets combinés de perturbations multiples sont rarement additifs et peuvent être **synergiques** ou **antagonistes** (Crain et al., 2008 ; Gessner et al., 2010). Les résultats présentés dans cet axe illustrent concrètement cette complexité : la biodisponibilité des métaux dépend aussi probablement du régime hydrique, la réponse à l'invasion dépend du statut nutritif initial, les microplastiques modifient les réseaux trophiques susceptibles d'atténuer la réponse au stress climatique, etc. Dans ce contexte, toute tentative de prédiction fondée sur des effets **mono-driver** risque de produire des estimations biaisées ou tout au mieux incomplètes.

Un second verrou scientifique majeur réside dans la **représentation des microorganismes** dans les **modèles biogéochimiques**. Comme nous en avons déjà discuté précédemment, les modèles globaux de dynamique du carbone ont historiquement traité les communautés microbiennes comme des compartiments homogènes, dont la biomasse contrôle directement les flux de décomposition (Todd-Brown et al., 2012). Toutefois, des travaux récents ont montré que l'intégration explicite des **mécanismes microbiens** modifie significativement les projections de stocks de carbone (Wieder et al., 2013 ; Wang et al., 2017). Les résultats présentés dans cet axe renforcent cette conclusion : la **biomasse microbienne constitue un indicateur insuffisant pour prédire les flux**. Les modifications de cinétique enzymatique, les réallocations stœchiométriques, les compromis acquisition-rendement ou les reconfigurations trophiques influencent directement les cycles C-N-P sans nécessairement s'accompagner de variations majeures de biomasse. Comme l'a souligné Allison (2012), l'intégration des traits fonctionnels microbiens représente une étape cru-

-ciale pour améliorer la robustesse des modèles. Un troisième enjeu concerne l'**évolution** des **trajectoires** des systèmes sous **perturbations combinées**. Les concepts de **résistance et de résilience** ont structuré l'analyse des réponses écologiques (Holling, 1973 ; de Vries & Shade, 2013), mais ils doivent être replacés dans une perspective de **dynamiques non linéaires et d'états alternatifs** (Scheffer et al., 2001 ; Dakos et al., 2019). Par exemple, les **relations asymptotiques** observées sous gradient de contamination métallique ou encore les **pulses fonctionnels** consécutifs aux cycles de dessiccation-réhumectation illustrent l'existence de **seuils**. Ainsi, alors que les communautés peuvent faire face fonctionnellement à des perturbations uniques ou d'amplitude modérée, certaines perturbations peuvent basculer vers des **configurations fonctionnelles alternatives** lorsque certaines contraintes dépassent un **niveau critique**. Identifier les signaux précoces de ces basculements et les **effets seuils** constitue également un enjeu scientifique majeur pour anticiper des changements potentiellement irréversibles. La question de la résilience ne peut par ailleurs être réduite à la seule 'diversité taxonomique'. Si la redondance fonctionnelle peut amortir certaines perturbations (Wagg et al., 2014), elle n'est pas illimitée et dépend de la **distribution des traits fonctionnels** au sein des communautés ainsi que des **fonctions étudiées**. Les résultats présentés ici suggèrent que la position des communautés dans un espace stratégique multidimensionnel - structuré par des compromis entre acquisition enzymatique, rendement de croissance et tolérance au stress - détermine leur capacité à maintenir les fonctions sous pressions combinées. La prédiction des trajectoires nécessite selon moi donc de caractériser non seulement la **diversité, mais aussi l'architecture fonctionnelle et la connectivité des réseaux biotiques**.

Enfin, un défi conceptuel majeur consiste à articuler ces **mécanismes écologiques** avec les stratégies de **gestion et d'adaptation**. Les politiques climatiques ou de gestion du territoire ainsi que les programmes de restauration des sols s'appuient encore majoritairement sur des indicateurs de stock (par ex., concentration en métaux total) ou de biomasse. Or, les résultats de cet axe montrent que les changements globaux modifient d'abord l'organisation fonctionnelle des communautés. Ainsi, une **approche prédictive et opérationnelle doit donc intégrer des indicateurs fonctionnels du sol**. En effet, bien que certaines approches innovantes en recherche fondamentale soit utiles et nécessaires pour faire avancer notre compréhension mécaniste des choses, elles sont souvent couteuses et peu recommandables pour faire des diagnostics large échelle et dans de multiples conditions. Ainsi, d'un **point de vue opérationnel**, des indicateurs relativement simples, tels que les variations de l'allocation des **activités enzymatiques extracellulaires** ou de l'**abondance de gènes** fonctionnels, constituent des outils pertinents pour évaluer les réponses des communautés du sol, à condition de tenir compte de leurs limites d'interprétation. Je conclus cette section en transmettant l'idée que pour développer une **écologie microbienne prédictive** des sols sous changements globaux, cela impliquera forcément un changement d'échelle conceptuelle. Il ne s'agira plus uniquement de quantifier des réponses locales, mais **d'identifier les règles qui gouvernent le déplacement des stratégies microbiennes dans un espace fonctionnel 'multidimensionnel'** (depuis l'échelle de l'agrégat vers celle de l'écosystème), **et si les principaux drivers liés aux perturbations changent en termes d'impact avec ce changement d'échelle**. À l'interface entre écologie microbienne, biogéochimie et modélisation, l'enjeu sera ainsi de construire un **cadre intégratif** capable de relier compromis métaboliques, dynamique des réseaux biotiques et trajectoires des cycles C-N-P. C'est à cette condition que les sciences du sol pourront améliorer leur **capacité de projection** face à l'intensification des pressions environnementales, et contribuer de manière utile aux politiques publiques, notamment en termes d'atténuation et d'adaptation aux changements globaux.

## 4.6 Bibliographie de l'Axe 4


Allison, S. D. (2012). A trait-based approach for modelling microbial litter decomposition. *Ecology Letters*, *15*(9), 1058–1070. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01807.x

Allison, S. D., & Martiny, J. B. (2008). Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*, 11512–11519.

Allison, S. D., Wallenstein, M. D., & Bradford, M. A. (2010). Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nature Geoscience*, *3*(5), 336–340. https://doi.org/10.1038/ngeo846

Alvarez, G., Shahzad, T., Andanson, L., Bahn, M., Wallenstein, M. D., & Fontaine, S. (2018). Catalytic power of enzymes decreases with temperature: New insights for understanding soil C cycling and microbial ecology under warming. *Global Change Biology*, *24*(9), 4238–4250. https://doi.org/10.1111/gcb.14281

Bardgett, R. D., Freeman, C., & Ostle, N. J. (2008). Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks. *The ISME Journal*, *2*(8), 805–814. https://doi.org/10.1038/ismej.2008.58

Bardgett, R. D., & van der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, *515*(7528), 505–511. https://doi.org/10.1038/nature13855

Birch, H. F. (1958). The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil*, *10*(1), 9–31. https://doi.org/10.1007/BF01343734

Blondel, P., Fanin, N., Joubard, B., Milin, S., Rusch, A., & Giffard, B. (2025). Organic matter content rather than farming practices modulates microbial activities in vineyard soils. *Pedobiologia*, *108*, 151017. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2024.151017

Bon, L., Fanin, N., Bakker, M. R., Bertrand, I., Trichet, P., & Augusto, L. (2026). Seasonal effects of soil microclimate on microbial activities depend on the understory in two forest ecosystems with contrasting water regimes. *Geoderma*, *465*, 117672. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2025.117672

Bradford, M. A., Veen, G. F. (Ciska), Bonis, A., Bradford, E. M., Classen, A. T., Cornelissen, J. H. C., Crowther, T. W., De Long, J. R., Freschet, G. T., Kardol, P., Manrubia-Freixa, M., Maynard, D. S., Newman, G. S., Logtestijn, R. S. P., Viketoft, M., Wardle, D. A., Wieder, W. R., Wood, S. A., & van der Putten, W. H. (2017). A test of the hierarchical model of litter decomposition. *Nature Ecology & Evolution*, *1*(12), 1836–1845. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0367-4

Brun, L. A., Maillet, J., Richarte, J., Herrmann, P., & Remy, J. C. (1998). Relationships between extractable copper, soil properties and copper uptake by wild plants in vineyard soils. *Environmental Pollution*, *102*(2), 151–161. https://doi.org/10.1016/S0269-7491(98)00120-1

Burns, R. G., DeForest, J. L., Marxsen, J., Sinsabaugh, R. L., Stromberger, M. E., Wallenstein, M. D., Weintraub, M. N., & Zoppini, A. (2013). Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry*, *58*, 216–234. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.009

Chen, J., Luo, Y., García-Palacios, P., Cao, J., Dacal, M., Zhou, X., Li, J., Xia, J., Niu, S., Yang, H., Shelton, S., Guo, W., & van Groenigen, K. J. (2018). Differential responses of carbon-degrading enzyme activities to warming: Implications for soil respiration. *Global Change Biology*, *24*(10), 4816–4826. https://doi.org/10.1111/gcb.14394

Crain, C. M., Kroeker, K., & Halpern, B. S. (2008). Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters*, *11*(12), 1304–1315. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01253.x

Crowther, T. W., Todd-Brown, K. E. O., Rowe, C. W., Wieder, W. R., Carey, J. C., Machmuller, M. B., Snoek, B. L., Fang, S., Zhou, G., Allison, S. D., Blair, J. M., Bridgham, S. D., Burton, A. J., Carrillo, Y., Reich, P. B., Clark, J. S., Classen, A. T., Dijkstra, F. A., Elberling, B., … Bradford, M. A. (2016). Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature*, *540*(7631), 104–108. https://doi.org/10.1038/nature20150

Dakos, V., Matthews, B., Hendry, A. P., Levine, J., Loeuille, N., Norberg, J., Nosil, P., Scheffer, M., & De Meester, L. (2019). Ecosystem tipping points in an evolving world. *Nature Ecology & Evolution*, *3*(3), 355–362. https://doi.org/10.1038/s41559-019-0797-2

Daniel, R. M., Danson, M. J., & Eisenthal, R. (2001). The temperature optima of enzymes: A new perspective on an old phenomenon. *Trends in Biochemical Sciences*, *26*(4), 223–225. https://doi.org/10.1016/S0968-0004(01)01803-5

Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, *440*(7081), 165–173. https://doi.org/10.1038/nature04514

de Souza Machado, A. A., Kloas, W., Zarfl, C., Hempel, S., & Rillig, M. C. (2018). Microplastics as an emerging threat to terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, *24*(4), 1405–1416. https://doi.org/10.1111/gcb.14020

De Vries, F. T., & Shade, A. (2013). Controls on soil microbial community stability under climate change. *Frontiers in Microbiology*, *4*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00265

Deirmendjian, L., Loustau, D., Augusto, L., Lafont, S., Chipeaux, C., Poirier, D., & Abril, G. (2018). Hydro-ecological controls on dissolved carbon dynamics in groundwater and export to streams in a temperate pine forest. *Biogeosciences*, *15*(2), 669–691. https://doi.org/10.5194/bg-15-669-2018

Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Reich, P. B., Jeffries, T. C., Gaitan, J. J., Encinar, D., Berdugo, M., Campbell, C. D., & Singh, B. K. (2016). Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, *7*(1), 10541. https://doi.org/10.1038/ncomms10541

Dommanget, F., Forey, E., Chauvat, M., Erktan, A., Noûs, C., Daniès, L., Chesseron, C., & Fanin, N. (2024). Asian knotweed's impacts on soil chemistry and enzyme activities are higher in soils with low-nutrient status. *Pedobiologia*, *107*, 151002. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2024.151002

Dommanget, F., François, A., Chauvat, M., Forey, E., Erktan, A., Fanin, N., Chesseron, C., & Albert, A. (2023). Renouées asiatiques envahissantes: La restauration de berges par le génie végétal est-elle si bénéfique à la qualité chimique et à la biodiversité du sol ? *Sciences Eaux & Territoires*, *43*(2), 87–93. https://doi.org/10.20870/Revue-SET.2023.43.7627

Ehrenfeld, J. G. (2003). Effects of Exotic Plant Invasions on Soil Nutrient Cycling Processes. *Ecosystems*, *6*(6), 503–523. https://doi.org/10.1007/s10021-002-0151-3

Ehrenfeld, J. G. (2010). Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *41*(Volume 41, 2010), 59–80. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144650

Fanin, N., Bezaud, S., Sarneel, J. M., Cecchini, S., Nicolas, M., & Augusto, L. (2020). Relative Importance of Climate, Soil and Plant Functional Traits During the Early Decomposition Stage of Standardized Litter. *Ecosystems*, *23*(5), 1004–1018. https://doi.org/10.1007/s10021-019-00452-z

Farrell, M., Perkins, W. T., Hobbs, P. J., Griffith, G. W., & Jones, D. L. (2010). Migration of heavy metals in soil as influenced by compost amendments. *Environmental Pollution*, *158*(1), 55–64. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.08.027

Feng, J., Wang, C., Lei, J., Yang, Y., Yan, Q., Zhou, X., Tao, X., Ning, D., Yuan, M. M., Qin, Y., Shi, Z. J., Guo, X., He, Z., Van Nostrand, J. D., Wu, L., Bracho-Garillo, R. G., Penton, C. R., Cole, J. R., Konstantinidis, K. T., … Zhou, J. (2020). Warming-induced permafrost thaw exacerbates tundra soil carbon decomposition mediated by microbial community. *Microbiome*, *8*(1), 3. https://doi.org/10.1186/s40168-019-0778-3

Fiorella, K. J., Avolio, M. L., Pulver, S., Alexander, S. M., & Burnside, W. R. (Eds.). (2022). C. S. Holling (1973). In *Foundations of Socio-Environmental Research: Legacy Readings with Commentaries* (pp. 460–482). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/9781009177856.038

Frey, S. D., Lee, J., Melillo, J. M., & Six, J. (2013). The temperature response of soil microbial efficiency and its feedback to climate. *Nature Climate Change*, *3*(4), 395–398. https://doi.org/10.1038/nclimate1796

Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H., & Hättenschwiler, S. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(6), 372–380. https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.010

Giller, K. E., Witter, E., & McGrath, S. P. (2009). Heavy metals and soil microbes. *Soil Biology and Biochemistry*, *41*(10), 2031–2037. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.04.026

Girvan, M., Campbell, C., Killham, K., Prosser, J. I., & Glover, L. A. (2005). Bacterial diversity promotes community stability and functional resilience after perturbation. *Environmental Microbiology*, *7*(3), 301–313.

Hartley, I. P., Heinemeyer, A., Evans, S. P., & Ineson, P. (2007). The effect of soil warming on bulk soil vs. Rhizosphere respiration. *Global Change Biology*, *13*(12), 2654–2667. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01454.x

Holling, C. S. (1973). *Resilience and stability of ecological systems*.

Huang, C., Ge, Y., Yue, S., Zhao, L., & Qiao, Y. (2021). Microplastics aggravate the joint toxicity to earthworm *Eisenia fetida* with cadmium by altering its availability. *Science of The Total Environment*, *753*, 142042. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142042

IPCC. (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, Ö. Yelekçi, R. Yu, & B. Zhou, Eds.). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/9781009157896

Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2004). The Uplift of Soil Nutrients by Plants: Biogeochemical Consequences Across Scales. *Ecology*, *85*(9), 2380–2389. https://doi.org/10.1890/03-0245

Kandeler, E., Tscherko, D., Bruce, K. D., Stemmer, M., Hobbs, P. J., Bardgett, R. D., & Amelung, W. (2000). Structure and function of the soil microbial community in microhabitats of a heavy metal polluted soil. *Biology and Fertility of Soils*, *32*(5), 390–400. https://doi.org/10.1007/s003740000268

Krause, S., Le Roux, X., Niklaus, P. A., Van Bodegom, P. M., Lennon, J. T., Bertilsson, S., Grossart, H.-P., Philippot, L., & Bodelier, P. L. E. (2014). Trait-based approaches for understanding microbial biodiversity and ecosystem functioning. *Frontiers in Microbiology*, *5*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00251

Lembrechts, J. J., Aalto, J., Ashcroft, M. B., De Frenne, P., Kopecký, M., Lenoir, J., Luoto, M., Maclean, I. M. D., Roupsard, O., Fuentes-Lillo, E., García, R. A., Pellissier, L., Pitteloud, C., Alatalo, J. M., Smith, S. W., Björk, R. G., Muffler, L., Ratier Backes, A., Cesarz, S., … Nijs, I. (2020). SoilTemp: A global database of near-surface temperature. *Global Change Biology*, *26*(11), 6616–6629. https://doi.org/10.1111/gcb.15123

Liao, C., Peng, R., Luo, Y., Zhou, X., Wu, X., Fang, C., Chen, J., & Li, B. (2008). Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: A meta-analysis. *New Phytologist*, *177*(3), 706–714. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02290.x

Lin, D., Yang, G., Dou, P., Qian, S., Zhao, L., Yang, Y., & Fanin, N. (2020). Microplastics negatively affect soil fauna but stimulate microbial activity: Insights from a field-based microplastic addition experiment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *287*(1934), 20201268. https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1268

Malik, A. A., Chowdhury, S., Schlager, V., Oliver, A., Puissant, J., Vazquez, P. G. M., Jehmlich, N., von Bergen, M., Griffiths, R. I., & Gleixner, G. (2016). Soil Fungal:Bacterial Ratios Are Linked to Altered Carbon Cycling. *Frontiers in Microbiology*, *7*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01247

Malik, A. A., Martiny, J. B. H., Brodie, E. L., Martiny, A. C., Treseder, K. K., & Allison, S. D. (2020). Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *The ISME Journal*, *14*(1), 1–9. https://doi.org/10.1038/s41396-019-0510-0

Maxwell, T. L., Augusto, L., Bon, L., Courbineau, A., Altinalmazis-Kondylis, A., Milin, S., Bakker, M. R., Jactel, H., & Fanin, N. (2020). Effect of a tree mixture and water availability on soil nutrients and extracellular enzyme activities along the soil profile in an experimental forest. *Soil Biology and Biochemistry*, *148*, 107864. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107864

Maxwell, T. L., Augusto, L., Tian, Y., Wanek, W., & Fanin, N. (2023). Water availability is a stronger driver of soil microbial processing of organic nitrogen than tree species composition. *European Journal of Soil Science*, *74*(1), e13350. https://doi.org/10.1111/ejss.13350

McBRIDE, M., Sauve, S., & Hendershot, W. (1997). Solubility control of Cu, Zn, Cd and Pb in contaminated soils. *European Journal of Soil Science*, *48*(2), 337–346. https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1997.tb00554.x

Ouédraogo, F., Cornu, J.-Y., Fanin, N., Janot, N., Sourzac, M., Parlanti, E., & Denaix, L. (2024). Changes over time in organic matter dynamics and copper solubility in a vineyard soil after incorporation of cover crop residues: Insights from a batch experiment. *Chemosphere*, *350*, 141137. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2024.141137

Razavi, B. S., Blagodatskaya, E., & Kuzyakov, Y. (2015). Nonlinear temperature sensitivity of enzyme kinetics explains canceling effect—A case study on loamy haplic Luvisol. *Frontiers in Microbiology*, *6*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01126

Rillig, M. C., Lehmann, A., de Souza Machado, A. A., & Yang, G. (2019). Microplastic effects on plants. *New Phytologist*, *223*(3), 1066–1070. https://doi.org/10.1111/nph.15794

Romero-Olivares, A. L., Allison, S. D., & Treseder, K. K. (2017). Soil microbes and their response to experimental warming over time: A meta-analysis of field studies. *Soil Biology and Biochemistry*, *107*, 32–40. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.12.026

Sauvé, S., Hendershot, W., & Allen, H. E. (2000). Solid-Solution Partitioning of Metals in Contaminated Soils: Dependence on pH, Total Metal Burden, and Organic Matter. *Environmental Science & Technology*, *34*(7), 1125–1131. https://doi.org/10.1021/es9907764

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, *413*(6856), 591–596. https://doi.org/10.1038/35098000

Schimel, J., Balser, T. C., & Wallenstein, M. (2007). Microbial Stress-Response Physiology and Its Implications for Ecosystem Function. *Ecology*, *88*(6), 1386–1394. https://doi.org/10.1890/06-0219

Schimel, J. P. (2018). Life in Dry Soils: Effects of Drought on Soil Microbial Communities and Processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *49*(Volume 49, 2018), 409–432. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062614

Schimel, J. P., & Bennett, J. (2004). Nitrogen Mineralization: Challenges of a Changing Paradigm. *Ecology*, *85*(3), 591–602. https://doi.org/10.1890/03-8002

Schneider, A. R., Gommeaux, M., Duclercq, J., Fanin, N., Conreux, A., Alahmad, A., Lacoux, J., Roger, D., Spicher, F., Ponthieu, M., Cancès, B., Morvan, X., & Marin, B. (2017). Response of bacterial communities to Pb smelter pollution in contrasting soils. *Science of The Total Environment*, *605–606*, 436–444. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.159

Stone, B. W. G., Dijkstra, P., Finley, B. K., Fitzpatrick, R., Foley, M. M., Hayer, M., Hofmockel, K. S., Koch, B. J., Li, J., Liu, X. J. A., Martinez, A., Mau, R. L., Marks, J., Monsaint-Queeney, V., Morrissey, E. M., Propster, J., Pett-Ridge, J., Purcell, A. M., Schwartz, E., & Hungate, B. A. (2023). Life history strategies among soil bacteria—Dichotomy for few, continuum for many. *The ISME Journal*, *17*(4), 611–619. https://doi.org/10.1038/s41396-022-01354-0

Temminghoff, E. J. M., Van der Zee, S. E. A. T. M., & de Haan, F. A. M. (1997). Copper Mobility in a Copper-Contaminated Sandy Soil as Affected by pH and Solid and Dissolved Organic Matter. *Environmental Science & Technology*, *31*(4), 1109–1115. https://doi.org/10.1021/es9606236

Todd-Brown, K. E. O., Randerson, J. T., Post, W. M., Hoffman, F. M., Tarnocai, C., Schuur, E. a. G., & Allison, S. D. (2013). Causes of variation in soil carbon simulations from CMIP5 Earth system models and comparison with observations. *Biogeosciences*, *10*(3), 1717–1736. https://doi.org/10.5194/bg-10-1717-2013

Tucker, C. L., Bell, J., Pendall, E., & Ogle, K. (2013). Does declining carbon-use efficiency explain thermal acclimation of soil respiration with warming? *Global Change Biology*, *19*(1), 252–263. https://doi.org/10.1111/gcb.12036

Unger, S., Máguas, C., Pereira, J. S., David, T. S., & Werner, C. (2010). The influence of precipitation pulses on soil respiration – Assessing the "Birch effect" by stable carbon isotopes. *Soil Biology and Biochemistry*, *42*(10), 1800–1810. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.06.019

Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., & Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, *14*(7), 702–708. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x

Wagg, C., Bender, S. F., Widmer, F., & Van Der Heijden, M. G. (2014). Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(14), 5266–5270.

Walker, T. W. N., Kaiser, C., Strasser, F., Herbold, C. W., Leblans, N. I. W., Woebken, D., Janssens, I. A., Sigurdsson, B. D., & Richter, A. (2018). Microbial temperature sensitivity and biomass change explain soil carbon loss with warming. *Nature Climate Change*, *8*(10), 885–889. https://doi.org/10.1038/s41558-018-0259-x

Wang, G., Post, W. M., & Mayes, M. A. (2013). Development of microbial-enzyme-mediated decomposition model parameters through steady-state and dynamic analyses. *Ecological Applications*, *23*(1), 255–272. https://doi.org/10.1890/12-0681.1

Wardle, D. A. (2013). *Communities and ecosystems: Linking the aboveground and belowground components*. Princeton University Press.

Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setala, H., Van Der Putten, W. H., & Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, *304*(5677), 1629–1633.

Wieder, W. R., Bonan, G. B., & Allison, S. D. (2013). Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes. *Nature Climate Change*, *3*(10), 909–912. https://doi.org/10.1038/nclimate1951

Zhang, S., Yang, X., Li, D., Li, S., Chen, Z., & Wu, J. (2022). A meta-analysis of understory plant removal impacts on soil properties in forest ecosystems. *Geoderma*, *426*, 116116. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.116116

# 5. Perspectives scientifiques

*« Sortir des sentiers battus*. »*

**c'est choisir d'explorer des voies nouvelles, d'oser l'inconnu et de s'éloigner des chemins déjà tracés pour découvrir d'autres perspectives.*



Un chemin perdu au cœur de la montagne. Parfois, les chemins perdus sont ceux qui mènent le plus loin. **Photo: N. Fanin**.

# 5. Perspectives scientifiques

**5. PERSPECTIVES SCIENTIFIQUES ..... 293**

5.1 SORTIR DE LA BOITE NOIRE MICROBIENNE : VERS UNE VISION MECANISTE DU FONCTIONNEMENT DES SOLS ..... 293

5.2 VERS UNE ECOLOGIE MICROBIENNE FONCTIONNELLE : LIMITES DE L'APPROCHE TAXONOMIQUE ..... 295

5.3 ASSEMBLER LES DIFFERENTES PIECES DU PUZZLE DANS UN ASSEMBLAGE MULTI-FONCTIONNEL POUR COMPRENDRE LE FONCTIONNEMENT MICROBIEN ..... 297

5.4 PERSPECTIVES METHODOLOGIQUES : ISOTOPIE, IMAGERIE ET NOUVELLES APPROCHES POUR RELIER MECANISMES MICROBIENS ET FONCTIONNEMENT DES SOLS ..... 298

5.5 VERS UNE MEILLEURE INTEGRATION MULTI-ECHELLES DES PROCESSUS MICROBIENS POUR UNE MEILLEURE PREDICTION DES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES ..... 299

5.6 BIBLIOGRAPHIE DE LA PARTIE 5 ..... 304

# Habilitation à diriger des Recherches

# 5. Perspectives scientifiques

# 5. Perspectives scientifiques

L'évolution récente des sciences du sol a mené à reconnaître que le fonctionnement des écosystèmes terrestres ne peut plus reposer uniquement sur une lecture 'physico-chimique' des processus biogéochimiques ni sur une description purement taxonomique des communautés biologiques. En effet, les avancées en **écologie microbienne**, en **biologie moléculaire** et en **biogéochimie** ont progressivement mis en évidence le rôle central des microorganismes dans la régulation des flux de matière et d'énergie, tout en révélant la complexité des interactions biologiques qui sous-tendent ces processus. Mes travaux de recherche s'inscrivent dans cette évolution conceptuelle, en cherchant à relier de manière explicite l'organisation biologique et le fonctionnement biogéochimique des sols.

Cette HDR propose ainsi de positionner l'écologie microbienne fonctionnelle comme un **cadre d'unification** entre écologie microbienne, écologie fonctionnelle et biogéochimie des sols. À travers les différents axes développés, j'ai cherché à comprendre comment la **diversité des stratégies microbiennes, leurs contraintes nutritionnelles et leurs interactions biotiques influencent la décomposition de la MO, le recyclage des nutriments et le couplage entre cycles biogéochimiques**. Cette approche repose sur l'idée que les microorganismes ne constituent pas qu'un compartiment passif au sein des modèles prédictifs de certaines fonctions de l'écosystème, mais un **levier biologique majeur** capable de moduler les trajectoires des sols face à des changements environnementaux importants et de plus en plus répétitifs.

Dans cette perspective, l'écologie microbienne fonctionnelle ne vise pas uniquement à décrire la diversité microbienne, mais à identifier les **mécanismes et les propriétés fonctionnelles qui permettent d'expliquer la variabilité des processus biogéochimiques à différentes échelles spatiales et temporelles**. C'est pourquoi les travaux présentés dans ce manuscrit s'appuient sur une articulation entre **fonctionnement et composition**, tout en intégrant progressivement le rôle des **interactions biotiques** comme composante essentielle du fonctionnement des sols. Je pense que ce positionnement conduit à une lecture plus **mécaniste** et **prédictive** des processus de sol, dans laquelle les réponses biologiques aux contraintes environnementales occupent une place centrale. La section suivante développe cette **vision** en montrant comment l'ouverture progressive de la 'boîte noire' microbienne permet de renouveler notre compréhension du fonctionnement des sols, en replaçant les microorganismes au cœur des processus biogéochimiques.

## 5.1 Sortir de la boîte noire microbienne : vers une vision mécaniste du fonctionnement des sols

Comme discuté précédemment et pendant plusieurs décennies, la compréhension du fonctionnement des sols a principalement reposé sur des approches biogéochimiques centrées sur les stocks d'éléments, la qualité des ressources organiques et les contraintes environnementales, telles que le climat ou les propriétés physico-chimiques des sols. Dans cette vision historique, la dynamique des cycles du carbone et des nutriments était essentiellement interprétée comme une réponse aux caractéristiques des substrats et aux conditions abiotiques, les microorganismes étant considérés comme un compartiment implicite et homogène du système (Melillo et

al., 1982 ; Aerts, 1997; Berg & McClaugherty, 2013). Les modèles de fonctionnement des écosystèmes ont ainsi longtemps représenté la biomasse microbienne comme une **variable agrégée**, voire comme un simple coefficient de transformation, sans prise en compte explicite de la diversité ou des stratégies biologiques sous-jacentes. Cette représentation simplifiée a conduit à considérer les communautés microbiennes comme une véritable 'boîte noire' dont l'activité était reconnue mais rarement décrite de manière mécaniste.

Avec l'aide précieuse de nombreux collègues à travers le monde, j'ai pu progressivement contribuer à remettre en question cette vision simplifiée en montrant que les microorganismes ne peuvent être réduits à un compartiment passif des modèles biogéochimiques. En particulier, en mobilisant des approches **fonctionnelles et expérimentales**, mes résultats ont montré que les **communautés microbiennes constituent des acteurs majeurs du recyclage de la MO**, capables de **moduler** la **vitesse** et la **trajectoire** des flux C-N-P à travers leurs stratégies d'acquisition des ressources et leurs interactions biotiques (Fanin et al., 2016a ; Fanin & Bertrand, 2016 ; Fanin et al., 2019). Ces travaux m'ont conduit à démontrer, entre autres, que la décomposition de la MO ne peut être expliquée uniquement par la qualité chimique des litières (Cornwell et al., 2008 ; Freschet et al., 2012), comme le suggéraient les approches centrées sur les substrats, mais dépend également des **capacités fonctionnelles des communautés microbiennes présentes** (Fanin et al., 2016b ; Li et al., 2023 ; Zhu et al., 2024). Ce constat rejoint d'autres études montrant que des ressources chimiquement similaires peuvent présenter des dynamiques de décomposition contrastées selon les communautés de décomposeurs, soulignant le rôle déterminant des organismes dans l'exploitation des ressources (Strickland et al., 2009 ; Hättenschwiler et al., 2011). À travers cette synthèse d'HDR, **j'espère réussir à faire passer comme première idée que la qualité d'une ressource ne peut être définie indépendamment des capacités fonctionnelles des communautés qui l'exploitent** (Fanin et al., 2014 ; Fanin et al., 2016b).

Parallèlement, mes recherches ont également mis en évidence le rôle central des **contraintes nutritionnelles** dans la compréhension du fonctionnement microbien. En m'appuyant sur le cadre de la **stœchiométrie écologique** (Elser et al., 2007 ; Manzoni et al., 2010 ; Mooshammer et al., 2014), j'ai montré que la décomposition et la minéralisation résultent d'un arbitrage permanent entre composition des ressources et besoins élémentaires des microorganismes (Fanin et al., 2013 ; Fanin et al., 2015 ; Fanin et al., 2017 ; Bourget et al., 2023). Ainsi, ces résultats soulignent que les **communautés microbiennes ajustent** continuellement leur **allocation métabolique** entre **croissance**, **respiration** et **acquisition** des nutriments, influençant directement l'efficience d'utilisation du carbone et le couplage entre cycles C-N-P. Au-delà des contraintes nutritionnelles, mes travaux ont également évolué au cours de ma carrière et j'ai progressivement intégré les **interactions biotiques comme composante centrale du fonctionnement des sols**. Avec l'aide d'experts en faune du sol, j'ai pu montrer que les interactions entre microorganismes et nématodes jouaient un rôle structurant dans la **régulation** des **flux** et des stocks d'éléments au sein des écosystèmes (Fanin et al., 2019 ; Du et al., 2025). Mais pas seulement. Les **interactions inter-guildes** de **champignons** dans le sol ou les **interactions** entre **champignons** et **bactéries** le long de gradients sont aussi profondément importantes pour comprendre la **facilitation** ou la **compétition** entre groupes de microorganismes, influençant ainsi également le recyclage de la MO (Fanin et al., 2022 ; Li et al., 2022 ; Zhu et al., 2024 ; Wang et al., 2024). Ces travaux s'inscrivent dans une évolution conceptuelle plus large marquant un déplacement progressif du paradigme scientifique, **depuis une lecture principalement chimique des processus vers une lecture bio-**

**-logique et 'interactionnelle' du fonctionnement des sols**. Les phénomènes de priming effect illustrent particulièrement cette approche, en montrant comment l'introduction de nouvelles ressources modifie les stratégies microbiennes, la dynamique enzymatique et les trajectoires de décomposition de la MO plus ancienne (Kuzyakov et al., 2000 ; Fontaine et al., 2007 ; Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008 ; Fanin et al., 2020 ; Bernard et al., 2022). Ainsi, mon objectif à travers cette HDR est de contribuer à sortir de cette 'boîte noire' microbienne dans le but de s'approprier (si possible) une lecture **fonctionnelle du fonctionnement des sols, fondée également sur les propriétés des communautés microbiennes et leurs stratégies d'utilisation des ressources**. En m'appuyant sur les résultats présentés dans ce manuscrit, je propose donc, si possible, de s'appuyer sur une approche plus **intégrative** en articulant conjointement les différentes facettes des communautés microbiennes (besoins, capacités et stratégies) afin de mieux prendre en compte le rôle des microorganismes dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres.

## 5.2 Vers une écologie microbienne fonctionnelle : limites de l'approche taxonomique

L'ouverture progressive de cette 'boîte noire' microbienne a été rendue possible en grande partie par l'essor des **outils moléculaires et du séquençage haut débit**, qui ont révélé une diversité microbienne d'une ampleur exceptionnelle dans les sols. Des milliers, voire des dizaines de milliers de taxons peuvent coexister dans quelques grammes de sol, illustrant une complexité biologique longtemps insoupçonnée (Torsvik & Øvreås, 2002 ; Fierer et al., 2007). Comme évoqué en 'Introduction', cette révolution méthodologique a profondément transformé l'écologie microbienne en permettant de caractériser la composition des communautés avec une précision inégalée. Cependant, cette accumulation de données taxonomiques a rapidement soulevé une question centrale : **la diversité observée permet-elle réellement d'expliquer le fonctionnement des sols** ? Plusieurs travaux ont montré que les relations entre richesse taxonomique et processus biogéochimiques restent souvent faibles ou fortement contextuelles (Allison & Martiny, 2008 ; Delgado-Baquerizo et al., 2016). La notion de **redondance fonctionnelle**, selon laquelle plusieurs taxons peuvent assurer des fonctions similaires, a été largement mobilisée pour expliquer cette dissociation apparente entre diversité et fonctionnement. Toutefois, cette redondance n'est ni totale ni universelle et dépend du contexte environnemental, des contraintes nutritionnelles, des interactions biotiques et du processus considéré (Nielsen et al., 2011 ; Louca et al., 2018). Par ailleurs, la **plasticité métabolique** des microorganismes complique encore l'interprétation : un même taxon peut exprimer des fonctions différentes selon les conditions du milieu, tandis que des taxons phylogénétiquement éloignés peuvent converger vers des stratégies fonctionnelles similaires. Ainsi, même si la caractérisation taxonomique reste essentielle pour décrire l'organisation des communautés, **mes travaux montrent que la diversité 'seule' ne permet pas d'expliquer ni de prédire les trajectoires de décomposition, de minéralisation des nutriments ou de stockage du carbone**.

Face à cette limite, l'approche fonctionnelle, inspirée des cadres développés en écologie végétale autour des traits fonctionnels (Lavorel & Garnier, 2002 ; Violle et al., 2007), permet de caractériser les communautés non plus uniquement par leur composition taxonomique, mais également par leurs propriétés écophysiologi-

-ques et leurs stratégies d'utilisation des ressources. Ce changement de perspective constitue un fil conducteur central des axes développés dans cette HDR. En effet, dans l'**Axe 1**, mes travaux montrent que les communautés microbiennes répondent à la qualité des ressources non pas uniquement par des changements de composition, mais surtout par des ajustements **fonctionnels, enzymatiques et stœchiométriques** qui modulent directement les processus de décomposition et d'acquisition des nutriments (Fanin et al., 2013 ; Fanin et al., 2016a ; Fanin et al., 2016c ; Fanin et al., 2017 ; Bourget et al., 2023). Ces résultats soulignent que les **capacités fonctionnelles** des communautés déterminent largement la manière dont les ressources sont exploitées, au-delà de leur simple identité taxonomique. L'**Axe 2** montre quant à lui que ces réponses sont fortement dépendantes du contexte édaphique et de l'habitat. Les résultats de mes travaux y mettent en évidence que les **conditions environnementales locales** agissent comme des filtres écologiques orientant les stratégies microbiennes et leur capacité à exploiter les ressources disponibles, notamment *via* des **phénomènes d'adaptation locale et de modulation des capacités fonctionnelles** (Fanin et al., 2014 ; Fanin et al., 2016b ; Li et al., 2023 ; Du et al., 2025). L'**Axe 3** élargit cette lecture en intégrant explicitement les **interactions biotiques**. Les résultats obtenus montrent que les réseaux trophiques du sol, les interactions plante-sol et les rétroactions impliquant la faune et les microorganismes structurent le fonctionnement microbien bien au-delà de ce que la seule composition taxonomique permettrait d'anticiper (Fanin et al., 2019 ; Li et al., 2022 ; Zhu et al., 2024 ; Wang et al., 2024). Ces travaux soulignent que l'organisation des interactions biologiques constitue une dimension essentielle du fonctionnement des sols, souvent invisible dans les approches strictement taxonomiques. Enfin, l'**Axe 4** montre que les réponses des sols aux changements globaux ne peuvent être comprises uniquement à travers des variations de diversité microbienne. Mes travaux indiquent que les perturbations climatiques, hydriques ou chimiques entraînent surtout des ajustements **fonctionnels progressifs, des modifications de stratégies métaboliques et des trajectoires dynamiques dépendantes du contexte environnemental** (Fanin et al., 2022 ; Lembrechts et al., 2025 ; Bon et al., 2026 ; Blondel et al., 2025 ; Ouedraogo et al., 2024). Ainsi, les changements observés reflètent davantage des **réorganisations fonctionnelles** que des basculements taxonomiques simples.

Pris ensemble, ces résultats convergent vers une même conclusion : les microorganismes doivent être appréhendés comme des organismes soumis à des **compromis écologiques** permanents entre **croissance**, **acquisition des ressources**, **investissement enzymatique**, **interactions biotiques** et **tolérance** aux contraintes environnementales. Ainsi, j'espère avoir convaincu dans ce manuscrit que **le passage d'une écologie microbienne taxonomique vers une écologie microbienne fonctionnelle constitue une étape essentielle pour intégrer plus explicitement le rôle des microorganismes dans les modèles de fonctionnement des sols**. Cette approche ne vise pas à abandonner l'étude de la diversité, mais à la structurer autour de propriétés opérationnelles capables d'expliquer et, à terme, de prédire les cycles biogéochimiques. Elle ouvre naturellement la voie à une réflexion plus approfondie sur le rôle des contraintes nutritionnelles et des stratégies d'allocation des ressources comme moteurs des processus, qui constitue le cœur de la section suivante.

## 5.3 Assembler les différentes pièces du puzzle dans un assemblage multi-fonctionnel pour comprendre le fonctionnement microbien

Comme discuté dans les deux sections précédentes, les résultats de mes travaux de recherche montrent que comprendre le rôle des microorganismes dans le fonctionnement des sols nécessite de dépasser une approche reposant uniquement sur la qualité de la MO ou sur la composition taxonomique des communautés. **Il m'apparaît nécessaire d'adopter une approche intégrée permettant d'évaluer simultanément plusieurs dimensions de la fonctionnalité microbienne.** Ainsi, je propose de structurer l'analyse du rôle fonctionnel des communautés microbiennes autour de quatre composantes complémentaires (mais non exhaustives) : (i) la **biomasse microbienne**, (ii) **l'activité microbienne**, (iii) la **structure des communautés**, et (iv) les **interactions biotiques**. Au-delà du 'tryptique' biomasse-activité-structure présenté dans l'Introduction, cette **4ème dimension** issue de l'intégration des résultats dans ce manuscrit apporte une vraie plus-value à notre compréhension des communautés microbiennes en intégrant une **dimension biotique supplémentaire**. L'ensemble de ces dimensions conditionnent ainsi, et conjointement, la manière dont les microorganismes contrôlent la décomposition de la MO et le recyclage des éléments nutritifs. Considérer une seule de ces composantes ne fournit qu'une vision partielle de la fonctionnalité des communautés de décomposeurs face à leurs ressources.

La biomasse microbienne, souvent considérée comme un **indicateur du potentiel métabolique du sol** (Jenkinson & Ladd, 1981), ne prend sens qu'en relation avec son degré d'activité et son organisation interne. Une fraction importante des microorganismes peut en effet se trouver en dormance, ce qui **dissocie partiellement stock et activité effective** (Lennon & Jones, 2011 ; Blagodatskaya & Kuzyakov, 2013). L'activité microbienne, mesurée à travers la respiration ou la production d'enzymes extracellulaires, reflète quant à elle des **flux instantanés** fortement dépendants des conditions environnementales locales et de la disponibilité en substrats du moment (Schimel & Weintraub, 2003 ; Sinsabaugh et al., 2008 ; Davidson & Janssens, 2006). La structure communautaire, révélée par les approches de séquençage haut débit (Fierer et al., 2012 ; Bahram et al., 2018), influence la distribution des fonctions, la **redondance potentielle** et la **plasticité métabolique**. Par ailleurs, le lien entre diversité taxonomique et processus biogéochimiques demeure complexe, en raison de la redondance fonctionnelle selon les fonctions étudiées et de la **flexibilité des traits microbiens** (Allison & Martiny, 2008). De plus, les fonctions observées résultent en réalité d'interactions multiples impliquant microorganismes, plantes et faune du sol (Wardle et al., 2004 ; Bardgett & van der Putten, 2014). Ainsi, les relations plante-sol (van der Heijden et al., 2008), les cascades trophiques (Neher, 2010 ; Trap et al., 2016) ou encore les dynamiques de compétition et de prédation microbienne (Brussaard et al., 2007 ; Crowther et al., 2014) modulent l'accès aux ressources et l'expression des activités enzymatiques. Dans cette perspective, je pense que la décomposition de la MO et le recyclage des nutriments doivent apparaitre comme des **propriétés émergentes** d'un **réseau vivant structuré**, dont la performance dépend simultanément du **capital biologique** disponible, de **sa diversité**, de **son état physiologique** et des **interactions** qui l'organisent (Philippot et al., 2013 ; Delgado-Baquerizo et al., 2020). Adopter une telle vision permet de dépasser l'opposition classique entre approches biogéochimiques et écologiques et d'inscrire l'**écologie microbienne fonctionnelle** dans un cadre systémique, où les flux de carbone et de nutriments sont compris comme l'expression collective d'une organisation '**multi-dimensionnelle**' du vivant.

Les quatre dimensions mentionnées en préambule de cette section de synthèse ne sont pas exhaustives ni indépendantes, et il existe encore certainement beaucoup à faire pour avoir une vision plus holistique en écologie microbienne fonctionnelle. Cela étant dit, je pense qu'adopter **une approche intégrée, et ainsi, essayer d'intégrer différentes pièces du puzzle représentant différentes facettes des communautés microbiennes, devrait constituer un objectif essentiel pour nous autres, écologistes du sol, dans le but de mieux comprendre comment les microorganismes régulent les flux de carbone et de nutriments dans les sols**. J'espère que ce manuscrit d'HDR arrivera à convaincre les lecteurs d'employer de telles approches couplées dans le futur, voire motivera les nouvelles générations de chercheurs à aller encore plus loin dans les idées et les concepts, en incluant bien entendu l'évolution de la méthodologie et les changements de paradigme qui leur sont associés.

## 5.4 Perspectives méthodologiques : isotopie, imagerie et nouvelles approches pour relier mécanismes microbiens et fonctionnement des sols

Au-delà des approches présentées dans ce manuscrit, plusieurs développements méthodologiques récents ouvrent des perspectives majeures pour approfondir l'analyse fonctionnelle des communautés microbiennes et renforcer le lien entre mécanismes microscopiques et dynamiques biogéochimiques. Parmi ces approches, l'utilisation des **traceurs isotopiques stables** constitue un levier particulièrement puissant pour relier directement les flux de matière aux acteurs biologiques impliqués. Les marquages en $^{13}C$, $^{15}N$ ou $^{18}O$ permettent en effet de suivre le devenir des substrats organiques, de quantifier l'incorporation du carbone dans la biomasse microbienne ou d'estimer la croissance microbienne *in situ*, offrant ainsi une lecture dynamique des processus difficilement accessible *via* des approches purement descriptives (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2013 ; Hungate et al., 2015 ; Papp et al., 2018). Couplée aux approches de **DNA-SIP**, **PLFA-SIP** ou **RNA-SIP**, l'isotopie permet également d'identifier les groupes microbiens réellement actifs dans la transformation des ressources, dépassant ainsi la distinction classique entre 'présence' et 'activité' (Radajewski et al., 2000 ; Dumont & Murrell, 2005). Ces approches apparaissent particulièrement prometteuses car elles permettent d'articuler directement biomasse, activité et structure communautaire autour d'un **même signal fonctionnel**, c-a-d le flux de matière. Là où les approches classiques dissocient souvent diversité taxonomique et activité, l'isotopie offre ainsi la possibilité d'observer simultanément 'qui' utilise la ressource, à quelle vitesse, et avec quelles conséquences sur les flux de carbone et d'azote. Je pense que cela constitue ainsi un outil clé pour passer d'une description plutôt statutionelle des communautés à **une compréhension mécaniste et quantitative** de **leur contribution aux processus biogéochimiques**.

Parallèlement, le développement des approches d'**imagerie** à **haute résolution** représente une avancée majeure pour accéder à l'organisation spatiale des microorganismes dans le sol. Les techniques de **microscopie** couplées à l'**hybridation fluorescente**, à la **microscopie confocale** ou à la **microscopie électronique** permettent d'observer la distribution des communautés microbiennes à l'échelle microstructurale, révélant l'importance des hétérogénéités spatiales dans le contrôle des processus biogéochimiques (Vos et al., 2013 ; Nunan et al., 2017). Plus récemment, les approches de type **NanoSIMS** ont ouvert la possibilité de combiner résolution spatiale et information isotopique, permettant de suivre l'in-

-corporation de substrats marqués à l'échelle cellulaire et d'explorer les interactions métaboliques entre microorganismes au sein des microhabitats du sol (Kuzyakov & Blagodatskaya, 2015 ; Pett-Ridge & Weber, 2012 ; Mueller et al., 2013).

D'autres pistes méthodologiques complémentaires se développent également, notamment la **métatranscriptomique** et la **métaprotéomique**, qui permettent d'accéder non seulement au potentiel fonctionnel des communautés mais aussi à l'expression réelle de molécules et/ou de fonctions dans des contextes environnementaux donnés (Moran et al., 2013 ; Prosser, 2015 ; Hall et al., 2018). Je pense également que l'on pourrait intégrer de l'ADN de microorganismes externes comme standard lors de l'amplification par PCR, notamment pour essayer d'avoir une approche semi-quantitative de la diversité. A titre d'exemple, inclure de **l'ADN de bactéries d'Antarctique** ne se trouvant aucunement dans les sols tempérés, permettrait, lors de l'amplification de ces derniers, d'estimer la biomasse des autres taxons au sein de la diversité microbienne au travers d'un **facteur correctif** appliqué entre quantité d'ADN ajouté et biomasse. On pourrait ainsi imaginer que l'intégration de ces approches en 'omiques' couplées avec des analyses biogéochimiques pourrait ouvrir la voie à une écologie microbienne peut-être plus '**mécaniste**', capable d'articuler expression des fonctions et dynamiques des flux.

## 5.5 Vers une meilleure intégration multi-échelles des processus microbiens pour une meilleure prédiction des cycles biogéochimiques

L'une des difficultés majeures de l'écologie microbienne contemporaine réside dans l'articulation des processus observés à **l'échelle microscopique** avec **les dynamiques mesurées à l'échelle des écosystèmes**, voire des biomes. Si les mécanismes cellulaires et les propriétés physiologiques des microorganismes sont de mieux en mieux caractérisés, leur traduction en variables opérationnelles pour comprendre les flux de carbone, d'azote ou de phosphore à grande échelle demeure un **défi scientifique central**. Les modèles de fonctionnement des écosystèmes continuent souvent de représenter les microorganismes comme un **compartiment agrégé**, sans distinction explicite des stratégies fonctionnelles (ou du moins rarement, même en version simplifiée) ou sans prendre en compte clairement les contraintes nutritionnelles qui structurent leur activité. Cette simplification limite la capacité prédictive des modèles face aux changements globaux, notamment lorsqu'il s'agit d'anticiper les réponses des sols aux modifications climatiques, aux changements d'usage des terres ou aux perturbations anthropiques. Dans cette perspective, une meilleure intégration multi-échelles suppose d'expliciter les mécanismes microbiens dans les cadres de modélisation, **en intégrant les traits fonctionnels, les stratégies d'allocation enzymatique et les contraintes stœchiométriques qui régulent l'accès aux ressources à différents niveaux**. L'enjeu est ainsi de passer d'une représentation statique des pools à une description dynamique des flux contrôlés par des communautés microbiennes aux capacités variables. Cela implique également de relier les mesures expérimentales fines issues des approches isotopiques, enzymatiques ou omiques aux paramètres mobilisés dans les modèles biogéochimiques. **Une telle démarche nécessitera un dialogue renforcé entre écologues microbiens, biogéochimistes et modélisateurs afin de construire des cadres conceptuels véritablement intégrateurs.**

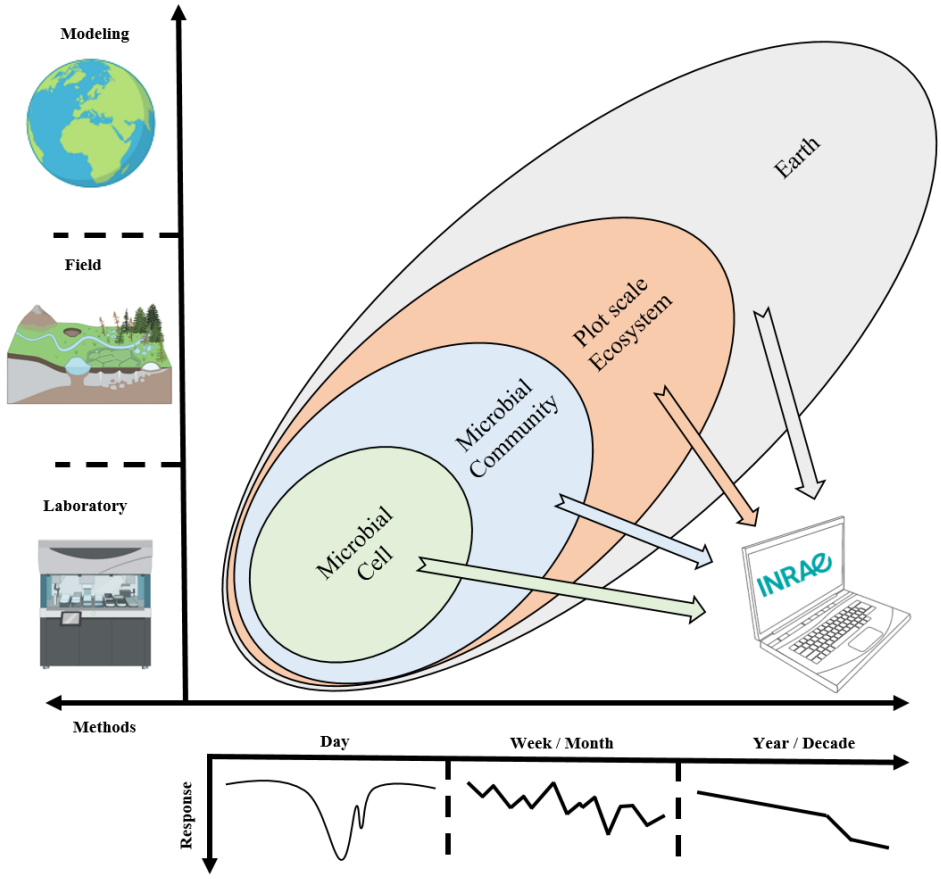



**Figure 96 - Approche multi-échelles des processus microbiens du sol.** Articulation multi-échelles des approches expérimentales et de modélisation, du niveau cellulaire aux écosystèmes et jusqu'à l'échelle globale. Le schéma illustre l'intégration des méthodes de laboratoire, de terrain et de modélisation pour relier les processus microbiens aux dynamiques écosystémiques et aux changements globaux, selon différentes échelles temporelles (du jour à la décennie).

En détails, l'intégration multi-échelles implique de relier plusieurs niveaux d'organisation biologique (**Figure 96**). À **l'échelle cellulaire**, les microorganismes sont soumis à des contraintes énergétiques et élémentaires qui déterminent leur croissance, leur production enzymatique et leur efficience d'utilisation du carbone. À **l'échelle de la communauté**, la distribution des stratégies fonctionnelles, la dominance relative de certains groupes et les interactions biotiques influencent la dynamique collective des processus de décomposition et d'acquisition des nutriments. À **l'échelle de la parcelle ou de l'écosystème**, ces dynamiques biologiques interagissent avec la structure végétale, les propriétés physico-chimiques du sol et les conditions climatiques pour produire des flux mesurables de gaz ou de nutriments. Enfin, à l'**échelle régionale** ou **globale**, l'agrégation de ces processus locaux conditionne les bilans de carbone et potentiellement les rétroactions climatiques. L'enjeu n'est pas de modéliser chaque taxon ou chaque enzyme individuellement, mais d'**identifier** les **propriétés fonctionnelles** dominantes qui gouvernent les flux élémentaires dans un contexte donné. Cette approche, inspirée des cadres développés en écologie fonctionnelle pour la végétation, vise à structurer la diversité microbienne autour de **traits agrégés ou de stratégies écologiques** permettant une intégration réaliste dans les modèles biogéochimiques. À titre d'exemple, la cartographie mondiale des propriétés microbiennes et enzymatiques met en évidence que la **biomasse microbienne, la structure des groupes microbiens** (rapport champignons:bactéries et GP et GN) et les **stratégies d'acquisition des nutriments** présentent des **distributions spatiales** cohérentes à **l'échelle planétaire**, reflétant des **gradients écologiques majeurs** plutôt que de simples variations taxonomiques locales (Smith et al., *in prep*) (**Figure 97**). Cette approche rejoint les travaux récents montrant que la **géographie microbienne globale** est fortement contrainte par le climat, la disponibilité en ressources et les propriétés du sol (Fierer, 2017 ; Delgado-Baquerizo et al., 2018 ; Bahram et al., 2018). Cette représentation globale montre entre autres que les propriétés fonctionnelles liées à l'acquisition C-N-P s'organisent selon des compromis comparables à ceux identifiés à l'échelle locale dans les études expérimentales. Elle souligne aussi que les **traits fonctionnels microbiens** peuvent constituer des **variables intermédiaires pertinentes** pour relier structure des communautés et fonctionnement biogéochimique, dans une logique proche de celle développée en écologie fonctionnelle végétale (Lavorel & Garnier, 2002 ; Krause et al., 2014). En d'autres termes, les principes fonctionnels observés à l'échelle de la parcelle ou de l'expérience contrôlée semblent émerger également à des échelles continentales, suggérant l'existence de **règles générales gouvernant l'organisation des stratégies microbiennes le long des gradients environnementaux**. Cette convergence entre approches locales mécanistes et analyses globales renforce l'idée défendue dans cette HDR que la compréhension des cycles biogéochimiques nécessite une **intégration simultanée de plusieurs dimensions des communautés microbiennes**. Il est important de noter cependant que les patrons spatiaux globaux ne remplacent pas l'expérimentation locale, mais offrent un cadre puissant pour tester la généricité des mécanismes identifiés à petite échelle, et également pour identifier les propriétés fonctionnelles réellement prédictives des flux biogéochimiques à larges échelles. Bien entendu, cela reste une simplification de la réalité. Cette articulation entre observations fines et synthèses globales répond cependant à un besoin croissant de **modélisation** des flux et des stocks au sein des écosystèmes, où l'**intégration explicite** des **stratégies microbiennes** doit être reconnue comme un élément clé pour améliorer la représentation des processus de **décomposition** et de **stabilisation du carbone** (Wieder et al., 2013 ; Bradford et al., 2016 ; Sulman et al., 2018).

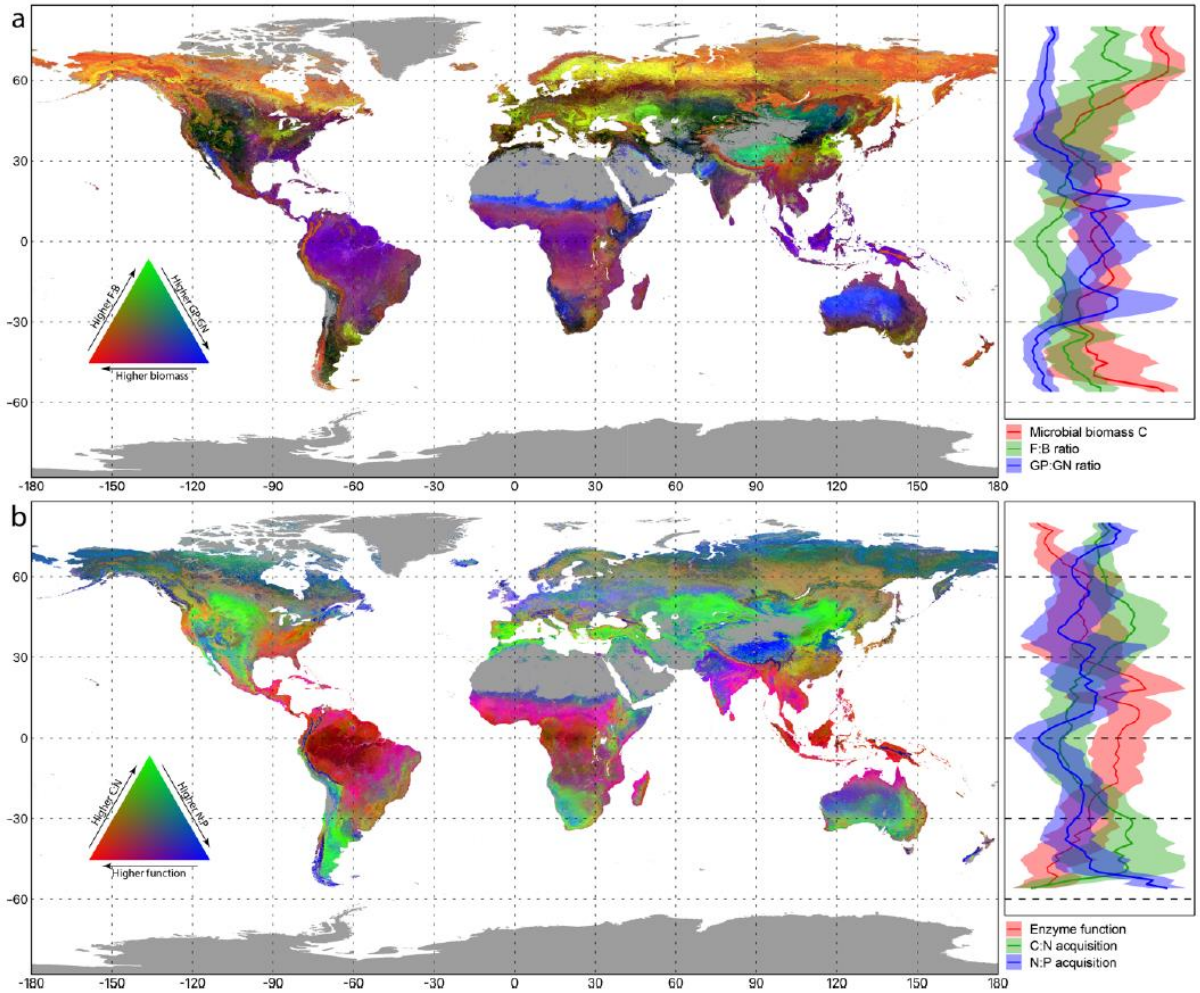



**Figure 97 - Distribution globale des communautés microbiennes et du fonctionnement enzymatique associé.** (**a**) Cartographie mondiale de trois indicateurs décrivant la structure des communautés microbiennes : la biomasse microbienne (rouge), le ratio champignons sur bactéries (vert) et le ratio Gram+ sur Gram- (bleu) ; ou (**b**) les stratégies d'acquisition de ressources : enzymes totales (rouge), la capacité d'acquisition du carbone par rapport à l'azote (vert), et de l'azote par rapport au phosphore (bleu). Les pannels latéraux représentent les tendances moyennes le long des gradients latitudinaux. La figure illustre la variabilité spatiale globale des stratégies microbiennes et met en évidence que la structure et le fonctionnement des communautés varient fortement selon les contextes bioclimatiques et édaphiques. Figure tirée de Smith et al., *in prep*.

La **dimension temporelle** constitue aussi un élément central de cette montée en échelle. Les communautés microbiennes ne sont **pas statiques** : elles évoluent au cours de la décomposition des litières, répondent aux variations saisonnières et sont soumises à l'influence d'effets de perturbations répétées telles que les sécheresses ou les apports nutritifs. Ces dynamiques modulent les fonctions du sol à court terme, en influençant directement les flux de carbone et de nutriments, mais elles conditionnent également les trajectoires biogéochimiques à beaucoup plus long terme. Comme discuté dans l'**Axe 4**, l'accumulation d'ajustements physiologiques et communautaires peut conduire à des réorganisations durables du système, affectant la stabilisation de la MO, la formation de nécromasse microbienne ou encore la capacité du sol à amortir les contraintes environnementales**. Intégrer explicitement ces trajectoires temporelles est donc indispensable pour relier réponses immédiates, transitions progressives et éventuels basculements fonctionnels dans les cycles biogéochimiques.**

Dans ce contexte, l'intégration **multi-échelles** ne consiste pas à simplifier ou à diluer la complexité locale, mais à identifier des **variables fonctionnelles robustes** capables de relier les stratégies microbiennes au fonctionnement des écosystèmes. L'enjeu est de construire un cadre conceptuel permettant de faire le lien entre **mécanismes physiologiques**, **organisation** des **communautés** et **dynamiques biogéochimiques** à grande échelle, afin d'améliorer la représentation des microorganismes dans les modèles prédictifs. Une telle approche apparaît essentielle pour renforcer la capacité prédictive de l'écologie microbienne face aux changements environnementaux.

En conclusion, **l'écologie microbienne fonctionnelle** s'affirme comme une discipline charnière à l'interface entre **microbiologie fondamentale** et **fonctionnement des écosystèmes terrestres**. Elle ne se limite pas à décrire la diversité microbienne, mais vise à structurer cette diversité de manière opérationnelle, en identifiant les **stratégies** et les **traits** susceptibles d'expliquer les variations de fonctionnement des sols. L'ensemble des travaux présentés dans ce manuscrit s'inscrit dans cette ambition : dépasser une vision descriptive des communautés microbiennes pour proposer une **lecture intégrée reliant biomasse, diversité, activité et interactions biotiques**. Cette approche couplée met en évidence que le fonctionnement des sols ne résulte pas uniquement de la présence de microorganismes, mais de l'organisation collective d'un système vivant et structuré par les ressources, les propriétés édaphiques et les pressions environnementales. Au-delà des résultats spécifiques présentés dans chaque axe, ce manuscrit propose ainsi un cadre conceptuel visant à replacer les microorganismes au cœur des modèles de fonctionnement des sols. A vous lecteurs, je vous remercie de votre patience et j'espère vous avoir convaincus de l'utilité de **l'écologie microbienne fonctionnelle** dans vos propres champs d'investigations respectifs, et si besoin était, je serais ravi d'en discuter, conseiller, ou débattre des limitations et des prochaines étapes pour continuer à améliorer notre vision collective de cette thématique.

## 5.6 Bibliographie de la Partie 5


Aerts, R. (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos*, 439–449.

Allison, S. D., & Martiny, J. B. (2008). Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*, 11512–11519.

Bahram, M., Hildebrand, F., Forslund, S. K., Anderson, J. L., Soudzilovskaia, N. A., Bodegom, P. M., Bengtsson-Palme, J., Anslan, S., Coelho, L. P., Harend, H., Huerta-Cepas, J., Medema, M. H., Maltz, M. R., Mundra, S., Olsson, P. A., Pent, M., Põlme, S., Sunagawa, S., Ryberg, M., … Bork, P. (2018). Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature*, *560*(7717), 233–237. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0386-6

Bardgett, R. D., & van der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, *515*(7528), 505–511. https://doi.org/10.1038/nature13855

Berg, B., & McClaugherty, C. (2013). *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Springer Science & Business Media.

Bernard, L., Basile-Doelsch, I., Derrien, D., Fanin, N., Fontaine, S., Guenet, B., Karimi, B., Marsden, C., & Maron, P.-A. (2022). Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. *Functional Ecology*, *36*(6), 1355–1377. https://doi.org/10.1111/1365-2435.14038

Blagodatskaya, E., & Kuzyakov, Y. (2013). Active microorganisms in soil: Critical review of estimation criteria and approaches. *Soil Biology and Biochemistry*, *67*, 192–211. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.08.024

Blagodatskaya, E., & Kuzyakov, Y. (2008). Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: Critical review. *Biology and Fertility of Soils*, *45*(2), 115–131. https://doi.org/10.1007/s00374-008-0334-y

Bourget, M. Y., Fanin, N., Fromin, N., Hättenschwiler, S., Roumet, C., Shihan, A., Huys, R., Sauvadet, M., & Freschet, G. T. (2023). Plant litter chemistry drives long-lasting changes in the catabolic capacities of soil microbial communities. *Functional Ecology*, *37*(7), 2014–2028. https://doi.org/10.1111/1365-2435.14379

Bradford, M. A., Wieder, W. R., Bonan, G. B., Fierer, N., Raymond, P. A., & Crowther, T. W. (2016). Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. *Nature Climate Change*, *6*(8), 751–758. https://doi.org/10.1038/nclimate3071

Brussaard, L., de Ruiter, P. C., & Brown, G. G. (2007). Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agriculture, Ecosystems & Environment, Biodiversity in Agricultural Landscapes: Investing without Losing Interest*, *121*(3), 233–244. https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.013

Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., Hobbie, S. E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H. M., Santiago, L. S., Wardle, D. A., Wright, I. J., Aerts, R., Allison, S. D., Van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., … Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, *11*(10), 1065–1071. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x

Crowther, T. W., Maynard, D. S., Crowther, T. R., Peccia, J., Smith, J. R., & Bradford, M. A. (2014). Untangling the fungal niche: The trait-based approach. *Frontiers in Microbiology*, *5*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00579

Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, *440*(7081), 165–173. https://doi.org/10.1038/nature04514

Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Reich, P. B., Jeffries, T. C., Gaitan, J. J., Encinar, D., Berdugo, M., Campbell, C. D., & Singh, B. K. (2016). Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, *7*(1), 10541. https://doi.org/10.1038/ncomms10541

Delgado-Baquerizo, M., Oliverio, A. M., Brewer, T. E., Benavent-González, A., Eldridge, D. J., Bardgett, R. D., Maestre, F. T., Singh, B. K., & Fierer, N. (2018). A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science*, *359*(6373), 320–325. https://doi.org/10.1126/science.aap9516

Delgado-Baquerizo, M., Reich, P. B., Trivedi, C., Eldridge, D. J., Abades, S., Alfaro, F. D., Bastida, F., Berhe, A. A., Cutler, N. A., Gallardo, A., García-Velázquez, L., Hart, S. C., Hayes, P. E., He, J.-Z., Hseu, Z.-Y., Hu, H.-W., Kirchmair, M., Neuhauser, S., Pérez, C. A., … Singh, B. K. (2020). Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature Ecology & Evolution*, *4*(2), 210–220. https://doi.org/10.1038/s41559-019-1084-y

Du, L., Bol, R., Tu, C., Sun, X., Luo, R., Liu, Q., Luo, L., Zhan, J., Yin, C., Zhu, B., Pang, X., & Fanin, N. (2025). Micro-Faunal and Edaphic Controls on Microbial Carbon Cycling Across Primary and Secondary Successional Trajectories. *Global Change Biology*, *31*(12), e70642. https://doi.org/10.1111/gcb.70642

Dumont, M. G., & Murrell, J. C. (2005). Stable isotope probing—Linking microbial identity to function. *Nature Reviews Microbiology*, *3*(6), 499–504. https://doi.org/10.1038/nrmicro1162

Elser, J. J., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Ngai, J. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B., & Smith, J. E. (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, *10*(12), 1135–1142. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x

Fanin, N., & Bertrand, I. (2016). 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. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.007

Fanin, N., Bezaud, S., Sarneel, J. M., Cecchini, S., Nicolas, M., & Augusto, L. (2020). Relative Importance of Climate, Soil and Plant Functional Traits During the Early Decomposition Stage of Standardized Litter. *Ecosystems*, *23*(5), 1004–1018. https://doi.org/10.1007/s10021-019-00452-z

Fanin, N., Clemmensen, K. E., Lindahl, B. D., Farrell, M., Nilsson, M.-C., Gundale, M. J., Kardol, P., & Wardle, D. A. (2022). Ericoid shrubs shape fungal communities and suppress organic matter decomposition in boreal forests. *New Phytologist*, *236*(2), 684–697. https://doi.org/10.1111/nph.18353

Fanin, N., Fromin, N., Barantal, S., & Hättenschwiler, S. (2017). Stoichiometric plasticity of microbial communities is similar between litter and soil in a tropical rainforest. *Scientific Reports*, *7*(1), 12498. https://doi.org/10.1038/s41598-017-12609-8

Fanin, N., Fromin, N., & Bertrand, I. (2016). Functional breadth and home-field advantage generate functional differences among soil microbial decomposers. *Ecology*, *97*(4), 1023–1037. https://doi.org/10.1890/15-1263.1

Fanin, N., Fromin, N., Buatois, B., & Hättenschwiler, S. (2013). An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter–microbe system. *Ecology Letters*, *16*(6), 764–772. https://doi.org/10.1111/ele.12108

Fanin, N., Hättenschwiler, S., Chavez Soria, P. F., & Fromin, N. (2016). (A)synchronous Availabilities of N and P Regulate the Activity and Structure of the Microbial Decomposer Community. *Frontiers in Microbiology*, *6*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01507

Fanin, N., Hättenschwiler, S., & Fromin, N. (2014). Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. *Plant and Soil*, *379*(1), 79–91. https://doi.org/10.1007/s11104-014-2051-7

Fanin, N., Hättenschwiler, S., Schimann, H., & Fromin, N. (2015). Interactive effects of C, N and P fertilization on soil microbial community structure and function in an Amazonian rain forest. *Functional Ecology*, *29*(1), 140–150. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12329

Fanin, N., Kardol, P., Farrell, M., Kempel, A., Ciobanu, M., Nilsson, M.-C., Gundale, M. J., & Wardle, D. A. (2019). Effects of plant functional group removal on structure and function of soil communities across contrasting ecosystems. *Ecology Letters*, *22*(7), 1095–1103. https://doi.org/10.1111/ele.13266

Fanin, N., Moorhead, D., & Bertrand, I. (2016). Eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors reveal differential C, N, P dynamics in decaying litter along a land-use gradient. *Biogeochemistry*, *129*(1), 21–36. https://doi.org/10.1007/s10533-016-0217-5

Fierer, N. (2017). Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, *15*(10), 579–590. https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87

Fierer, N., Bradford, M. A., & Jackson, R. B. (2007). Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology*, *88*(6), 1354–1364.

Fierer, N., Leff, J. W., Adams, B. J., Nielsen, U. N., Bates, S. T., Lauber, C. L., Owens, S., Gilbert, J. A., Wall, D. H., & Caporaso, J. G. (2012). Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(52), 21390–21395. https://doi.org/10.1073/pnas.1215210110

Fontaine, S., Barot, S., Barré, P., Bdioui, N., Mary, B., & Rumpel, C. (2007). Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, *450*(7167), 277–280. https://doi.org/10.1038/nature06275

Freschet, G. T., Aerts, R., & Cornelissen, J. H. C. (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. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01943.x

Hall, E. K., Bernhardt, E. S., Bier, R. L., Bradford, M. A., Boot, C. M., Cotner, J. B., del Giorgio, P. A., Evans, S. E., Graham, E. B., Jones, S. E., Lennon, J. T., Locey, K. J., Nemergut, D., Osborne, B. B., Rocca, J. D., Schimel, J. P., Waldrop, M. P., & Wallenstein, M. D. (2018). Understanding how microbiomes influence the systems they inhabit. *Nature Microbiology*, *3*, 977–982. https://doi.org/10.1038/s41564-018-0201-z

Hättenschwiler, S., Coq, S., Barantal, S., & Handa, I. T. (2011). Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: Revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. *New Phytologist*, *189*(4), 950–965. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03483.x

Hungate, B. A., Mau, R. L., Schwartz, E., Caporaso, J. G., Dijkstra, P., van Gestel, N., Koch, B. J., Liu, C. M., McHugh, T. A., Marks, J. C., Morrissey, E. M., & Price, L. B. (2015). Quantitative Microbial Ecology through Stable Isotope Probing. *Applied and Environmental Microbiology*, *81*(21), 7570–7581. https://doi.org/10.1128/AEM.02280-15

Jenkinson, D. S., & Ladd, J. N. (1981). Microbial biomass in soil: Measurement and turnover. In *Soil Biochemistry*. CRC Press.

Krause, S., Le Roux, X., Niklaus, P. A., Van Bodegom, P. M., Lennon, J. T., Bertilsson, S., Grossart, H.-P., Philippot, L., & Bodelier, P. L. E. (2014). Trait-based approaches for understanding microbial biodiversity and ecosystem functioning. *Frontiers in Microbiology*, *5*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00251

Kuzyakov, Y., & Blagodatskaya, E. (2015). Microbial hotspots and hot moments in soil: Concept & review. *Soil Biology and Biochemistry*, *83*, 184–199. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.025

Kuzyakov, Y., Friedel, J. K., & Stahr, K. (2000). Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry*, *32*(11), 1485–1498. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00084-5

Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, *16*(5), 545–556. https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x

Lembrechts, J. J., Aalto, J., Ashcroft, M. B., De Frenne, P., Kopecký, M., Lenoir, J., Luoto, M., Maclean, I. M. D., Roupsard, O., Fuentes-Lillo, E., García, R. A., Pellissier, L., Pitteloud, C., Alatalo, J. M., Smith, S. W., Björk, R. G., Muffler, L., Ratier Backes, A., Cesarz, S., … Nijs, I. (2020). SoilTemp: A global database of near-surface temperature. *Global Change Biology*, *26*(11), 6616–6629. https://doi.org/10.1111/gcb.15123

Lennon, J. T., & Jones, S. E. (2011). Microbial seed banks: The ecological and evolutionary implications of dormancy. *Nature Reviews Microbiology*, *9*(2), 119–130. https://doi.org/10.1038/nrmicro2504

Li, B., Li, Y., Fanin, N., Han, X., Du, X., Liu, H., Li, Y., & Li, Q. (2022). Adaptation of soil micro-food web to elemental limitation: Evidence from the forest-steppe ecotone. *Soil Biology and Biochemistry*, *170*, 108698. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108698

Li, B., Li, Y., Fanin, N., Veen, G. F., Han, X., Du, X., Li, Y., Sun, Y., & Li, Q. (2023). Stoichiometric imbalances between soil microorganisms and their resources regulate litter decomposition. *Functional Ecology*, *37*(12), 3136–3149. https://doi.org/10.1111/1365-2435.14459

Louca, S., Polz, M. F., Mazel, F., Albright, M. B. N., Huber, J. A., O'Connor, M. I., Ackermann, M., Hahn, A. S., Srivastava, D. S., Crowe, S. A., Doebeli, M., & Parfrey, L. W. (2018). Function and functional redundancy in microbial systems. *Nature Ecology & Evolution*, *2*(6), 936–943. https://doi.org/10.1038/s41559-018-0519-1

Manzoni, S., Trofymow, J. A., Jackson, R. B., & Porporato, A. (2010). Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs*, *80*(1), 89–106. https://doi.org/10.1890/09-0179.1

Melillo, J. M., Aber, J. D., & Muratore, J. F. (1982). Nitrogen and Lignin Control of Hardwood Leaf Litter Decomposition Dynamics. *Ecology*, *63*(3), 621–626. https://doi.org/10.2307/1936780

Mooshammer, M., Wanek, W., Zechmeister-Boltenstern, S., & Richter, A. A. (2014). Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: Mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, *5*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00022

Moran, M. A., Satinsky, B., Gifford, S. M., Luo, H., Rivers, A., Chan, L.-K., Meng, J., Durham, B. P., Shen, C., Varaljay, V. A., Smith, C. B., Yager, P. L., & Hopkinson, B. M. (2013). Sizing up metatranscriptomics. *The ISME Journal*, *7*(2), 237–243. https://doi.org/10.1038/ismej.2012.94

Mueller, C. W., Weber, P. K., Kilburn, M. R., Hoeschen, C., Kleber, M., & Pett-Ridge, J. (2013). Chapter One - Advances in the Analysis of Biogeochemical Interfaces: NanoSIMS to Investigate Soil Microenvironments. In D. L. Sparks (Ed.), *Advances in Agronomy* (Vol. 121, pp. 1–46). Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407685-3.00001-3

Neher, D. A. (2010). Ecology of Plant and Free-Living Nematodes in Natural and Agricultural Soil. *Annual Review of Phytopathology*, *48*(Volume 48, 2010), 371–394. https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-073009-114439

Nielsen, U. N., Ayres, E., Wall, D. H., & Bardgett, R. D. (2011). Soil biodiversity and carbon cycling: A review and synthesis of studies examining diversity–function relationships. *European Journal of Soil Science*, *62*(1), 105–116. https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01314.x

Papp, K., Mau, R. L., Hayer, M., Koch, B. J., Hungate, B. A., & Schwartz, E. (2018). Quantitative stable isotope probing with H2 18O reveals that most bacterial taxa in soil synthesize new ribosomal RNA. *The ISME Journal*, *12*(12), 3043–3045. https://doi.org/10.1038/s41396-018-0233-7

Pett-Ridge, J., & Weber, P. K. (2012). NanoSIP: NanoSIMS Applications for Microbial Biology. In A. Navid (Ed.), *Microbial Systems Biology: Methods and Protocols* (pp. 375–408). Humana Press. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-827-6_13

Philippot, L., Spor, A., Hénault, C., Bru, D., Bizouard, F., Jones, C. M., Sarr, A., & Maron, P.-A. (2013). Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. *The ISME Journal*, *7*(8), 1609–1619. https://doi.org/10.1038/ismej.2013.34

Prosser, J. I. (2015). Dispersing misconceptions and identifying opportunities for the use of "omics" in soil microbial ecology. *Nature Reviews Microbiology*, *13*(7), 439–446. https://doi.org/10.1038/nrmicro3468

Radajewski, S., Ineson, P., Parekh, N. R., & Murrell, J. C. (2000). Stable-isotope probing as a tool in microbial ecology. *Nature*, *403*(6770), 646–649. https://doi.org/10.1038/35001054

Schimel, J. P., & Weintraub, M. N. (2003). The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: A theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry*, *35*(4), 549–563. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00015-4

Sinsabaugh, R. L., Lauber, C. L., Weintraub, M. N., Ahmed, B., Allison, S. D., Crenshaw, C., Contosta, A. R., Cusack, D., Frey, S., Gallo, M. E., Gartner, T. B., Hobbie, S. E., Holland, K., Keeler, B. L., Powers, J. S., Stursova, M., Takacs-Vesbach, C., Waldrop, M. P., Wallenstein, M. D., … Zeglin, L. H. (2008). Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, *11*(11), 1252–1264. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01245.x

Strickland, M. S., Osburn, E., Lauber, C., Fierer, N., & Bradford, M. A. (2009). Litter quality is in the eye of the beholder: Initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology*, *23*(3), 627–636. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01515.x

Sulman, B. N., Moore, J. A. M., Abramoff, R., Averill, C., Kivlin, S., Georgiou, K., Sridhar, B., Hartman, M. D., Wang, G., Wieder, W. R., Bradford, M. A., Luo, Y., Mayes, M. A., Morrison, E., Riley, W. J., Salazar, A., Schimel, J. P., Tang, J., & Classen, A. T. (2018). Multiple models and experiments underscore large uncertainty in soil carbon dynamics. *Biogeochemistry*, *141*(2), 109–123. https://doi.org/10.1007/s10533-018-0509-z

Torsvik, V., & Øvreås, L. (2002). Microbial diversity and function in soil: From genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology*, *5*(3), 240–245. https://doi.org/10.1016/S1369-5274(02)00324-7

Trap, J., Bonkowski, M., Plassard, C., Villenave, C., & Blanchart, E. (2016). Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil*, *398*(1), 1–24. https://doi.org/10.1007/s11104-015-2671-6

Van Der Heijden, M. G. A., Bardgett, R. D., & Van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, *11*(3), 296–310. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x

Vos, M., Wolf, A. B., Jennings, S. J., & Kowalchuk, G. A. (2013). Micro-scale determinants of bacterial diversity in soil. *FEMS Microbiology Reviews*, *37*(6), 936–954. https://doi.org/10.1111/1574-6976.12023

Wang, L., Liu, Z., Bres, C., Jin, G., & Fanin, N. (2024). Coniferous Tree Species Identity and Leaf Aging Alter the Composition of Phyllosphere Communities Through Changes in Leaf Traits. *Microbial Ecology*, *87*(1), 126. https://doi.org/10.1007/s00248-024-02440-w

Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., van der Putten, W. H., & Wall, D. H. (2004). Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science*, *304*(5677), 1629–1633. https://doi.org/10.1126/science.1094875

Wieder, W. R., Bonan, G. B., & Allison, S. D. (2013). Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes. *Nature Climate Change*, *3*(10), 909–912. https://doi.org/10.1038/nclimate1951

Zhu, M., Fanin, N., Wang, Q., Xu, Z., Liang, S., Ye, J., Lin, F., Yuan, Z., Mao, Z., Wang, X., & Hao, Z. (2024). High functional breadth of microbial communities decreases home-field advantage of litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, *188*, 109232. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2023.109232

# 6. Projet professionnel : passé, présent et futur

*« Comme les aurores boréales, certaines vérités*
*n'apparaissent qu'à ceux qui acceptent la nuit. »*

*Les aurores boréales ne sont visibles que dans l'obscurité. De la même manière, certaines vérités, compréhensions ou prises de conscience n'apparaissent que lorsque l'on traverse des périodes difficiles, incertaines ou moins lumineuses.



Aurores boréales se reflétant dans les eaux calmes d'un lac nordique, où la lumière céleste semble prolonger la nuit jusqu'à l'horizon. Nous étions juste tous les deux dans le nord sans les enfants **Photo: N. Fanin**.

# 6. Projet professionnel : passé, présent et futur

**6. PROJET PROFESSIONNEL ..... 314**

6.1. PROJET PROFESSIONNEL ET DEVELOPPEMENT SCIENTIFIQUE ..... 314

*6.1.1. Structuration scientifique et leadership au sein de l'unité ..... 314*

*6.1.2. Développement d'un laboratoire en écologie microbienne fonctionnelle ..... 315*

*6.1.3. Formation et encadrement de jeunes chercheurs ..... 316*

6.2. DEVELOPPEMENT D'UN RESEAU DU LOCAL AU NATIONAL ..... 319

*6.2.1. Développement et consolidation des collaborations nationales ..... 319*

*6.2.2. Développement et consolidation des collaborations internationales ..... 321*

6.3. CONTRIBUTION AUX ENJEUX SOCIETAUX ET VISION A LONG TERME ..... 325

6.4 CONCLUSIONS GENERALES ..... 326

# Habilitation à diriger des Recherches

# 6. Projet professionnel : passé, présent et futur

# 6. Projet professionnel

## 6.1. Projet professionnel et développement scientifique

### 6.1.1. Structuration scientifique et leadership au sein de l'unité

Mon projet professionnel s'inscrit dans une trajectoire de structuration scientifique visant à renforcer durablement la place **de l'écologie microbienne fonctionnelle au sein de l'unité ISPA** et, plus largement, à positionner cette thématique comme un axe central reliant écologie, biogéochimie et fonctionnement des écosystèmes. J'ai eu l'occasion de travailler étroitement avec **Laurent Augusto** et **Mark Bakker** que je considère comme les personnes m'ayant permis de m'épanouir lors de mon arrivée à ISPA. Entre autres, j'ai collaboré avec **Pierre Trichet** pour la partie gestion forestière, **Pietro Barberi** et **Lionel Jordan-Meille** sur l'agroforesterie dans le cadre de la thèse d'**Alois Fournier**, et également avec les collègues sur la partie éléments traces comme **Noémie Janot**, **Laurence Denaix**, **Jean-Yves Cornu** dans le cadre de la thèse de **Frédéric Ouedraogo**. L'enjeu global sur l'aspect collectif de ces dernières années a été de construire un **cadre scientifique partagé**, dans lequel les **approches microbiologiques** ne sont plus isolées mais pleinement intégrées aux questions de fonctionnement des agroécosystèmes et des écosystèmes naturels et cultivés. C'est pour cela que je remercie tous les collègues de m'avoir accepté et de s'être intéressé à ces approches, c'est à la fois un véritable plaisir de partager du temps avec vous et une reconnaissance pour mon travail. J'ai également collaboré en inter-équipe, comme par exemple avec **Lisa Wingate** (équipe Ecofun) dans le cadre de projets portant sur les mycorhizes. Par ailleurs, depuis mon arrivée dans l'unité, mon implication ne s'est pas limitée à la conduite de projets individuels, mais s'est progressivement orientée vers la construction d'une dynamique collective, fondée sur des questionnements écologiques intégratifs. Cette orientation a conduit à un investissement croissant dans l'animation scientifique et dans le collectif, notamment pour ce qui concerne l'animation au laboratoire. Dans cette dynamique, j'ai accepté de co-piloter depuis 2021 aux côtés de **Noémie Janot**, le **Thème 1 Sol** du laboratoire ISPA consacré '***aux déterminants de la dynamique de la disponibilité des éléments minéraux dans les sols***'. Cette responsabilité s'inscrit dans une logique d'animation scientifique visant à renforcer les interactions et à favoriser l'émergence de projets collectifs autour des sols. Ce thème rassemble une quinzaine de chercheurs ainsi qu'un ensemble d'ingénieurs, techniciens et non-permanents, et constitue un cadre structurant pour développer des échanges scientifiques et initier de nouvelles collaborations. Ce besoin de développer un espace de convergence scientifique où se rencontrent approches biogéochimiques, écologie des communautés et sciences du sol a également été reprise avec Cécile Brès au sein des réunions d'équipes sous le nom tout d'abord de **ForestGump** puis de **B2P** (**BioNet Projects & Progress**). Ici, mon rôle consiste à favoriser les échanges, l'animation et l'émergence de projets transversaux capables de relier les différentes thématiques des chercheurs de l'équipe en essayant d'informer et de motiver sur la co-construction de projet. Cette position me permet progressivement de jouer un nouveau rôle en essayant de définir des grandes questions de recherches communes au sein de l'équipe. Par ailleurs, je remercie **Mark Bakker** de m'avoir soutenu dans tous mes projets initiés qu'ils soient scientifiques ou collectifs.

La prise de responsabilité en tant que co-leader de l'équipe BIONET au côté de **Cécile Brès**, à partir de 2027, s'inscrit pleinement dans cette trajectoire. Elle représente un changement important au niveau de mon stade de carrière, passant d'un rôle principalement centré sur la construction de projets et l'animation scientifique à une responsabilité plus large **d'accompagnement collectif**. Au-delà du pilotage scientifique, cette fonction implique de veiller à la cohérence des trajectoires individuelles et collectives, en créant un environnement favorable à **l'épanouissement et à la progression de tous les personnels de l'équipe BioNet**. En assumant cette responsabilité, je suis heureux de pouvoir concrètement passer plus de temps sur **l'animation**, le tout en continuant à veiller à maintenir la bienveillance et la bonne humeur générale qui règne au sein de notre équipe. En parallèle, l'objectif sera également de continuer à développer une **stratégie scientifique** capable d'articuler les compétences existantes, **d'intégrer de nouveaux membres de l'équipe** et de favoriser l'émergence de projets innovants à l'interface entre biogéochimie et gestion des écosystèmes, bien entendu en incluant la sensibilité de chacun depuis l'agricole vers le forestier (ce qui n'est pas une mince affaire, mais cette diversité fait aussi la force de notre équipe).

### 6.1.2. Développement d'un laboratoire en écologie microbienne fonctionnelle

Une composante centrale de mon projet scientifique repose sur la construction progressive d'un **laboratoire** dédié à l'**écologie microbienne fonctionnelle** (incluant un laboratoire de biogéochimie et un laboratoire sur les molécules organiques), conçu comme un espace capable de proposer et mettre en œuvre des **approches biogéochimiques et fonctionnelles** pour analyser les processus microbiens. Ce développement répond à une nécessité scientifique clairement identifiée au cours de mes travaux : disposer d'**outils analytiques** capables de relier directement qualité des ressources et mécanismes microbiens impliqués dans les cycles biogéochimiques. L'objectif n'est pas uniquement de développer des capacités techniques supplémentaires, mais de structurer un environnement scientifique permettant d'aborder les questions en écologie microbienne dans une **perspective intégrative** et ainsi fournir un panel d'outils disponibles aux étudiants et aux collègues intéressés.

La mise en place de ce laboratoire s'est appuyée sur une dynamique collective, fondée sur la mutualisation des compétences et la structuration progressive d'un pôle en écologie microbienne et le soutien de ma direction. L'appui de **Sylvie Milin**, ingénieure, a joué un rôle déterminant dans cette phase de construction, en contribuant à la standardisation des protocoles expérimentaux que j'ai importé de mes post-docs à Reims et en Suède. Ce travail a permis de passer d'approches ponctuelles à une véritable capacité expérimentale structurée, capable de soutenir certains projets de recherche et de garantir la reproductibilité des analyses. En plus de cela, notre savoir-faire a été labelisé en 2026 avec une **déclaration d'invention** portant sur les **activités enzymatiques par fluorométrie**, méthode pour laquelle nous avons grandement optimisé la méthode existante. Ainsi, des laboratoires extérieurs comme Labocea et Qualyse ont requis une formation pour transmettre ce savoir-faire, preuve du travail de grande qualité développé au sein du laboratoire ISPA. L'arrivée de **Debora Milan** en tant que technicienne (et je l'espère future ingénieure) constitue également une étape clé dans cette évolution de nos laboratoires. Elle ouvre la possibilité de développer de manière plus ambitieuse l'analyse des **molécules organiques.** Ce renforcement technique permettra entre autres d'élargir

le spectre des analyses réalisées sur les mycorhizes tout en favorisant la mise en œuvre de nouveaux protocoles expérimentaux portant sur les biomarqueurs de microorganismes comme la chitine, l'ergostérol, ou encore de la nécromasse microbienne (comme l'acide muramique ou le N-acetyl-glucosamine sur **HPLC**). Cette montée en gamme représente un levier essentiel pour explorer des questions plus complexes relatives aux mécanismes de décomposition, à la stabilisation du carbone et aux interactions entre ressources et microorganismes. Nous envisageons également un **GC-FID** dans le but d'analyser les phospholipides microbiens et d'augmenter notre pannel analytique pour caractériser séparément biomasse de bactéries et de champignons.

Au-delà des aspects techniques, le développement de ce laboratoire s'inscrit dans une stratégie scientifique plus large visant à créer un espace fédérateur autour de l'écologie microbienne fonctionnelle au sein de l'unité ISPA et même localement à l'échelle du centre de la grande Ferrade à Bordeaux. En plus de constituer un support majeur pour la formation de masters, doctorants et postdoctorants, ce laboratoire est pensé comme un outil collectif, capable d'accompagner les projets portés par différents chercheurs et de renforcer les collaborations internes et externes. En particulier, nous avons reçu des étudiants extérieurs, notamment des laboratoires SAVE et ISVV comme par exemple **Anne Janouaix** qui s'est intéressée et appropriée nos méthodes dans le cadre de sa question de recherche portant sur l'agroforesterie en viticulture. De la même manière le laboratoire SAVE et même l'Université de Poitiers vont envoyer leurs thésards chez nous pour se former et acquérir des données sur les activités microbiennes du sol en lien à nos travaux de recherche. En conclusion, je suis très fier d'avoir œuvré activement à développer notre laboratoire en écologie microbienne à ISPA en lien aux collègues scientifiques, ITA et étudiants sans qui tout cela n'aurait pas été possible. Je pense qu'il est nécessaire de maintenir ce **fonctionnement collectif** au sein des unités, où la mise en place de méthodes d'analyses accompagne la construction d'une vision scientifique collective de long terme (et ainsi ne pas toujours vouloir tout externaliser sur des plateformes).

### 6.1.3. Formation et encadrement de jeunes chercheurs

Le développement scientifique que je porte s'appuie fortement sur la **formation et l'encadrement de jeunes chercheurs**, que je considère à la fois comme un plaisir et une nécessité pour structurer une dynamique scientifique en écologie microbienne. Depuis le début de mon parcours, incluant mes années au CNRS, j'ai contribué à la formation d'une trentaine d'étudiants de niveaux variés - BTS, licences, écoles d'ingénieurs, masters, doctorants et post-doctorants - (cf. **partie CV**) avec une implication allant de l'encadrement principal au co-encadrement, ou à un accompagnement scientifique ciblé. Cette diversité d'encadrements témoigne d'une volonté constante de transmettre mes compétences expérimentales et conceptuelles autour du fonctionnement biologique des sols. De manière plus importante, **je prends beaucoup plus de plaisir à voir les étudiants réussir** que de moi-même publier un nouveau papier scientifique. J'espère que cela se ressent au quotidien, et je pense que j'essaie de faire de mon mieux pour être bienveillant et motiver les jeunes à travailler en écologie du sol, même si je sais que cette discipline peut paraitre obscure au premier abord.

Par ailleurs, les encadrements doctoraux auxquels j'ai contribué ont joué un rôle structurant dans la consolidation des axes scientifiques présentés dans cette HDR, qu'il s'agisse des interactions plante-sol, du rôle du sous-bois, des processus de décomposition ou des réponses microbiennes aux contraintes environnementales. Je ne considère pas l'encadrement comme une relation unidirectionnelle où le superviseur transmettrait un savoir, mais plutôt comme un **processus réciproque** d'**apprentissage** et de **co-construction scientifique**. Chaque projet doctoral a été l'occasion d'affiner mes propres idées et d'approfondir des thématiques que je n'aurais sans doute pas explorées avec la même intensité seul. J'ai également appris à adapter mon encadrement aux profils, aux rythmes et aux aspirations de chacun. L'encadrement de post-doctorants a constitué une autre étape complémentaire dans cette trajectoire. L'**autonomie** plus marquée à ce stade implique un positionnement un peu différent, davantage orienté vers la co-construction stratégique, la discussion conceptuelle et/ou l'ouverture vers de nouvelles perspectives suivant les profils. J'ai ainsi cherché à offrir un espace de liberté scientifique comparable à celui dont j'ai moi-même bénéficié à Reims ou en Suède, en favorisant l'initiative, la prise de risque intellectuelle et l'affirmation progressive d'une identité scientifique propre. Les collaborations internationales ont par ailleurs renforcé ma sensibilité aux dimensions culturelles et humaines de l'encadrement, soulignant l'importance d'un environnement bienveillant et inclusif pour favoriser l'intégration et l'épanouissement scientifique de tout un chacun (notamment pour les étudiants venant d'Asie). **Pour l'avenir, je souhaite continuer à développer cette dynamique d'encadrement fondée sur la confiance et la co-construction. Au-delà de la production académique, l'objectif est de former des chercheurs capables d'articuler mécanismes, échelles et enjeux globaux, en cohérence avec la vision intégrative de l'écologie microbienne fonctionnelle portée dans ce manuscrit.**

En ce qui concerne les projets actuels, cette dynamique se traduit aujourd'hui à travers le dépôt de nouveaux projets doctoraux, notamment en collaboration avec **Laurence Denaix** et **Noémie Janot** sur l'aspect MO-cuivre dans le cadre du projet Maia, ou avec **Piton Gabin** sur l'aspect racine-microorganismes dans le cadre du PEPR SolsVivants. Ainsi, deux nouvelles thèses en co-coordination ont été proposées et sont potentiellement menées à démarrer prochainement dans le but d'évaluer certaines hypothèses de travail proposées en **Section 5**. Je pense ainsi sincèrement que la formation et l'encadrement constituent pour moi un pilier central de la vie scientifique (et ce que j'aime le plus apporter au laboratoire), et cette HDR me permettra de continuer à encadrer officiellement de futurs chercheurs passionnés. J'en profite pour remercier encore toutes les personnes que j'ai accompagnées et qui m'ont fait confiance.




**Figure 98 - Réseau national de collaborations scientifiques : partenariats en cours et en développement.** Cette carte présente la répartition géographique des collaborations scientifiques à l'échelle nationale. Les points en bleu correspondent aux collaborations actuellement en cours, tandis que les points en vert indiquent des partenariats envisagés ou en phase de construction. L'ensemble illustre un ancrage territorial structuré autour de l'écologie, des sciences du sol et de l'agroécologie, et témoigne d'une dynamique visant à consolider les collaborations existantes tout en ouvrant de nouvelles perspectives scientifiques.

## 6.2. Développement d'un réseau du local au national

### 6.2.1. Développement et consolidation des collaborations nationales

À l'échelle locale, mes collaborations se sont consolidées avec plusieurs unités bordelaises, permettant de relier écologie aérienne et fonctionnement souterrain des écosystèmes (**Figure 98**). Les interactions avec **Bastien Castagneyrol** et **Hervé Jactel** (INRAE Biogeco) s'inscrivent dans des projets ANR Dipticc et Biodiversa MixForChange visant à mieux intégrer la dimension sol dans l'étude des interactions biodiversité-écosystèmes. Nous avons également collaboré dans le cadre du projet HFA-INTRA avec **Bastien Castagneyrol**, **Virgil Fievet** et **Benjamin Brachi** sur la question de la spécialisation des communautés de faune et microbienne dans le processus de décomposition. De même, les collaborations développées avec **Brice Giffard** et **Adrien Rusch** (INRAE SAVE) dans le cadre de la thèse de Pierre Blondel du projet ENDLESS ont permis d'élargir mes recherches vers les sols viticoles et d'analyser l'effet des pratiques de gestion sur la biodiversité multi-taxa. J'ai également intégré le réseau BugNet au côté de **Gaëtane Le Provost** (INRAE SAVE) que je remercie, dans le but d'étudier le rôle de l'herbivorie sur les traits des plantes et le fonctionnement du sol. Je contribue également au projet multifonctionnalité de sa thésarde **Raphaelle Decaudrondecoqueaumont** dans le cadre du projet MAIA, notamment au travers de mon expertise sur la multifonctionnalité et les mesures sur les fonctions du sol. Parallèlement, le projet WP4-GPR Plant Science, coordonné localement avec **Lisa Wingate**, a renforcé les interactions avec plusieurs équipes bordelaises autour des compromis plante-mycorhizes et de la co-évolution des traits végétaux et microbiens, contribuant à structurer un réseau local intégré autour des interactions plante-sol. Ce projet, en collaboration notamment avec **Pierre Petriarcq** (INRAE BFP) et **Virginie Lauvergeat** (INRAE ISVV), a pour but de mieux comprendre et évaluer comment les communautés du sol ont co-évolué avec leurs plantes hôtes dans différents milieux, et comment en retour ces associations ont joué un rôle clé sur les traits des plantes et la qualité des feuilles. J'ai également eu le plaisir de collaborer avec **Edith Parlanti** (EPOC) sur la caractérisation de la MO et j'en oublie certainement beaucoup d'autres.

À l'échelle nationale, plusieurs collaborations avaient été identifiées dès la construction de mon projet scientifique en 2017 comme essentielles pour consolider certaines dimensions mécanistes de mes travaux. Les expertises des laboratoires IAM et BEF de Nancy, notamment sur les relations plantes-microorganismes et sur les différentes fractions de MO du sol, ont ainsi été mobilisées afin de mieux comprendre le rôle fonctionnel des microorganismes dans la formation et la dégradation de la matière organique. Le projet ANR coordonné par **Laurent Augusto**, auquel j'ai contribué, a permis d'initier cette collaboration et de développer plus spécifiquement l'approche communautés microbiennes et cycle du carbone, en interaction directe avec **Marc Buée** et **Delphine Derrien** (qui travaille maintenant à Rennes et est membre de ce jury). J'ai acquis un jeu de données à l'échelle européenne sur les Microresps en fonction de l'identité fonctionnelle des espèces d'arbres, que je compte compléter et analyser avec les collègues en 2027. Je travaille par ailleurs avec **Delphine** et **Cécile Brès** sur les Avatars de feuilles biomimétiques dans le cadre du projet Foliavatar, et je serais à recroiser la route de Marc dans le cadre du PEPR SolsVivants en interaction avec **Mathieu Santonja** (IMBE). Des collaborations avec le laboratoire Eco&Sols de Montpellier ont également été développées autour des questions de disponibilité de nutriments dans les sols ou de priming effect, afin de mieux com-

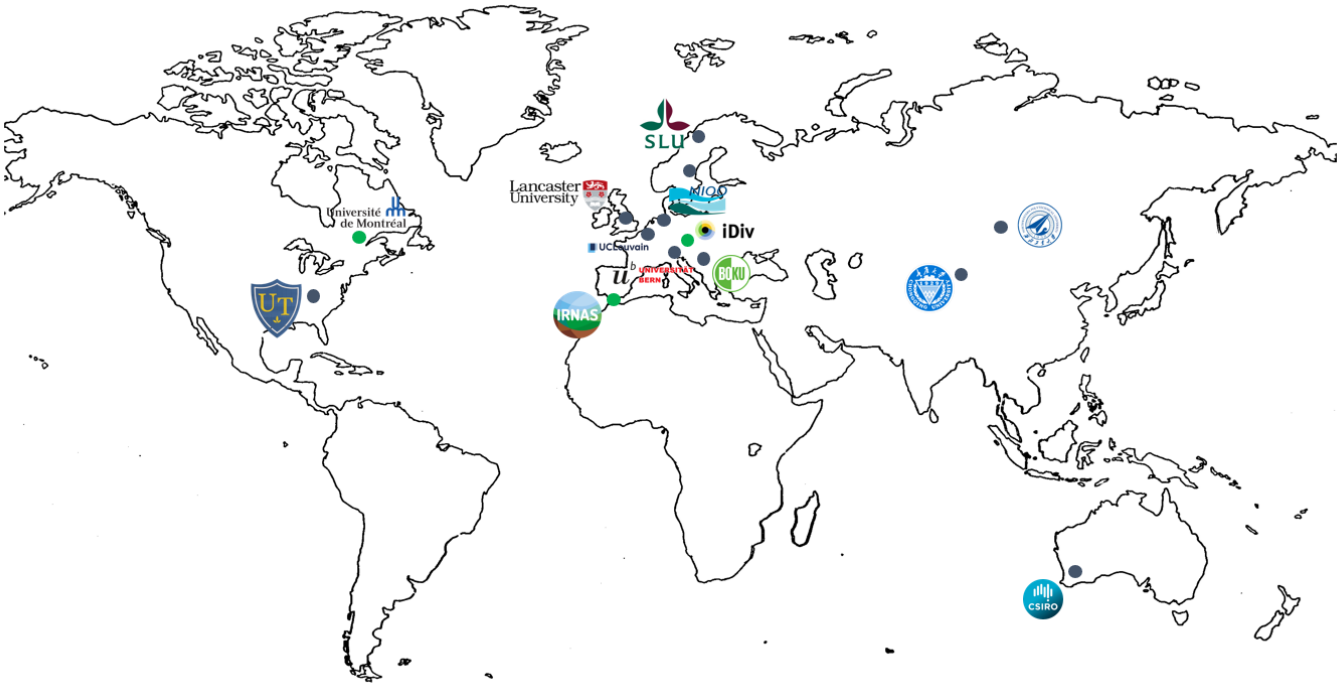



**Figure 99 - Réseau international de collaborations scientifiques.** Les villes indiqués en bleu correspondent aux collaborations établies et actives au cours de la carrière scientifique. Les villes en vert représentent des collaborations en cours de développement ou envisagées, s'inscrivant dans une dynamique d'ouverture et d'extension du réseau scientifique à l'international.

-prendre les besoins nutritionnels des communautés microbiennes et leur rôle dans la dégradation de la MO ancienne. Ces échanges ont notamment conduit à la publication d'un travail portant sur la dynamique temporelle de la qualité des litières avec **Isabelle Bertrand**, qui était ma directrice de post-doctorat à Reims et avec qui j'entretiens toujours de très bonnes relations. Ils se sont ensuite prolongés à travers une collaboration avec **Laëtitia Bernard** autour de l'écriture d'une synthèse sur le priming effect, dans laquelle je suis intervenu plus spécifiquement sur la dimension enzymatique et le rôle des enzymes dans la décomposition de la MO. J'ai également invité **François-Xavier Joly** (INRAE Eco&Sols) à collaborer au travail de post-doctorat d'**Audrey Bourdin** pour son expertise sur l'environnement local de décomposition. A la suite de cela, nous avons déposé un projet PEPR, dans lequel nous avons fait une demande pour co-encadré une thèse avec **Gabin Piton** (INRAE Eco&Sols). Je me dois de mentionner également **Joannes Guillemot** (INRAE Eco&Sols) pour sa bienveillance en tant que leader du projet MixForChange et avec qui nous avons des échanges très intéressants sur la diversité en forêt, ainsi que **Marie Sauvadet** (CIRAD Eco&Sols) avec qui j'entretiens d'excellents rapports scientifiques, notamment sur les sujets portant sur la décomposition et la faune. En parlant de faune méso et macro, **Ludovic Henneron** (Ecodiv Rouen) et **Julia Clause** (EBI Poitiers) sont deux personnes avec qui j'ai déjà établi des liens par le passé et avec qui j'aimerais apporter une connexion microbienne dans le cadre de la construction de réseaux trophiques. Je continue de collaborer également avec **Gwenaelle Lashermes** à Reims (INRAE-FARE), notamment dans le cadre de son projet PEPR CANETE, pour lequel j'apporte un soutien et une expertise sur les activités enzymatiques des sols en fonction de différents traitements de fertilisation à l'azote. Une connexion aux plantes et notamment avec **Sébastien Fontaine** (UREP-Clermont) est aussi une option que j'aimerais explorer car j'ai beaucoup apprécié les temps d'échanges que l'on a eu ensemble. J'aimerais profiter de mon HDR pour également remercier **Grégoire Freschet** (CNRS-Moulis) et **Vincent Jassey** (CNRS-Toulouse) pour leur invitation à contribuer à l'upscaling des traits microbiens pour le premier, et sur les analyses enzymatiques en tourbière pour le second. Je souhaite continuer ces collaborations et les ouvrir notamment sur un aspect fonctionnel. Pour ce faire les laboratoires Agroécologie (Dijon) et Ecologie Microbienne (Lyon) pourrait être de bons partenaires sur l'analyse fine de la structure des communautés microbiennes dans la compréhension des cycles biogéochimiques. Je pense également à collaborer avec **Eleanore Attard** (IPREM Pau), notamment pour la connexion avec la vigne et les travaux de mes collègues sur le cuivre.

Outre ces connexions, mon objectif est désormais de jouer un rôle moteur dans la coordination de réseaux thématiques capables de relier écologie microbienne, gestion des écosystèmes et enjeux appliqués, en favorisant les synergies entre disciplines et institutions. Je me suis notamment proposé pour aider **Marie-France Dignac** et aider **Delphine Derrien** au sein du réseau RESMO sur les matières organiques à partir de fin 2026, début 2027. Cette stratégie vise à renforcer la visibilité collective des recherches sur les sols et à contribuer positivement à une dynamique nationale.

### 6.2.2. Développement et consolidation des collaborations internationales

À l'échelle internationale, mes collaborations se sont construites progressivement autour de la volonté de relier écologie microbienne fonctionnelle et fonctionnement des écosystèmes (**Figure 99**). Elles s'appuient d'abord

sur des collaborations historiques développées lors de mes post- doctorats, en particulier en Suède, avec **David Wardle** et **Paul Kardol** (Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå, Suède). Cette collaboration a donné lieu à plusieurs publications majeures, dont un article dans Nature sur les effets à long terme de la perte d'espèces sur les propriétés des communautés. Ces travaux ont également largement contribué à structurer mon approche intégrative du fonctionnement des écosystèmes, en reliant diversité, fonctionnement et processus biogéochimiques à différentes échelles. J'ai pu étendre mes collaborations à l'échelle locale avec **Marie-Charlotte Nilson**, **Michael Gundale** (Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå, Suède) et Judith Saarnel (Umeå University), notamment sur la décomposition et l'impact de la suppression de groupes fonctionnels de plantes sur le cycle de l'azote. Mes collaborations européennes se sont ensuite élargies autour des questions de multifonctionnalité des écosystèmes et des conséquences de la perte de biodiversité, notamment à travers d'échanges avec **Lars Gamfeldt et Fabian Roger** (University of Gothenburg, Suède), **Yann Hautier** (Utrecht University, Pays-Bas), **Caroline Brophy** (Maynooth University, Irlande), **Sebastian Meyer** (iDiv, Leipzig, Allemagne) et **Peter Manning** (Senckenberg Biodiversity and Climate Research Centre, Francfort, Allemagne) et **Eleanore Slade** (University of Oxford, Royaume-Uni).Ces interactions ont nourri ma réflexion sur la manière d'intégrer les multiples fonctions dans une lecture plus large du fonctionnement des écosystèmes terrestres. Elles ont également permis d'inscrire mes travaux dans des réseaux internationaux travaillant sur la biodiversité et la multifonctionnalité, contribuant à élargir le cadre conceptuel dans lequel s'inscrivent mes recherches.

Concernant le role des microorganismes, j'ai pu collaborer avec **Karina Clemmensen** et **Björn Lindahl** (Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Suède) sur l'aspect analyse fonctionnelle des communautés du sol en Suède. C'est notamment grâce à ces deux personnes que je me suis intéressé de manière centrale aux champignons éricoïdes en lien aux éricacées. Ces collaborations ont été depuis étendues à la Chine, notamment avec **Zhili Liu** (Northeast Forestry University, Chine), notamment pour tout ce qui porte sur les communautés microbiennes à l'échelle de la plante. Pour l'aspect fonctionnel des communautés du sol, j'ai développé une collaboration particulièrement structurante avec **Dunmei Lin** (University of Chongqing, Chine), autour des interactions plantes-sol, de la décomposition des litières et des adaptations des communautés microbiennes à leurs substrats. J'ai ensuite étendu cette collaboration en intégrant **Ji Chen** à mon réseau (Northwestern Polytechnical University, China), notamment pour tout ce qui porte aux analyses fonctionnelles et aux activités enzymatiques. Sur l'aspect modélisation, **Daryl Moorhead** (University of Toledo, USA), proche de la retraite, m'a formé et beaucoup aidé sur les approches de vecteurs enzymatiques. J'aimerais intégrer **Stefano Manzoni** à ma réflexion générale (Swedish University of Agricultural Sciences, Suède), notamment car j'ai pu le rencontrer lors du PEPR Canete et dont je m'inspire pour monter des expérimentations depuis plus de 15 ans maintenant. Dans cette même veine, j'ai eu l'occasion de collaborer ponctuellement avec **Manuel Delgado-Baquerizo** (Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla, Espagne) et **Nico Eisenhauer** (German Centre for Integrative Biodiversity Research iDiv-Jena, Allemagne). Alors que le premier m'a fait une très bonne impression lors d'une collaboration scientifique récente dans *Nature Communications*, j'avais postulé en post-doc avec le second en bourse Marie-Curie avant de rejoindre **David Wardle** en Suède. Intégrer ces deux personnes dans mon réseau serait utile à la fois sur la biodiversité microbienne mais également sur le rôle de la diversité dans le fonctionnement du sol et j'envisage de les con-

-tacter pour monter prochainement un projet européen en ce sens. Cela serait aussi l'opportunité de travailler avec **Etienne Laliberté** (Université de Montreal, Canada), que j'ai eu la chance de rencontrer en Suède et qui m'avait invité en tant que rapporteur à une thèse sur les mycorhizes.

Sur l'aspect adaptation fonctionnelle des communautés, j'ai pu établir une connexion très fructueuse avec **Ciska Veen** (Netherlands Institute of Ecology, Pays-Bas), que j'avais rencontré lors d'une conférence en Irlande et avec qui j'ai pris beaucoup de plaisir à travailler. L'idée serait également d'étendre ce concept de HFA en prenant en compte la plante dans son ensemble ainsi que son impact sur la MO. C'est pourquoi, je pense que **Richard Bardgett** (Lancaster University, Royaume-Uni), même s'il reste un chercheur très occupé, et **Mark Farrell** sur la partie caractérisation de la MO (CSIRO, Australie), pourrait contribuer à ces questions sur des projets internationaux. J'ai déjà eu l'occasion de collaborer ponctuellement sur certains de ces projets et des objectifs allant de la plante au sol, je pense qu'ils sont des personnes intéressantes à contacter.

Outre l'identification de ces collaborations passées ou envisagées, j'ai pu rencontrer des gens de différents horizons dans le cadre de réseau de sites comme **TreeDivNet**. Que ce soient des belges comme **Quentin Ponette**, avec qui je travaille actuellement sur le WP sol de l'ESCO sur la diversification en forêt, ou des collègues Autrichiens comme **Hans Sanden** (BOKU, Autriche) qui a toujours eu une réflexion très intéressante, je pense que pouvoir travailler ensemble sur des sites comparatifs à l'échelle européenne (ou même mondiale) est indispensable pour progresser sur notre compréhension de la contexte-dépendance des effets diversités sur le fonctionnement du sol. En particulier, ce réseau expérimental fondé sur des dispositifs comparables à travers différents biomes, offre une opportunité unique de tester des hypothèses sur les liens entre diversité forestière, interactions plante-sol et fonctionnement biogéochimique à large échelle. Mon intégration dans ce réseau grâce à **Bastien Castagneyrol** et **Hervé Jactel** (que je remercie pour tout ce qu'ils ont fait pour moi) s'inscrit pleinement dans la volonté de relier observations expérimentales, approches fonctionnelles et modélisation à très larges échelles. Ainsi, j'envisage mon positionnement international non pas uniquement sur une juxtaposition de collaborations, mais plutôt sur une insertion progressive dans des réseaux structurés autour de questions communes, comme dans **TreeDivNet** ou sur la multifonctionnalité. Dans cette même veine, j'ai pu rejoindre le réseau **BugNet**, porté par **Eric Allan** (University of Bern, Switzerland) et **Anne Kempel** (WSL, Switzerland), qui est un consortium collaboratif global dédié à l'évaluation du rôle des herbivores et des champignons dans la structuration des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes. Je partageais mon bureau avec Anne en Suède, et je trouve ça super de pouvoir contribuer à ses idées 10 ans plus tard. Ce réseau international repose notamment sur des expérimentations comparatives standardisées à long terme, visant à tester l'importance et la dépendance au contexte des interactions biotiques à travers différents biomes. Cette intégration me permettra à la fois de contribuer à des réflexions collectives sur la place des microorganismes dans le fonctionnement des écosystèmes, mais cela pourra aussi constituer un socle stratégique pour les développements futurs, notamment dans la perspective de **projets européens** ou **internationaux** centrés par exemple sur le rôle des microorganismes sur les fonctions du sol face aux changements globaux.

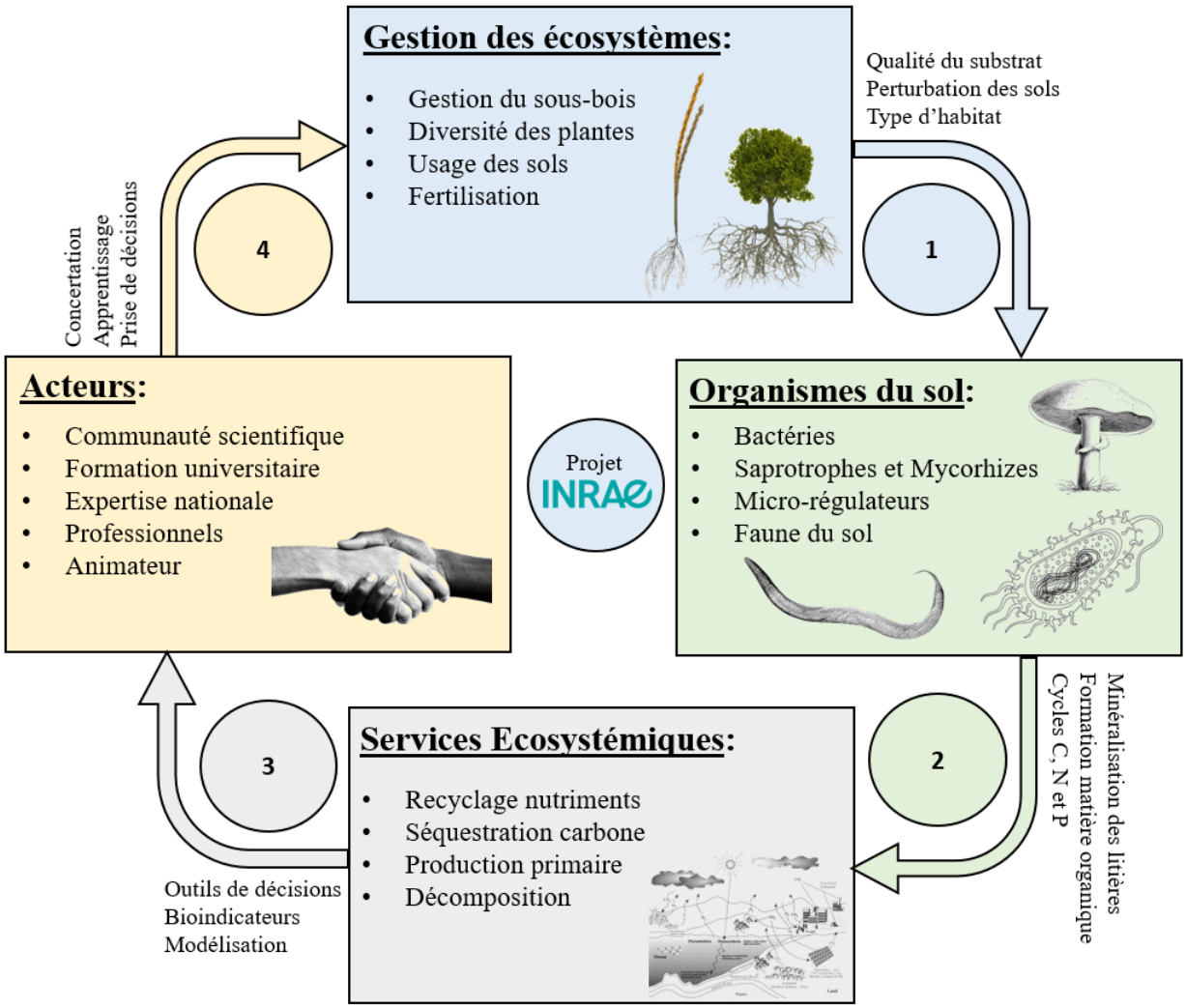



**Figure 100 - Intégration de mon projet de recherche portant sur le rôle des organismes du sol dans les services écosystémiques et la gestion des écosystèmes en lien aux acteurs.** Ce schéma conceptuel illustre la boucle de rétroaction entre la gestion des sols et la prise de décision ou la formation. La gestion des écosystèmes, incluant des pratiques comme la diversité végétale et la fertilisation, influence directement les organismes du sol (bactéries, faune, champignons) qui sont les moteurs des processus biologiques (**1**). Ces organismes du sol génèrent des fonctions et processus à la base des services écosystémiques (**2**), tels que le recyclage des nutriments et la séquestration de carbone. L'évaluation de ces services, à travers des outils de décision et des bioindicateurs, informe l'ensemble des Acteurs (**3**) (scientifiques, professionnels) le tout en m'engageant dans l'animation de collectifs scientifiques (locaux et nationaux) et dans l'apprentissage. Enfin, la prise de décisions collectives par les Acteurs (**4**) conduira à faire modifier les pratiques de gestion des écosystèmes (retour vers le **1**), ouvrant ainsi la possibilité de mettre en place de nouvelles expérimentations de recherche pour évaluer les changements de pratique. C'est dans le cadre de ce contexte général que je propose de concentrer mon futur projet de DR suite à cette HDR.

## 6.3. Contribution aux enjeux sociétaux et vision à long terme

L'ensemble de cette trajectoire scientifique vise à renforcer la contribution de l'écologie microbienne fonctionnelle aux **enjeux sociétaux** liés à la gestion durable des écosystèmes et à la préservation de la biodiversité. La **Figure 100** illustre cette vision systémique dans laquelle la gestion des écosystèmes constitue le point d'entrée des changements environnementaux. Les pratiques de gestion, qu'il s'agisse de la gestion du sous-bois, de la diversité végétale, de la fertilisation ou des usages des sols, modifient la qualité des substrats, les conditions d'habitat et les perturbations subies par les sols. Ces changements agissent directement sur les organismes du sol, depuis les microorganismes jusqu'à la faune, qui contrôlent les processus de minéralisation, de décomposition et le couplage des cycles biogéochimiques. Ces processus biologiques conditionnent ensuite la fourniture des **services écosystémiques**, mettant en lumière le rôle prépondérant des organismes du sol sur les services rendus par les écosystèmes. En retour, la production de connaissances scientifiques permet le développement d'outils d'aide à la décision, de **bioindicateurs** et de modèles, qui peuvent alimenter les acteurs impliqués dans la **gestion**, la **prise de décision** ou la **formation**. A leur tour, les acteurs peuvent **modifier les pratiques de gestion** des écosystèmes, ouvrant ainsi la possibilité de mettre en place de nouvelles expérimentations de recherche pour évaluer ces changements de pratique dans un contexte de changement global. **Cette boucle dynamique entre science, gestion et société correspond pleinement à la manière dont j'envisage aujourd'hui mon futur rôle en tant que chercheur en écologie des sols.**

En particulier, après une première phase principalement consacrée au développement de travaux mécanistes et expérimentaux, mon objectif est désormais d'orienter davantage mon activité **vers l'animation scientifique** et les expertises collectives synthétisant les connaissances. Il ne s'agit pas de réduire l'ambition scientifique, mais de renforcer la capacité de la recherche à produire un **cadre intégrateur** utile aux **gestionnaires**. Cette évolution s'inscrit notamment dans une volonté de contribuer activement aux démarches collectives telles que l'**ESCO** sur la **diversification des forêts**, où la prise en compte du fonctionnement biologique des sols est essentielle pour évaluer les effets à long terme des stratégies de gestion forestière. Comme mentionné dans la section précédente, le réseau **RESMO** constitue un espace privilégié pour articuler biogéochimie et écologie microbienne, et je souhaite m'y investir dans un futur proche. Enfin, je contribue de plus en plus à la vulgarisation de ces sujets auprès du grand public.

À l'échelle de l'unité, cette vision se traduira par une implication croissante dans l'animation scientifique et la consolidation des dynamiques collectives, notamment au sein de l'équipe **BioNet**. Cette position intermédiaire entre production scientifique, animation et expertise me paraît essentielle à mon stade de carrière pour favoriser l'émergence de projets transversaux, et si possible, renforcer la visibilité des recherches sur les **sols** dans le **débat sociétal**. À long terme, cette trajectoire vise donc à faire évoluer mon positionnement vers un rôle davantage centré sur le **dialogue** entre **science**, **gestion** et **société**. Mon ambition est de contribuer à une science capable non seulement d'expliquer les mécanismes fondamentaux, mais aussi d'accompagner les décisions de gestion et d'anticiper les trajectoires des écosystèmes face aux enjeux qui nous attendent.

## 6.4 Conclusions générales

Les **sols** constituent l'un des compartiments biologiques les plus **complexes** des écosystèmes terrestres. Ils abritent une diversité remarquable d'organismes dont les interactions conditionnent la décomposition de la matière organique, le recyclage des nutriments, le stockage du carbone et plus largement, le **fonctionnement des écosystèmes** au sens large. Pourtant, malgré leur rôle fondamental, les microorganismes ont longtemps été considérés comme une composante implicite des modèles biogéochimiques, souvent réduits à un compartiment homogène chargé d'assurer la transformation des ressources. L'un des objectifs centraux de cette HDR a été de contribuer à dépasser cette vision simplifiée en replaçant explicitement les microorganismes au cœur des **processus écologiques** et **biogéochimiques**. Ainsi, les travaux présentés dans ce manuscrit montrent que le fonctionnement des sols ne peut être compris uniquement à travers les propriétés chimiques des ressources ou les contraintes abiotiques. Les processus de décomposition, de minéralisation et d'acquisition des nutriments résultent de l'action de communautés microbiennes dont les capacités fonctionnelles, les contraintes nutritionnelles et les interactions biotiques modulent en permanence les flux de matière et d'énergie. Ainsi, les microorganismes ne constituent pas seulement les **acteurs** des cycles biogéochimiques, ils en représentent également des **régulateurs** dynamiques, capables de modifier la trajectoire des processus en fonction du contexte environnemental.

À travers les différents axes développés dans cette synthèse, j'ai cherché à montrer que la compréhension du fonctionnement des sols nécessite d'intégrer simultanément plusieurs dimensions du vivant. La **qualité des ressources**, les **contraintes stœchiométriques**, les **stratégies d'acquisition** des **nutriments,** la **structure** des **communautés**, les **interactions trophiques** et les **stratégies mises en oeuvre** face aux **changements globaux** agissent conjointement pour façonner les **réponses biologiques** observées dans les sols. Cette complexité ne doit cependant pas être perçue comme un obstacle à la compréhension, mais comme une invitation à développer des **cadres conceptuels** capables de relier **mécanismes locaux** à des **dynamiques plus globales**. Dans cette perspective, l'**écologie microbienne fonctionnelle** apparaît comme un cadre particulièrement pertinent pour articuler écologie des communautés, biogéochimie et fonctionnement des écosystèmes. Elle permet de dépasser une approche strictement descriptive de la diversité microbienne pour s'intéresser aux propriétés fonctionnelles qui gouvernent les flux de carbone, d'azote et de phosphore (voire des éléments traces). Ma réflexion globale m'a conduit également à reconnaître l'importance de l'**intégration des échelles**. Les mécanismes observés à l'échelle cellulaire ou communautaire contribuent à façonner des dynamiques qui s'expriment à l'échelle des écosystèmes, des paysages et, à terme, des biomes. L'un des défis majeurs des prochaines années consistera à mieux relier ces **niveaux d'organisation** afin d'améliorer notre capacité à prédire les réponses des sols face aux changements globaux. Les avancées méthodologiques récentes, qu'il s'agisse des approches isotopiques, omiques ou d'imagerie à haute résolution, offrent aujourd'hui des perspectives particulièrement stimulantes pour renforcer ces liens entre mécanismes et prédictions.

Au-delà des résultats scientifiques présentés, cette HDR reflète également une **trajectoire collective**. Les travaux synthétisés ici n'auraient jamais été possibles sans les nombreux étudiants, doctorants, post-doctorants, ingénieurs, techniciens, collègues et collaborateurs qui ont contribué à leur construction. Cette dimension collective est indissociable de **ma conception de la recherche**. Les **idées** se construisent dans les

**échanges**, les **collaborations** et la **confrontation bienveillante** des points de vue. À ce titre, l'encadrement, l'animation scientifique et le développement de projets collectifs occupent aujourd'hui une place aussi importante dans mon activité que la production scientifique elle-même. Je suis reconnaissant de la chance que j'ai de pouvoir faire ce métier et j'espère que ceux qui arriveront à ces lignes (d'un document beaucoup trop long et je m'en excuse encore), reconnaitront que je ne fais pas quelque chose simplement pour 'faire', mais je le fais car j'ai toujours l'ambition de faire de mon mieux, pour la recherche bien entendue, mais aussi pour **laisser** une trace positive et **une petite brique au mur de la connaissance**. Derrière les données, les expériences et les publications, il y a avant tout une curiosité pour la nature et le vivant, un plaisir sincère à comprendre, transmettre et construire avec tout le monde, de l'étudiant jusqu'au directeur de recherche, je ne fais pas de distinction. Si ce travail laisse une empreinte, j'aimerais qu'elle ne se mesure pas seulement à travers les résultats scientifiques obtenus, mais aussi à travers les personnes rencontrées, accompagnées ou inspirées au cours de ce parcours. À titre personnel, je considère que la recherche est avant tout une **aventure humaine**, et je remercie sincèrement toutes celles et ceux qui ont contribué, parfois sans même le savoir, à façonner mon parcours et ma trajectoire de recherche présentée dans ce manuscrit.

Enfin, si un message devait être retenu de ce manuscrit d'HDR, ce serait sans doute que les **microorganismes** ne doivent plus être considérés comme une simple composante parmi d'autres des sols, mais comme des **acteurs centraux** de leur fonctionnement. Comprendre les sols revient donc en grande partie à comprendre les organismes qui les habitent, les stratégies qu'ils développent pour exploiter leurs ressources et les interactions qui les relient aux autres composantes des écosystèmes. J'espère que les travaux présentés auront contribué à faire progresser cette **vision** et à montrer combien l'écologie microbienne fonctionnelle peut constituer un **outil puissant** pour comprendre et gérer durablement les écosystèmes terrestres, du champ agricole en passant par la prairie jusqu'à la forêt. **Car si les sols constituent le socle de la vie terrestre, alors comprendre le fonctionnement des microorganismes qui les animent demeure l'un des plus grands défis scientifiques de notre époque.**

Merci.

# 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, la prise en compte du rôle fonctionnel de certains groupes d'organismes, tels que les bactéries et les champignons, est nécessaire pour mieux comprendre les couplages entre les cycles du carbone (C), de l'azote (N) et du phosphore (P), ainsi que les mécanismes de rétroaction sol-plante.

Afin d'améliorer notre compréhension des interactions entre cycles biogéochimiques au sein des écosystèmes terrestres, ce programme de recherche 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. Quatre facteurs majeurs influençant la structure et les capacités fonctionnelles des communautés microbiennes seront particulièrement abordés dans ce rapport d'HDR : (i) le rôle des ressources au travers de la disponibilité des nutriments et de la qualité de la matière organique ; (ii) le rôle de l'habitat au travers des propriétés physico-chimiques des sols et des changements d'usage des terres ; (iii) le rôle des interactions biotiques et de la biodiversité, incluant les relations entre microorganismes, plantes et faune du sol ; et (iv) le rôle des changements globaux incluant le climat, les pollutions et les perturbations anthropiques. Ce programme fait l'hypothèse que les compromis entre stratégies d'acquisition-conservation des ressources, ainsi que l'adaptation locale des communautés à leur environnement 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.