



HAL
open science

Relations Diversité -Fonctionnement -Services Écosystémiques chez les micro-organismes de l'environnement

Thomas Pommier

► **To cite this version:**

Thomas Pommier. Relations Diversité -Fonctionnement -Services Écosystémiques chez les micro-organismes de l'environnement. Sciences de l'environnement. Université Lyon I, 2019. tel-02946859

HAL Id: tel-02946859

<https://hal.inrae.fr/tel-02946859>

Submitted on 23 Sep 2020

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

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



Université Claude Bernard Lyon 1
Faculté des Sciences et Technologies – Département de Biologie

Mémoire En vue d'obtenir

L'HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES

**Relations Diversité – Fonctionnement – Services
Écosystémiques chez les micro-organismes de
l'environnement**

Présenté à L'Université de Lyon, Université Lyon I

Par

Thomas Pommier

Chargé de Recherche Classe Normale – INRA

Présentée le 3 Décembre 2019 devant le jury composé de:

Mme Nathalie Fromin (Chargée de Recherche, CNRS, Montpellier)
M. Christophe Mougel (Directeur de Recherche, INRA, Rennes)
Mme Heidi Schimann (Chargée de Recherche, INRA, Kourou)
Mme Juliette Bloor (Chargée de Recherche, INRA, Clermont Ferrand)
Mr Pierre Marmonnier (Professeur, Université Claude Bernard, Lyon 1)

Rapporteur
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur

**UMR CNRS 5557 - UMR INRA 1418
Écologie Microbienne Lyon**

Équipe « Diversité fonctionnelle Microbienne et cycle de l'azote »
43 Bv du 11 novembre 1918 69622 Villeurbanne Cedex, France

thomas.pommier@univ-lyon1.fr



Table des matières

CURRICULUM VITAE	2
ÉTAT CIVIL	2
THEMATIQUE DE RECHERCHE.....	2
EXPERIENCE PROFESSIONNELLE	2
DIPLOMES ET FORMATION	3
DOMAINE D'EXPERTISE	3
COMPETENCES TECHNIQUE ET PERSONNELLES.....	3
IMPLICATION, COORDINATION DE PROJETS ET RESPONSABILITES DE WORK-PACKAGES.....	4
PARTICIPATION A DES CAMPAGNES D'ÉCHANTILLONNAGES ET EXPÉDITIONS SCIENTIFIQUES	5
CONFÉRENCES ET COMMUNICATIONS	6
PRODUCTION SCIENTIFIQUE	8
AUTO-ANALYSE.....	11
ANIMATION SCIENTIFIQUE COLLECTIVE.....	12
AUTRES ENGAGEMENTS EN LIEN AVEC LA RECHERCHE.....	12
ENCADREMENTS	13
ENSEIGNEMENT	15
COLLABORATEURS PRINCIPAUX	15
SYNTHÈSE DES TRAVAUX DE RECHERCHE.....	16
PREAMBULE.....	16
CHAPITRE I. ÉTUDIER LES MICRO-ORGANISMES, LEUR DIVERSITÉ, LEUR DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE, LEURS RÉPONSES AUX PRESSIONS ENVIRONNEMENTALES, ET LEUR RÔLE DANS LE FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES	17
CHAPITRE II. INTÉGRER L'ÉCOLOGIE THÉORIQUE À L'ÉCOLOGIE MICROBIENNE ET TESTER DES CONCEPTS D'ÉVOLUTION GRÂCE AUX COMMUNAUTÉS MICROBIENNES.....	29
CHAPITRE III. AU-DELÀ DU LIEN DIVERSITÉ-FONCTIONNEMENT, ÉTUDIER LE RÔLE DES MICRO-ORGANISMES DANS LA FOURNITURE DE SERVICES ÉCOSYSTÉMIQUES PAR LES SOLS	41
CONCLUSIONS SUR MES TRAVAUX DE RECHERCHE PASSÉS.....	47
PROJET ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE	48
GESTION DES GROUPES FONCTIONNELS MICROBIENS DU CYCLE DE L'AZOTE PAR INGÉNIERIE ÉCOLOGIQUE.....	48
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	54
REFERENCES.....	55
REMERCIEMENTS.....	62

Curriculum vitae

État civil

Thomas Pommier
Laboratoire d'Écologie Microbienne
UMR1418 INRA CNRS - Université de Lyon -
VetAgroSup
43 bd du 11 novembre 1918
69622 Villeurbanne

+33 4 72 43 13 79
thomas.pommier@univ-lyon1.fr
Date de naissance : 25-07-1976
Nationalité : Française
Situation familiale : PACSé, 2 enfants

Thématique de recherche

Microbiologiste de formation, ma thématique de recherche concerne le lien entre la diversité des micro-organismes de l'environnement, leur fonctionnement et leur rôle dans la fourniture de services écosystémiques. Je m'intéresse principalement à la dynamique de la diversité des communautés bactériennes totales et/ou impliquées dans le cycle de l'azote (N) à différentes échelles spatiales (du cm³ au globe), et aux déterminants biotiques et abiotiques qui jouent sur ses variations : grands patrons de biogéographie, climat, pratiques agricoles, diversité et dynamique végétale. A la lumière des principes fondamentaux en écologie, je vise ainsi à mieux comprendre les variations du fonctionnement de ces communautés et leur interactions avec leur environnement.

Expérience professionnelle

ACTUELLE:

Chargé de recherche classe normale à l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) depuis 2009, je suis responsable de l'équipe « Diversité fonctionnelle microbienne et cycle de l'azote » composée de 4 chercheurs (1CRCN CNRS (en disponibilité), 2 CRCN INRA, 1 DR1 INRA) et 4 enseignant-chercheurs (2 MCF, 1 PR2 (en disponibilité), 1 PR1) au sein de l'unité mixte de recherche d'Écologie Microbienne à Villeurbanne. Depuis dix ans, j'ai participé à plusieurs projets de recherche sur la diversité microbienne du sol et son fonctionnement, à l'échelle nationale, internationale et européenne, notamment dans deux projets BiodivERSA en tant que responsable de WP. J'ai coordonné un projet de recherche exploratoire financé par le métaprogramme INRA EcoServ, qui vise à intégrer le compartiment microbien aux mesures des services écosystémiques rendus par les sols peu anthropisés.

PASSÉE:

- 2010-2015 Responsable de la plateforme de Bioinformatiques de l'UMR1418 (2 IE, 1MCF, 1 CRCN), j'ai coordonné les efforts de développement de logiciels et de soutien aux projets scientifiques des projets de l'UMR1418 INRA.
- 2008 -2009 Post-doctorat CNRS à l'Université Montpellier II, France, sous l'encadrement de Thierry Bouvier (UMR5119 CNRS) et Nicolas Mouquet (UMR5554 CNRS).
- 2006 -2007 Post-doctorat du réseau d'excellence Européen "Marine Genomics Europe" sous l'encadrement de Carlos Pedros-Alio (Insitut des Sciences Marine, à Barcelona (Espagne)).
- 2006 Assistant de recherche, Université de Kalmar (Suède)

Diplômes et formation

Diplôme de l'Enseignement supérieur

Doctorat de Philosophie-ès-Sciences (Ph-D) à l'Université de Kalmar (Suède) option Microbiologie.
Directeur de thèse : Prof. Å. Hagström. Titre: Global diversity and distribution of marine bacterioplankton (Diversité et distribution Globales du bactérioplancton marin) ; 2006.

Master en Sciences Biologiques et Médicales à l'Université de Kalmar (Suède) ; 2001.
Titre: Expression génique en période de privation nutritionnelle chez le bactérioplancton marin.

Licence de Biologie Cellulaire et Physiologie à l'Université de Bourgogne, à Dijon (21) ; 1999.

DEUG Sciences de la Vie et de la Terre à l'Université de Bourgogne, à Dijon (21) ; obtenu en 1997.

Domaine d'expertise

Écologie microbienne
Diversité fonctionnelle

Bio-informatique
Cycle de l'azote

Biogéographie

Compétences technique et personnelles

Linguistique

Français: langue maternelle ; Anglais et Danois : couramment ; Suédois et Espagnol : Bonnes bases

Biologie moléculaire

Extraction ADN/ARN

Clonage

DGGE

PCR

Séquençage Sanger

Biolog® (Omniolog, Ecolog)

Bioinformatiques et statistiques

Programmation en langages Perl, Python et R.

Pipelines d'analyses de séquençage NGS (Mothur, Fungene, USEARCH, FROGS)

Analyses multivariées et modélisation statistiques (REML, SEM)

Implication, coordination de projets et responsabilités de work-packages

- 2020-2021 Élaboration d'un outil opérationnel pour évaluer, préserver ou restaurer les fonctions biogéochimiques en zones humides répondant aux enjeux de qualité des eaux et de biodiversité (BIOGEOZH). Accord cadre Agence de l'eau – ZABR. 110 k€. *Co-porteur*
- 2020-2023 Global Assessment of Nitrification Inhibition by tropical Grasses (GAIN-GRASS). ANR AAPG2019 (687k€). *Participant*
- 2020-2022 Émissions de composés organiques volatiles par les sols agricoles : mesures et modélisation des sols française (COVEA). ADEME CORDEA (202k€). *Participant*
- 2019-2020 CRues Eclair et Pollution des Eaux du Niger en Amont et en Aval de Niamey (CREPE NAAN). EC2CO (29k€). *Participant*
- 2017-2018 La rhizosphère du blé modifie-t-elle le devenir des nanoparticules de CuO et leur écotoxicité sur les communautés nitrifiantes et dénitrifiantes ? (RHIZONANO). EC2CO (54k€). *Participant*
- 2017-2018 Diversité Génétique du blé en mélanges variétaux et Effet sur le cycle de l'azote (N) et les communautés microbiennes associées (DiverGEN). EC2CO (37 k€). *Participant*
- 2015 -2018 Soil Microorganisms and Ecosystem Services in low human-impacted ecosystems (MICROSERV). Métaprogramme INRA EcoServ (103k€). *Porteur*.
- 2016-2017 Rôle des aulnaies vertes et de leurs communautés microbiennes spécifiques dans le fonctionnement des écosystèmes subalpins (GreenAlp). EC2CO (39k€). *Participant*.
- 2016-2018 Baisse d'Intrants et Services Écosystémiques : lien entre diversité trophique et fonctionnement dans des agroécosystèmes (BISE). Métaprogramme INRA EcoServ (99k€). *Participant*
- 2016-2018 Importance de la biodiversité du Sol pour la Fourniture de services agro-écosystémiques dans des Mélanges intra-spécifiques de blé (SolFaMi). Métaprogramme INRA EcoServ (99k€). *Participant*
- 2016 Implication of Mobile Genetic Elements in the antibiotics resistance and resilience of N recycling microbial groups. Bourse d'échange scientifique France-Danemark (12k€). *Porteur*
- 2015-2016 Metacommunity BARcoding (MetaBAR). Métaprogramme INRA MEM (80k€). *Participant*
- 2015-2016 BIOcénoSE des Sédiments de Mangrove et BIO remédiation (BioSeM). Projets CNRS PEPS (37k€). *Participant*.
- 2015-2018 Electrochemical Harnessing of Microbial Communities (El Hamico). ANR OH-Risque (407k€). *Responsable de WP*.
- 2012 -2015 Resilience of marginal grasslands and biodiversity management Decision Support (REGARDS) -ERA NET BiodiversA (154k€). *Responsable de WP*.
- 2014-2017 Écologie Microbienne de la grotte de Lascaux. UNESCO/DRAC Aquitaine (334 k€). *Responsable de WP*
- 2014-2017 Augmenter la diversité génétique au sein des parcelles de blé pour renforcer la multifonctionnalité et la durabilité de la production dans le Bassin Parisien (Wheatamix). ANR Agrobiosphere (1.1M€). *Participant*.
- 2014 -2016 Combined effects of trEe plantation expansion and CllmaTE chAnge on the hydro-SedimentarY functioning of tropical mountain watersheds: aquatic microbial diversity as a proxy land use transition (TECITEASY). ANR Agrobiosphere (298 k€). *Responsable de WP*.

- 2013-2014 Les nanoparticules métalliques dans les écosystèmes terrestres : écodynamique et impact sur les communautés bactériennes dans les sols. EC2CO (49 k€). *Participant*.
- 2013 – 2016 Exposition chronique aux antibiotiques et métaux dans les sols : impact sur les processus microbiens incluant la dynamique de l'antibio-résistance (CEMABS). ANR CESA (480k€). *Participant*.
- 2013-2016 Inoculation des semences de céréales par une souche naturelle d'*Azospirillum* pour une agriculture durable et résiliente. (AZODUR) ANR Agrobiosphere (998 k€). *Participant*
- 2013 – 2014 Abondance et diversité des communautés dénitrifiantes et anammox en milieu lacustre. Projet ARC Environnement (10 k€). *Responsable de WP*
- 2012-2013 La niche de communauté : un concept intégrant la richesse, l'équitabilité et les traits d'histoire de vie pour prévoir l'influence de la biodiversité sur le fonctionnement, la résistance et la résilience des communautés à des perturbations environnementales et à sa réponse à l'hétérogénéité des habitats ? Projet Innovant Département INRA EFPA. 10k€. *Porteur*
- 2011-2012 Chimio-Diversité des exsudats racinaires d'arbres et leur rôle écologique dans le fonctionnement microbien du sol. Projet CNRS Amazonie (45 k€). *Participant*.
- 2011-2012 Biodiversité, biogéochimie, bactéries et carbone organique dans les systèmes terrestres et aquatiques continentaux (B3CO). PHC Hoa Sen Lotus (26 k€). *Participant*.
- 2010-2011 Émergence et structure de la diversité stœchiométrique (divesto). AAP Blanc FRB & EC2CO (40k€). *Participant*
- 2010-2011 Influence du COMPostage agricole sur le transport de la matière organique dissous (MOD), la diversité et le fonctionnement des communautés microbiennes AQUAtiques des eaux de ruissèlement et d'infiltration (COMPAQUA). EC2CO (88k€). *Responsable de WP*
- 2008 Workshop: BRIDGES: Microbial ecologists meet general ecologists: bridging gaps and keys for a successful meeting. Fond espagnol de la recherche CSIC (10k€). *Co-Porteur*
- 2007 Spatio-temporal tracking of rare members of a bacterioplankton coastal community. International Census of Marine Microbes, USA (20 kUSD). *Porteur*.

Participation à des campagnes d'échantillonnages et expéditions scientifiques

- Tous les étés depuis 2009: Campagne d'échantillonnage au site du Col du Lautaret (CNRS)
- 2011-2013-2016 Campagnes d'échantillonnage sur les sites du SOERE ACBB (INRA) à Lusignan et Theix.
- Janvier 2010 Campagne d'échantillonnage sur le site du SOERE FORET (INRA) à Paracou, Guyane.
- Février 2007 MODIVUS : Campagne d'échantillonnage diurnal (2 semaines) de la baie de Blanes (Espagne).
- Avril à Juin 2002: Campagne Swedarctic 2002 sur le brise-glace Oden dans l'océan Arctique.

Pommier, T. Role of pairwise interactions in the rhizosphere suppressiveness of tomato plant. Mini-symposium « Enhancing the functional plant microbiome ». Utrecht University, Pays-Bas. Mai 2019. *Conférence orale invitée*

Pommier, T., Bernard L., Poly, F., Clément, J-C. and Hafeez, F. Extreme climatic events impair the resilience of key soil microbial groups from subalpine grassland ecosystems. Global Soil Biodiversity Conference. Nanjing, Chine. Octobre 2017. *Conférence orale*

Pommier, T., Li Mei & Wei Zhong. The Devil's alliances : How can we demote *Ralstonia solanacearum* success by knocking its helpers down ? International workshop on plant protection and rhizosphere ecology. Sanya, Chine. Decembre 2016. *Conférence orale*

Pommier, T. What can they do for us? On the relative contribution of microbes to N-related ecosystem services. Ecosummit, Montpellier, France. *Conférence orale*

Pommier, T. , El Moujahid, L. , Le Roux, X., Bellvert, F., Michalet, S. & Poly, F. Are plant biodiversity and microbial diversity tightly linked? A case study of grassland manipulated plots and denitrifying bacteria. International workshop on plant-microbes interactions in soil. Utrecht University, Utrecht. Pays-bas. Juillet 2016 *Conférence orale invitée*

Simonin, M., Richaume, A., Guyonnet, J., Dubost, A., Martins, J.M.F. and Pommier T. Response of soil microbial community to titanium dioxide nanoparticles: a cascading pitch on the nitrogen cycle. Soil Microbes. Prague. République Tchèque. Novembre 2015. *Communication écrite*.

Pommier, T. Impact of land-use changes on aquatic microbial ecosystems with emphasis on organic fertilisers. Internal seminars at the Molecular Microbial ecology Department. Copenhagen University. Copenhague, Danemark. Octobre 2015. *Conférence orale*

Pommier T. Using modern technologies to target bacterial genetic diversity in the environment. Kick-off meeting for Tekiteasy project. Mars 2014. *Conférence orale*

Pommier, T., Merroune, A., Bettarel, Y., Got, P. ,Janeau, J.-L.,Jouquet, P.,Thu, T.D. ,Toan, T.D., Rochelle-Newall, E. Role of terrestrially derived organic matter in structuring aquatic microbial communities and their metabolic potential. International Union of Microbiology societies. Montréal, Canada. Juillet 2014. *Communication écrite*

Pommier, T., Cantarel, A.A.M., Bloor, J. and Poly, F. Four years of experimental climate change modifies the community structure of denitrifiers and the related microbial drivers of N₂O fluxes in an upland grassland ecosystem. Soil metagenomics. Braunschweig, Allemagne. Décembre 2013. *Communication écrite*

Pommier, T. Investigating microbial diversity: Pitfalls and promises of NGS approaches. International workshop on next-generation sequencing at the poles. Novembre 2012. Liege, Belgique. *Conférence orale invitée*

Pommier, T., El Moujahid, L., Le Roux, X., Bellvert, F., Michalet, S. & Poly, F. Are plant biodiversity and microbial diversities tightly linked? A case study of grassland manipulated plots and denitrifying bacteria. International Symposium for Microbial Ecology. Copenhagen, Danemark. Mars 2012. *Communication écrite*.

Pommier, T. Using past and recent technologies to target bacterial diversity and their functional genes in soil and aquatic environments. Symposium Social and Ecological dimension of Infectious diseases. (2011) Bangkok, Thaïlande. *Conférence orale invitée*

Pommier. T., Canbäck, B., Lundberg, P., Hagström, Å. and Tunlid, A. RAMI, a new tool to characterize and visualize the biogeography of rRNA sequence clusters. International Workshop on ribosomal RNA Technology. Bremen, Allemagne. Avril. 2008. *Conférence orale*

Pommier, T. Global patterns of diversity and community structure in marine bacterioplankton. RECAM 2007. Barcelona, Espagne. Mai 2007. *Conférence orale*

Pommier, T., Canbäck, B., Lundberg, P. Hagström, Å. and Tunlid A. Patterns of microdiversity in geographically distant marine bacterioplankton communities. Marine Genomics, Sorrento, Italie. Octobre 2006. *Communication écrite*

Pommier T., Canbäck B., Riemann L., Boström K. H., Simu K., Lundberg P., Tunlid A. and Hagström Å. Global patterns of diversity and community structure in marine bacterioplankton. Gordon Conference. Biddeford, ME, USA. Juillet 2006. *Communication écrite*

Pommier, T., Lundberg, P., Hagström, Å. Global perspectives on bacterioplankton diversity and distribution. American Society of Limnology and Oceanography (ASLO) summer meeting, Santiago de Compostela, Espagne. Juin 2005. *Conférence orale*

Hagström, Å. and Pommier, T. Cosmopolitan marine bacterioplankton. American Society of Limnology and Oceanography (ASLO) summer meeting, Santiago de Compostela, Espagne. Juin 2005, *Conférence orale*

Pommier, T. Marine bacterioplankton diversity and biogeography. (Original Title: Diversité et distribution du bacterioplankton marin). Seminaire au Center for Evolutionary and Functional Ecology, Montpellier, France Jan. 2005. *Conférence orale*

Pommier, T., Simu, K., Hagman, K, Riemann, L., Hagström, Å. Compared diversity of marine bacterioplankton ribotypes from globally distributed sampling sites. International Symposium on Microbial Ecology, Cancun, Mexique. Août 2004. *Communication écrite*

Pommier, T. and Hagström, Å. Global Diversity and Distribution of marine bacterioplankton ribotypes. Marine Science meeting of the Swedish Society for Marine Sciences, Kalmar, Sweden Octobre 2003, et Annual meeting of the Swedish Society for Microbiology. Kalmar, Suède, Apr. 2004. *Conférences orales*

Pommier, T. and Hagström, Å. The Marine Bacterioplankton Database: a more specific alternative to assess the global marine bacterioplankton diversity. American Society of Limnology and Oceanography (ASLO) summer meeting, Victoria, Canada, Juin 2002, and International Conference on Science in support of European Water Policies: Sustainability of Aquatic Ecosystems (AQUAECO), Stresa, Italie, Novembre 2002. *Communications écrites*

Articles dans des revues indexées de rang A

- 42 Le HT, Rochelle-Newall E, Ribolzi O, Janeau, J.L., Huon, Sylvain, Latsachack, K, & **Pommier T**. Land use strongly influences soil organic carbon and bacterial community export in runoff in tropical uplands. (2019) *Land Degradation Development*. In press.
- 41 Alonso L, **Pommier T**, Kaufmann B, Dubost A, Chapulliot D, Dore J, Douady CJ & Moenne-Loccoz Y (2019) Anthropization level of Lascaux Cave microbiome shown by regional-scale comparisons of pristine and anthropized caves. *Molecular Ecol*. 28: 3383-3394
- 40 Assémien FL, Cantarel AAM, Florio A, Lerondelle C, **Pommier T**, Gonnety JT & Le Roux X (2019) Different groups of nitrite-reducers and N₂O-reducers have distinct ecological niches and functional roles in West African cultivated soils. *Soil Biology and Biochemistry* 129: 39-47.
- 39 Capdeville C, **Pommier T**, Gervais J, Fromard F, Rols J-L & Leflaive J (2019) Mangrove facies drives resistance and resilience of sediment microbes exposed to anthropic disturbance. *Front.Microbiol*.
- 38 Li M, Zhong W, Wang J, Jousset A, Friman V-P, Xu Y, Shen Q & **Pommier T** (2019) Facilitation promotes invasions in plant-associated microbial communities. *Ecology Letters* 22: 149-158.
- 37 Alonso L, Creuze-des-Chatelliers C, Trabac T, Dubost A, Moenne-Loccoz Y & **Pommier T** (2018) Rock substrate rather than black stain alterations drives microbial community structure in the passage of Lascaux Cave. *Microbiome* 6: 216.
- 36 Le HT, Rochelle-Newall E, Auda Y, Ribolzi O, Sengtaheuanghoung O, Thebault E, Soullieuth B & **Pommier T** (2018) Vicinal land use change strongly drives stream bacterial community in a tropical montane catchment. *FEMS Microbio Ecol* 94.
- 35 Legay N, Piton G, Arnoldi C, Bernard L, Binet M-N, Mouhamadou B, **Pommier T**, Lavorel S, Foulquier A & Clément J-C (2018) Soil legacy effects of climatic stress, management and plant functional composition on microbial communities drive the response of Lolium perenne to a new drought event. *Plant and Soil*.
- 34 **Pommier T**, Cantarel AAM, Grigulis K, Lavorel S, Legay N, Baxendale C, Bardgett DR, Bahn M, Poly F & Clément JC (2018) The added value of including key microbial traits to determine nitrogen-related ecosystem services in managed grasslands. *Journal of Applied Ecology* 55: 49–58.
- 33 Assémien LF, **Pommier T**, Gonnety TJ, Gervais J, Simon L & Le Roux X (2017) Adaptation of soil nitrifiers to very low nitrogen level jeopardizes the efficiency of chemical fertilization in West African moist savannas. *Scientific reports* 7.
- 32 Florio A, **Pommier T**, Gervais J, Bérard A & Le Roux X (2017) Soil C and N statuses determine the effect of maize inoculation by plant growth-promoting rhizobacteria on nitrifying and denitrifying communities. *Scientific Reports* 7.
- 31 Schwob G, Roy M, Manzi S, **Pommier T** & Fernandez MP (2017) Green alder (*Alnus viridis*) encroachment shapes microbial communities in subalpine soils and impacts its bacterial or fungal symbionts differently. *Environ Microbiol* 19: 3235-3250.
- 30 Legay N, Lavorel S, Baxendale C, Krainer U, Bahn M, Binet M-N, Cantarel AAM, Colace M-P, Foulquier A, Kastl E-M, Grigulis K, Mouhamadou B, Poly F, **Pommier T** et al. (2016) Influence of plant traits, soil microbial properties, and abiotic parameters on nitrogen turnover of grassland ecosystems. *Ecosphere* 7.
- 29 Simonin M, Richaume A, Guyonnet JP, Dubost A, Martins JMF & **Pommier T** (2016) Titanium dioxide nanoparticles strongly impact soil microbial function by affecting archaeal nitrifiers. *Scientific Reports* 6: 33643.
- 28 Le HT, Ho CT, Trinh QH, Luu MTN, Tran HS, Orange D, Janeau JL, Merroune A, Rochelle-Newall E & **Pommier, T** (2016) Responses of Aquatic Bacteria to Terrestrial Runoff: Effects on Community Structure and Key Taxonomic Groups. *Front.Microbiol*. 7: 889.

- 27 Le Roux X, Bouskill NJ, Niboyet A, Barthes, L, Dijkstra P, Field CB, Hungate BA, Lerondelle C, **Pommier T**, Tang J, Terada A, Tourna M & Poly F (2016) Predicting the Responses of Soil Nitrite-Oxidizers to Multi-Factorial Global Change: A Trait-Based Approach. *Front. Microbiol.* 7.
- 26 Trinh DA, Luu TNM, Trinh QH, Hai ST, Tien MT, Thi PQL, Thuy TD, Orange D, Janeau JL, **Pommier, T** & Rochelle-Newall, E (2016) Impact of terrestrial runoff on organic matter, trophic state, and phytoplankton in a tropical, upland reservoir. *Aquatic Sciences* 78: 367–379.
- 25 Legay N, Grassein F, Binet MN, Arnoldi C, Personeni E, Perigon S, Poly F, **Pommier T**, Puissant J, Clement J-C, Lavorel, S & Mouhamadou, B (2016) Plant species identities and fertilization influence on arbuscular mycorrhizal fungal colonisation and soil bacterial activities. *Appl. Soil Ecol.* 98: 132-139
- 24 Cabrol L, Poly F, Malhautier L, **Pommier T** et al. (2016) Management of Microbial Communities through Transient Disturbances Enhances the Functional Resilience of Nitrifying Gas-Biofilters to Future Disturbances. *Environ Sci Technol* 50: 338-348.
- 23 Cantarel AAM, **Pommier T**, Desclos-Theveniau M, Diquelou S, Dumont M, Grassein F, Kastl EM, Grigulis K, Laine P, Lavorel S, Lemauiel-Lavenant S, Personeni E, Schloter M & Poly, Franck. (2015) Using plant traits to explain plant-microbe relationships for N-resources acquisition. *Ecology* 96: 788-799.
- 22 **Pommier T**, Merroune A, Bettarel Y, Got P, Janeau J-L, Jouquet P, Thuy TD, Toan TD & Rochelle-Newall E (2014) Off-site impacts of agricultural composting: role of terrestrially derived organic matter in structuring aquatic microbial communities and their metabolic potential. *FEMS Microbio Ecol* 90: 622-632.
- 21 Bardon C, Piola F, Bellvert F, Haichar FEZ, Comte G, Meiffren G, **Pommier T** et al. (2014) Evidence for biological denitrification inhibition (BDI) by plant secondary metabolites. *New Phytologist* 204: 620-630.
- 20 Legay N, Baxendale C, Grigulis K, Krainer U, Kastl E, Schloter M, Bardgett RD, Arnoldi C, Bahn M, Dumont M, Poly F, **Pommier T**, Clement J-C & Lavorel S (2014) Contribution of above- and below-ground plant traits to the structure and function of grassland soil microbial communities. *Ann Bot* 114: 1011-1021.
- 19 Baxendale C, Orwin KH, Poly F, **Pommier T** & Bardgett RD (2014) Plant-soil feedback responses are species or trait specific depending on the competitive environment. *New Phytologist* 204: 408-423.
- 18 Michalet S, Rohr J, Warshan D, Bardon C, Rogy J-C, Domenach A-M, Czarnes S, **Pommier T** et al. (2013) Phytochemical analysis of mature tree root exudates in situ and their role in shaping soil microbial communities in relation to tree N-acquisition strategy. *Plant Phys. Bioch.* 72: 169-177.
- 17 Crespo BG, **Pommier T**, Fernández-Gómez B & Pedrós-Alió C (2013) Taxonomic composition of the particle attached and free-living bacterial assemblages in the Northwest Mediterranean Sea analyzed by pyrosequencing of the 16S rRNA. *Microbiology Open* 2: 541-552.
- 16 Grigulis K, Lavorel S, Krainer U, Legay N, Baxendale C, Dumont M, Kastl E, Arnoldi C, Bardgett, R D, Poly F, **Pommier T**, Schloter M, Tappeiner U, Bahn M & Clement J-C (2013) Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology* 101: 47-57.
- 15 Ghiglione J-F, Galand PE, **Pommier T**, et al. (2012) Pole-to-pole biogeography of surface and deep marine bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 17633-17638.
- 14 Gravel D, Bell T, Barbera C, Combe M, **Pommier T** & Mouquet N (2012) Phylogenetic constraints on ecosystem functioning. *Nat Commun* 3: 1117.
- 13 **Pommier T**, Douzery EJP & Mouillot D (2012) Environment drives high phylogenetic turnover among oceanic bacterial communities. *Biology Letters* 8: 562-566.
- 12 Cantarel AAM, Bloor JMG, **Pommier T** et al. (2012) Four years of experimental climate change modifies the microbial drivers of N₂O fluxes in an upland grassland ecosystem. *Global Change Biology* 18: 2520–2531.
- 11 Bouvier T, Venail P, **Pommier T**, Bouvier C, Barbera C & Mouquet N (2012) Contrasted Effects of Diversity and Immigration on Ecological Insurance in Marine Bacterioplankton Communities. *PLoS One* 7.

- 10 Zinger L, Gobet A & **Pommier T** (2012) Two decades of describing the unseen majority of aquatic microbial diversity. *Molecular Ecology* 21: 1878-1896.
- 9 Venail PA, Kaltz O, Olivieri I, **Pommier T** & Mouquet N (2011) Diversification in temporally heterogeneous environments: effect of the grain in experimental bacterial populations. *J. Evol. Biol.* 24: 2485-2495.
- 8 Gravel D, Bell T, Barbera C, Bouvier T, **Pommier T** et al. (2011) Experimental niche evolution alters the strength of the diversity-productivity relationship. *Nature* 469: 89-92.
- 7 **Pommier T**, Neal PR, Gasol JM, Acinas SG & Pedrós-Alió C (2010) Spatial patterns of bacterial richness and evenness in the NW Mediterranean Sea explored by pyrosequencing of the 16S rRNA v6 region. *Aquat Microb Ecol* 61: 221-223.
- 6 **Pommier T**, Canbäck B, Lundberg P, Hagström Å & Tunlid A (2009) RAMI, a tool for identification and characterization of phylogenetic clusters in microbial communities. *Bioinformatics* 25: 736-742.
- 5 Massana R, Karniol B, **Pommier T**, Bodaker I & Beja O (2008) Metagenomic retrieval of a ribosomal DNA repeat array from an uncultured marine alveolate. *Environ Microbiol* 10: 1335-1343.
- 4 Riemann L, Leitet C, **Pommier T** et al. (2008) The native bacterioplankton community in the central Baltic sea is influenced by freshwater bacterial species. *Appl Environ Microbiol* 74: 503-515.
- 3 **Pommier T**, Canbäck B, Riemann L, Boström HK, Lundberg P, Tunlid A & Hagström Å (2007) Global patterns of diversity and community structure in marine bacterioplankton. *Molecular Ecology* 16: 867-880.
- 2 **Pommier T**, Pinhassi J & Hagström Å (2005) Biogeography analysis of ribosomal RNA clusters from marine bacterioplankton. *Aquat Microb Ecol* 41: 79-89.
- 1 Hagström A, **Pommier T**, Rohwer F, Simu K, Stolte W, Svensson D & Zweifel UL (2002) Use of 16S ribosomal DNA for delineation of marine bacterioplankton species. *Appl Environ Microbiol* 68: 3628-3633.

Chapitres de livres et contributions

Pommier T.: Bacterioplankton. A contribution to the Encyclopedia of Geobiology. 2009. Springer.

Co-auteur d'un chapitre du livre « Génomique Environnementale » INEE, CNRS. : Comment la génomique environnementale nous permet de mieux comprendre le fonctionnement et les services rendus par les écosystèmes. 2015. *Edition du Cherche midi*.

Depuis ma première publication en 2002, j'ai publié 42 articles dans des revues de rang A, soit un peu plus de 2 articles par an en moyenne. Si l'on considère uniquement les articles produits après la soutenance de ma thèse (2006), la moyenne est plus proche de 3 articles par an en moyenne. A l'instar de l'article publié en 2007 dans *Molecular Ecology* révélant pour la première fois l'existence d'un gradient latitudinal chez les micro-organismes à la surface des océans (cité >300 fois), j'ai toujours préféré publier de nouveaux résultats apportant une contribution claire à l'avancée de nos connaissances plutôt que multiplier les rapports de résultats ou de concepts déjà publiés par d'autres (mais dans un autre site d'échantillonnage ou un autre écosystème). Cela explique peut-être ma production assez modeste, mais constante (Fig. 1A). Je constate également une moyenne supérieure dans ma production depuis 2012, et deux années fastes (2012 et 2016). Avec en moyenne 41 citations par article depuis 2002, le nombre de citation annuelle de mes travaux a dépassé 100 citations depuis 2012 et semble aujourd'hui plafonner autour de 200 citations par an (Fig. 1B).

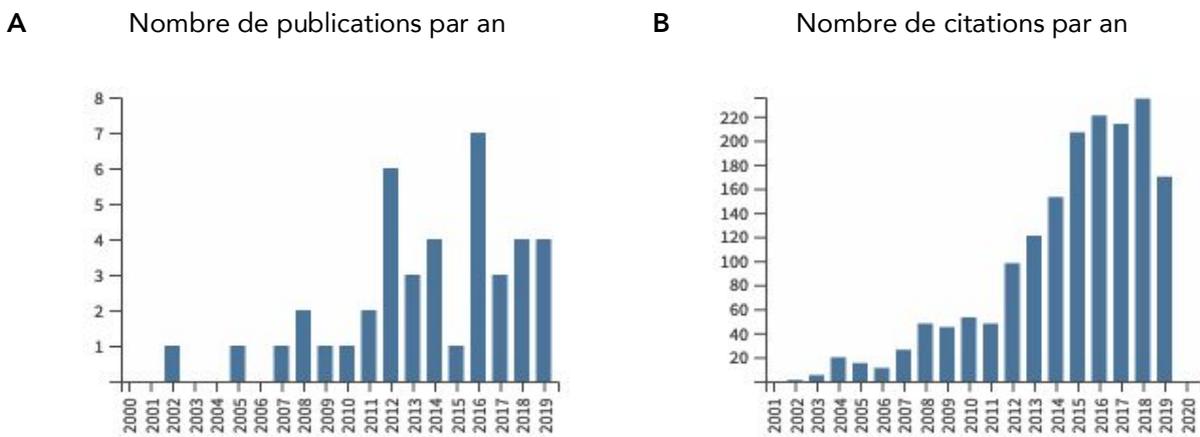


Fig. 1. Résumé de mes publications scientifiques depuis mon début de carrière. A) Nombre d'article à comité de lecture publié par an (rang A). B) Nombre de citations totales par an. (Source Web of Science)

Plus de deux tiers de mes publications (64%) sont issus de collaborations à l'international, ce qui illustre mon fort ancrage au sein de réseaux internationaux et ma volonté d'ouverture vers des laboratoires aux expertises différentes des miennes. Mes contributions sont clairement associées au domaine scientifique de l'écologie microbienne, avec autant d'articles publiés en écologie qu'en microbiologie (Fig.2).



Fig. 2. Disciplines scientifiques associées à ma production scientifique (Source Web of Science)

Organisation de colloque scientifique et responsabilités de sessions thématiques.

Janvier 2016 Impacts of land-use change on biogeochemical cycles, diversity and associated ecosystem services. V^{ème} congrès international ECOSUMMIT Ecological Sustainability, Montpellier, France. *Chairman*.
Co-chair : Emma Rochelle-Newall (IRD).

Janvier 2009 Session thématique : Contributions of New Generation Sequencing on Aquatic Microbial Diversity American Society of Limnology and Oceanography (ASLO) winter meeting, Nice , France. *Co-chairman*.
Chair : Téléspore Sime N’Gando, CNRS.

Octobre 2008 Colloque « BRIDGES: Microbial ecologists meet general ecologists », 3 jours. 67 participants.
Organisateur ; Co-organisateur Emilio Casamayor, Centre d’Études Avancées de Blanes (Espagne).

Juin 2005 Session thématique : The Microbial World as an effective model system in ecology. American Society of Limnology and Oceanography (ASLO) summer meeting, Santiago de Compostela, Espagne.
Chairman ; Co-chair : Thierry Bouvier (CNRS).

Responsabilité d’équipe de recherche

2015 – ... Équipe de recherche « Diversité fonctionnelle microbienne et cycle de l’azote » UMR5557 CNRS, 1418 INRA ; *Co-responsable ; Responsable* : Xavier Le Roux (DR INRA),

2011-2015 Plateforme de Bioinformatique UMR5557 CNRS, 1418 INRA. *Responsable ; Co-responsable* : Daniel Muller (MCF UCBL).

Autres engagements en lien avec la recherche

Évaluateur Journaux de rang A

Aquatic Microbial Ecology	FEMS Microbiology Ecology	Microbiome
Aquatic Sciences	Global Ecology & Biogeography	Molecular Ecology
Biogeosciences	The ISME Journal	Plos ONE
Biology Letters	Journal of Biogeography	Research in Microbiology
BMC Bioinformatics	Land Degradation & Development	Polar Biology
Canadian J. of Microbiology	Limnology & Oceanography	Science of the total Environment
Deep Sea Research	Microbial Ecology	Transitional Waters Bulletin

Évaluateur pour des agences de financements de la recherche

Agence Nationale pour la Recherche

Comité Français d’Évaluation de la Coopération Universitaire et Scientifique avec le Brésil

COMSATS Institute of Information Technology au Pakistan (Referee)

Écosystèmes Côtiers et continentaux

Fondation pour la Recherche pour la Biodiversité

Institut Carnot

Partnership for Research and Innovation in Mediterranean Area (Paneliste depuis 2018)

Projets Innovants du département INRA Écologie Forêts Prairies et milieux Aquatiques

Membre de Jury

Mai 2019 Hu Jie., Ph.D. Utrecht University. Utrecht, Pays-Bas. *Rapporteur*

Mars-Juin 2018 Concours CRCN INRA n°11.

Mai 2017 Alix Mas, Doctorat. Université de Rennes, France. *Examineur*

Octobre 2016 Eric Capo, Doctorat. Université Grenobles Alpes, France. *Examineur*

Août 2013	Najwa Taïb. Doctorat. Université Clermont-Ferrand, France. <i>Examineur</i>
Juillet 2012	Pier L. Buttigieg, Ph.D. Jacobs University, Allemagne. <i>Rapporteur</i>
Mai 2012	Laig Kermarrec, Doctorat Université de Savoie, France <i>Examineur</i>

Autres responsabilités

2019 –	Éditeur associé du journal Microbiome
2019 –	Éditeur associé du journal Environmental Microbiome
2016 – 2020	Représentant élu au Conseil Scientifique du département EFPA.
2016 – 2021	Membre de la Commission Scientifique Spécialisée INRA (Biologie des Populations et Écologie).
2014 – 2016	Représentant français au sein de l'action COST EU ES1103 Microbial ecology & the earth system: collaborating for insight and success with the new generation of sequencing tool.
2015 – 2019	Membre du groupe de réflexion sur la thématique « Agri » du métaprogramme métagénomiques des systèmes Microbiens (MEM).
2012– 2014	Encadrant et conseillé en bioinformatique et gestion de base de données pour le Microbial component of the Census of Antarctic Marine Life.
2010 –	Correspondant formation INRA pour l'UMR1418
2011– 2015	Représentant Élu au Conseil de Laboratoire (UMR5557-USC1364) 2011-15

Encadrements

Direction de thèse

Sous réserve d'obtention de l'habilitation à diriger les recherches :

Marine Durand (Doctorante UCBL, Écologie Microbienne) – Bourse de l'École Urbaine de Lyon – Université de Lyon.

Sujet : Processus et conséquences de la bioremédiation en milieu urbain

Début : Octobre 2019 / *Fin :* Octobre 2022

Co-directrice HDR : C. Granjou

Dérogation accordée par l'École Doctorale :

Le Thi Huong (Doctorante UCBL, Écologie Microbienne) – projet Teciteasy. Bourse 911 de l'ambassade de France au Viet Nam et Institut pour la Recherche et le Développement (IRD).

Sujet : Impact du changement d'utilisation des terres et des pratiques agricoles sur la diversité et le fonctionnement des bactéries .

Début : Mars 2015 / *Fin :* Octobre 2018 (Note : Congés maternité de Mars à Juin 2018)

Co-directrice HDR : E. Rochelle-Newall, IRD

3 articles publiés, 1 article soumis, 1 article en préparation.

Co-direction de thèse

- Li Mei (PhD. Student, Department of Ecology and Biodiversity, Utrecht University). Bourse du Conseil Scientifique Chinois.

Sujet : Rhizosphere bacterial interactions and plant health: from characterization to validation and manipulation.

Début : Janvier 2019 / *Fin :* Décembre 2021.

Directeur : G. Kowalchuck, Utrecht University

1 article publié, 1 article soumis, 2 en préparation

- Lise Alonso (Doctorante UCBL, Écologie Microbienne) – projet Lascaux. Direction régionale des affaires Culturelles Aquitaine.

Sujet : Hétérogénéité spatio-temporelle du microbiote de la grotte de Lascaux.

Début : Octobre 2014 / Fin : Août 2018

Directeur HDR : Y. Moëgne-Loccoz, UCBL

2 articles publiés, 1 article soumis, 2 articles en préparation.

Encadrements BTS, Master et Postdoc

NB : nos locaux étant en travaux depuis Janvier 2019 (plan Campus), les conditions d'encadrement de stage de recherche sont particulièrement difficiles. De nouveaux locaux devraient être disponibles à la rentrée 2021.

- 2017 Clémentine Sémaille, Master 1. Microbiologie. Université Lyon I.
- 2016-2017 Alessandro Florio, post-doc ANR Agrobiosphère AZODUR. Co-encadrement avec Xavier Le Roux (Écologie Microbienne, Lyon).
- 2016-2017 Mylène Hugoni, post-doc ANR Agrobiosphère Wheatamix. Co-encadrement avec Xavier Le Roux (Écologie Microbienne, Lyon).
- 2016 Louisa Haniche, License Biologie. Stage volontaire Université Lyon I.
- 2016 Tania Trasante, Master2 Microbiologie. Université Lyon I. Co-encadrement avec Xavier Le Roux (Écologie Microbienne, Lyon).
- 2015-2016 Farhan Hafeez, post-doc BiodivERsA. Co-encadrement avec Franck Poly (Écologie Microbienne, Lyon).
- 2015 Tania Trasante, Master 1 : Master Sciences pour l'Environnement. Université Montpellier 2. Co-encadrement avec Xavier Le Roux (Écologie Microbienne, Lyon).
- 2014 Lise Alonso, Master 2 : Diagnostic Microbiologique : approches innovantes. Université Toulouse 3. Co-encadrement avec Emilie Liautey (CARTELE, Université Chambéry Mont-Blanc)
- 2013 Imen Medhioub, Master 2 Microbiologie. Université Lyon I. Co-encadrement avec Xavier Le Roux (Écologie Microbienne, Lyon).
- 2012 Dr Ho Tu Cuong, post-doc Hoa Sen LOTUS (6 mois).
- 2010 – 2011 Amélie Cantarel, post-doc BiodivERsA. Co-encadrement avec Franck Poly (Écologie Microbienne, Lyon).
- 2009 – 2010 Maxime Dumont, post-doc BiodivERsA. Co-encadrement avec Franck Poly (Écologie Microbienne, Lyon).
- Oct.-Dec 2010 Nella Leclère ; BTS Bioanalyses et contrôles
- 2010 Rémi Fallavollita, Master 1 Microbiologie. Université Lyon I. Co-encadrement avec Sonia Czarnes (Écologie Microbienne, Lyon).
- 2008 – 2009 Pier Buttigieg, Master 2 Européen Marine Genomics. Max Planck Institute für Marine Microbiologi (Allemagne). Co-encadrement avec Renzo Kottman (MPI, Bremen, Allemagne).
- 2007 Olivier René, Master 1 Microbiologie fondamentale et appliquée, Université de Rennes. Co-encadrement avec Corinne Bouvier (Écosystèmes Lagunaires, Montpellier).

Enseignement

NB : N'étant pas Enseignant-Chercheur, l'essentiel de mes activités d'enseignement est associé à des cours et travaux dirigés donnés dans le cadre de trois cours avancés en traitement de données NGS mis en place initialement avec deux collègues américains Alison Murray (Desert Research Institute, USA) et Craig Herbold (Université de Vienne, Autriche) ; puis adaptés aux besoins des chercheurs du CIRAD avec Hervé Sanguin (BGPI, Montpellier) et Corinne Vacher (INRA Bordeaux).

2018 Cours Magistraux et Travaux Dirigés en analyses de données de séquençage haut débit en lien avec l' « Arctic Science Summit, Polar 2018 » à Davos, Suisse ; (24h ETD) niveau chercheur débutant et confirmé. Enseignement en anglais.

2014 Cours Magistraux et Travaux Dirigés en analyses de données des nouvelles techniques de séquençage ; CIRAD Montpellier ; (24h ETD) niveau chercheur débutant et confirmé.

2012 Cours Magistraux et Travaux Dirigés en analyses de données de pyroséquençage en lien avec l'« International workshop on NGS at the poles » à Liège, Belgique ; (24h ETD). niveau chercheur débutant. Enseignement en anglais.

2010 Cours Magistraux en Écologie, Générale, niveau License et M1. Institut Génie de l'environnement écodéveloppement. (18h ETD).

Collaborateurs principaux

Internationaux

Bahn, M., Innsbruck University (Autriche)

Bardgett, R., Manchester University (Royaume-Uni)

Friman, V. York University (Royaume-Uni)

Gleixner, G., Max Planck Institute (Allemagne)

Hafeez, F., University Islamabad (Pakistan)

Jousset A. Utrecht University (Pays-bas)

Kowalchuck, G. Utrecht University (Pays-bas)

Murray A., Desert Research Institute, Reno (USA)

Salles, J. Grøningen University (Pays-Bas)

Wei Zhong, Nanjing Agricultural University (Chine)

Nationaux

Barot, S, IRD, Paris

Bloor, J, INRA, Clermont-Ferrand

Buée, M, INRA, Champenoux

Clément, JC, Université de Savoie MB, Chambéry

Crouzet, O, INRA, Versailles-Grignon

Enjalbert, J, INRA, Versailles-Grignon

Fernandez, M, UCBL, Lyon

Foulquier, A. Université Grenoble Alpes, Grenoble

Huon, S, Université Pierre & Marie Curie, Paris

Klumpp, K, INRA, Clermont-Ferrand

Le Roux X., INRA, Lyon

Lavorel S, CNRS, Grenoble

Leflaive, J, Université Toulouse 3, Toulouse

Louault, F, INRA, Clermont-Ferrand

Luis, P, UCBL, Lyon

Moënné-Loccoz, Y., UCBL, Lyon

Nazaret, S., CNRS, Lyon

Ribolzi, O, IRD, Toulouse

Rochelle-Newall, E, IRD, Paris

Uroz, S, INRA, Champenoux

Synthèse des travaux de recherche

Préambule

Les microorganismes sont au cœur du fonctionnement des écosystèmes de notre planète. Leur distribution, leur diversité, leur fonctionnement et plus généralement les interactions entre eux et avec leur environnement font de l'écologie microbienne la discipline la plus polymorphe de l'Écologie. Ainsi, si j'ai commencé ma carrière scientifique en étudiant la distribution et la diversité de la fraction mobile des communautés bactériennes des océans, le bactérioplancton marin, en confirmant l'existence de grands patrons de biogéographie déjà observés pour d'autres phyla, j'ai également pu étudier comment les communautés bactériennes terrestres ont su développer des capacités de résistance, de résilience et d'adaptation face aux multiples variations environnementales et aux pressions liées aux activités humaines à l'échelle locale, régionale ou globale. En m'appuyant sur de solides compétences en écologie théorique, j'ai incorporé à l'écologie microbienne des concepts fondamentaux en écologie générale, et mis en œuvre des approches de radiation adaptative afin de tester en laboratoire des concepts d'évolution des communautés microbiennes. J'ai de plus pris le soin de développer des approches permettant de mieux comprendre comment les interactions positives, telle que la facilitation, ou négative, comme la compétition pour des ressources, permettaient de mieux prédire la capacité d'une communauté à résister à une invasion. Plus récemment, j'ai intégré la notion de fourniture de services écosystémiques à mes travaux sur le lien entre diversité et fonctionnement microbiens pour examiner l'importance de ce compartiment pour le bien-être de la société.

Durant ma carrière, je pense ainsi avoir réalisé deux mobilités importantes dans mes recherches : la première en intégrant les concepts d'écologie générale et d'évolution dans les études des communautés microbiennes, notamment des groupes fonctionnels microbiens impliqués dans le cycle de l'azote dans les sols, et leurs interactions avec les plantes ; la seconde en me tournant vers des partenaires socio-économiques et des porteurs d'enjeux pour mieux intégrer les acteurs microbiens dans la compréhension des réponses des écosystèmes, et à terme dans la prise de décision dans la gestion environnementale. Ce mémoire visera donc à illustrer l'évolution de mes travaux en soulignant ces changements de perspective, mais aussi comment les activités précédentes ont pu influencer les suivantes.

Chapitre I. Étudier les micro-organismes, leur diversité, leur distribution géographique, leurs réponses aux pressions environnementales, et leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes

Les communautés microbiennes sont sous l'influence de nombreux facteurs environnementaux, à différentes échelles, et en constante interaction avec les communautés issues d'autres écosystèmes ou celles vivant en étroite relation avec d'autres organismes végétaux ou animaux (Loreau *et al.*, 2001). Cependant, alors qu'elles jouent un rôle prépondérant dans le fonctionnement des écosystèmes, il est étonnant de constater qu'en comparaison aux communautés de « macro-organismes », il existe peu d'études sur la relation entre diversité et fonctionnement chez les microorganismes, et qu'en fait, dans la grande majorité des modèles de changements globaux, la composition en espèces des microorganismes n'est pas considérée comme pertinente (Reed & Martiny, 2007).

Cette omission est généralement expliquée par le manque d'outils d'identification des espèces microbiennes, et en particulier pour les bactéries, de l'impossibilité de cultiver la totalité des espèces présentes dans la communauté. Cependant, au début des années 1980, les microbiologistes ont vécu une véritable révolution dans la découverte et la description des microorganismes, grâce à l'utilisation des techniques de biologie moléculaire, telles l'amplification et le séquençage de l'ARNr 16S bactérien des communautés environnementales (Woese *et al.*, 1985). Ainsi l'utilisation prépondérante de ces techniques afin d'étudier les communautés bactériennes du plancton marin a engendré une quantité massive d'information sous forme de séquences d'acide nucléique rapportées aux banques de données publiques (ex. GenBank). Ces registres, mis à jour quasi quotidiennement depuis bientôt quarante ans sont comparables à ceux entretenus par les ornithologues depuis de nombreuses décennies, et qui ont été par exemple à la base de la description des aires de répartition des espèces d'oiseaux sur notre planète. La première étape de mes travaux de thèse fut ainsi de répertorier l'ensemble des séquences ribosomales d'ADNr 16S de bactérioplancton échantillonnées à la surface des milieux océaniques, en prenant soin d'inclure les données environnementales et géographiques rapportées dans chaque publication. Ensuite, j'ai assemblé ces séquences en groupes de haute similarité (aussi dénommés ribotypes), reconnus comme étant proches de la définition d'une espèce bactérienne, avec tous les biais que cela comporte (voir plus bas). Cette approche *in silico* avait principalement pour but d'apprécier le nombre de ribotypes distincts accessibles dans GenBank, c'est-à-dire la richesse en espèce connue de ces micro-organismes, après deux décennies d'échantillonnage. Nos résultats ont montré que la richesse en séquences d'ADNr 16S du bactérioplancton marin au sein de ces nombreux échantillonnages d'eau de mer de surface était plus limitée que celle estimée théoriquement, et présentait une étonnante redondance à travers le globe (Hagström *et al.*, 2002).

En outre, une des clés de voûte de la relation entre la diversité et le fonctionnement de leur écosystème est leur répartition géographique à différentes échelles. En effet, à cause de leur taille réduite et de leur facilité de dispersion, la plupart des microorganismes sont traditionnellement

considérés comme cosmopolites (Baas-Becking, 1934), ce qui exclurait un assemblage structuré en communautés locales. Cette dernière assumption impliquerait donc que l'ensemble des fonctions remplies par le compartiment bactérien pourrait être assuré indépendamment de leur répartition géographique dans l'écosystème marin. En assumant, comme nous l'avons fait dans ces travaux, que les séquences similaires d'ADNr 16S puissent être groupées en ribotypes représentatifs des espèces bactériennes, nous avons donc examiné la distribution géographique de cette diversité à l'échelle mondiale, en nous appuyant sur la même approche *in silico*. Nous avons donc pu mettre en évidence l'existence de modèles de distribution (ex. endémique ou cosmopolite) des communautés bactériennes marines, en fonction des zones climatiques qu'elles occupaient ce qui contredisait en partie le paradigme régnant quant à la distribution des bactéries (Pommier *et al.*, 2005) (Fig.3).

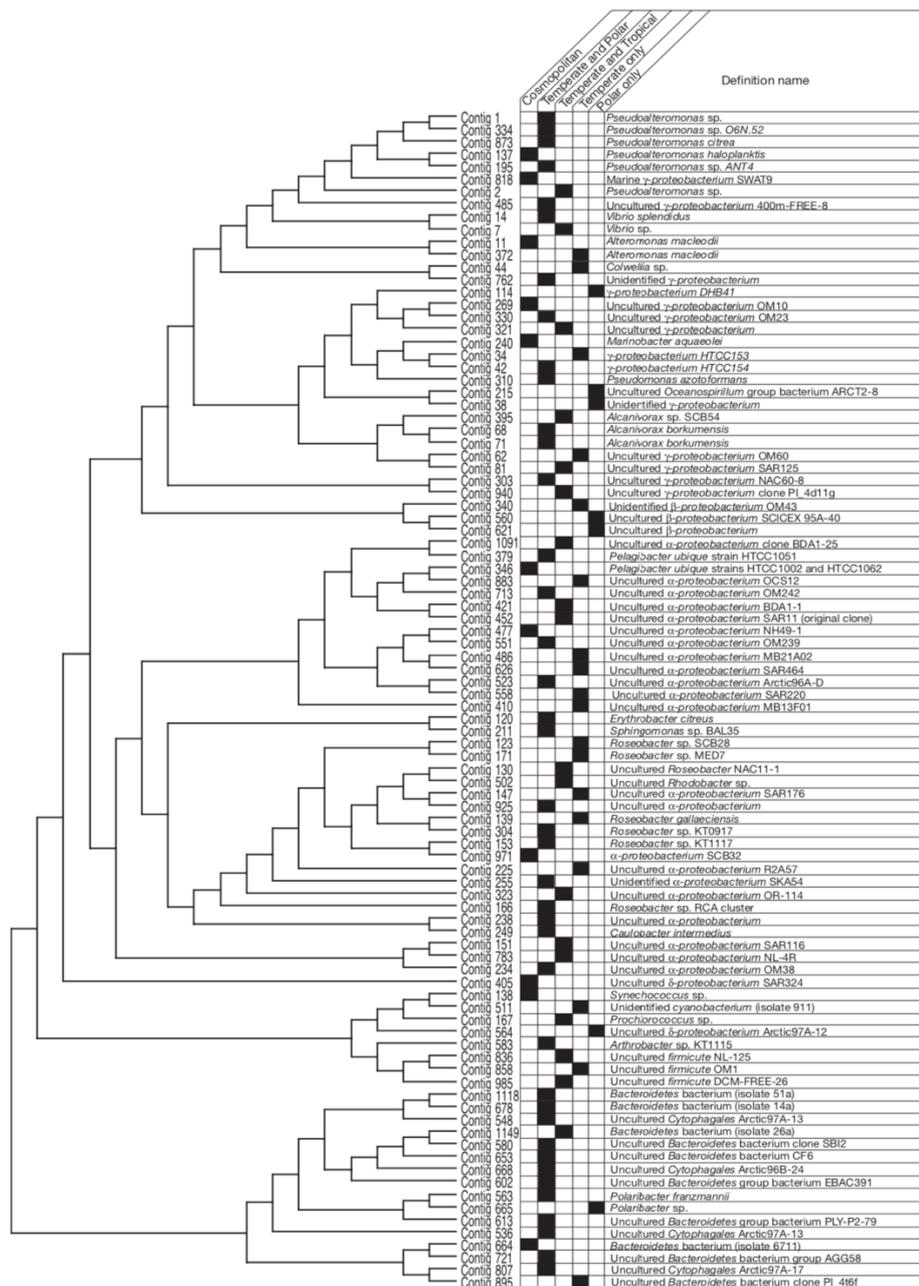


Fig. 3. Arbre phylogénétique de maximum de similarité entre ribotypes (contigs de séquences codant l'ADNr 16S) issus des bases de données (en 2004) et leurs patrons de distribution à l'échelle globale ; issu de Pommier, T. *et al.*, 2005.

Nous avons ensuite testé la validité de ces modèles de distribution en comparant la composition et la structure des communautés bactériennes pélagiques obtenues grâce à une analyse plus conventionnelle de bibliothèques de clones des gènes codant pour l'ADNr 16S bactérien, provenant d'échantillons collectés sur le terrain à différents endroits de la planète. Afin d'obtenir des résultats précis et comparables, nous nous sommes appliqués à i) respecter une méthode d'échantillonnage identique à chaque localité, ii) à extraire l'ADN de chaque échantillon suivant la même méthodologie, iii) à amplifier par PCR la même quantité d'ADN, au sein de la même réaction, iv) à cloner la même quantité d'amplicons pour chaque réaction, v) à sélectionner les séquences arborant des critères stricts de qualité et de longueur et vi) à séquencer suffisamment de clones d'ADNr 16S pour que nos échantillons soient statistiquement représentatifs de chaque communauté. Les résultats de cette étude *in situ* ont confirmé que la richesse en espèce des bactéries marines des eaux de surface suivait des patrons géographiques à l'échelle globale, notamment un gradient latitudinal marqué (Fig. 4), semblable à celui observé chez les plantes et les animaux (Pommier *et al.*, 2007). Cette étude a en outre démontré le nombre très limité d'espèces présentant une distribution cosmopolite, rejetant à nouveau l'hypothèse du « tout est partout » de Baas-Becking (Baas-Becking, 1934). Malgré la prédominance de ribotypes uniques à chaque site d'échantillonnage, les communautés bactériennes marines étaient assemblées de façon similaire à travers le globe, c'est-à-dire que les mêmes groupes taxonomiques étaient également répartis entre les échantillons, suggérant que les forçages écologiques structurant ces communautés localement s'exerçaient de façon similaire.

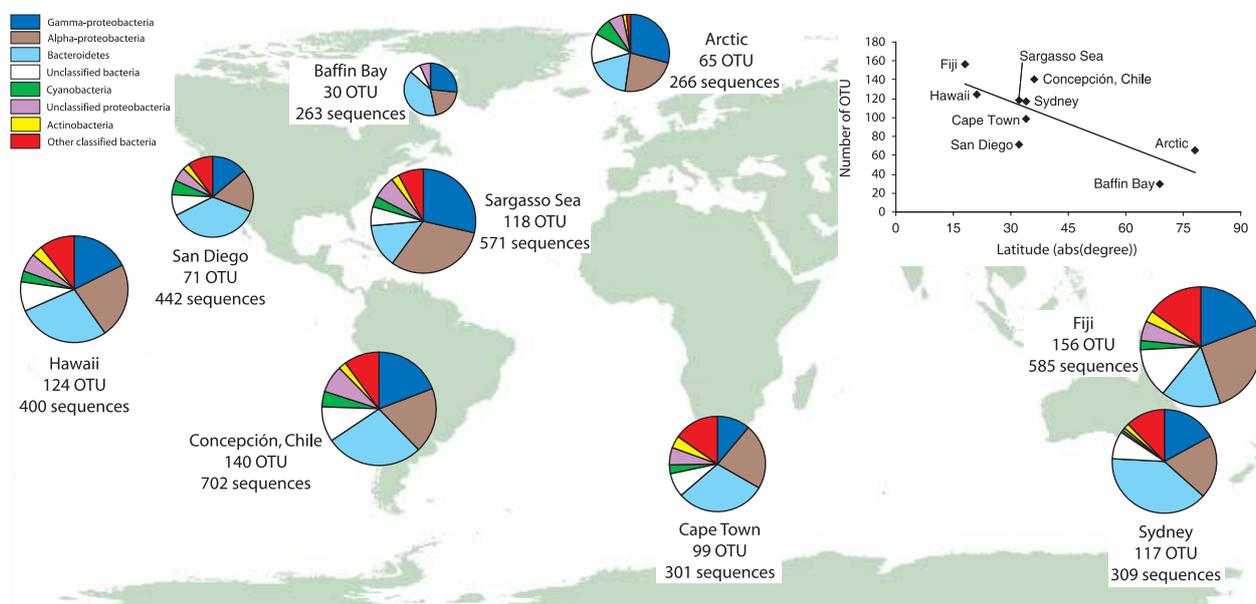


Fig. 4. Échantillonnage global de neuf communautés de bactérioplancton marin de surface (~5m) à l'échelle globale. La richesse locale en OTUs et le nombre de séquences obtenues par clonage sont indiqués en complément de la distribution des grandes classes taxonomiques échantillonnées (légende en haut à gauche). La taille de chaque camembert est proportionnelle à la richesse locale. La relation négative entre richesse et latitude (i.e. gradient latitudinal de richesse) est indiquée en haut à droite ($R^2=0.51$; $p<0.005$) ; issu de Pommier, T. *et al.*, 2007.

Même si notre échantillonnage et les approches de clonage peuvent paraître rudimentaires au regard des nouvelles approches de séquençage haut débit et des moyens aujourd'hui mis en œuvre pour caractériser la diversité des microbes de l'océan (comme par exemple les expéditions de Tara) (Guidi *et al.*, 2016), ces travaux ont apporté à l'époque une nouvelle perspective de la diversité des bactéries marines et de sa distribution à l'échelle globale. Ils m'ont également permis de mieux apprécier l'importance de la diversité spécifique des différentes communautés bactériennes à travers un environnement totalement connecté, mais particulièrement changeant. Ce constat impliquait donc d'être particulièrement attentif aux liens entre la diversité et le fonctionnement de ces écosystèmes.

Comme mentionné un peu plus haut, il est primordial de souligner que la mesure de la richesse en espèce des microorganismes et de sa biogéographie sont dépendantes de la méthode de regroupement des séquences représentant la même espèce, ou ici le même ribotype. L'usage habituel de niveaux de similarité entre les séquences d'ADNr pour distinguer les espèces entre elles (souvent acceptée à 97%) reste malheureusement arbitraire, car il ne reflète pas la vitesse d'évolution spécifique à chaque espèce. Ainsi, avec ce type de regroupement, la richesse d'une espèce ayant une tendance à rapidement se diversifier, et donc à produire plus de descendances arborant des séquences ribosomales variables à un moment donné, mais pas forcément des fonctions strictement différentes, pourrait être surévaluée. Alors que deux espèces portant des fonctions drastiquement différentes, mais avec des séquences ribosomales présentant peu de divergence pourraient être alors considérées comme une seule et même espèce ; ceci impliquant une sous-estimation de la richesse. Une alternative est d'utiliser la distance patristique (c'est-à-dire la distance des branches) séparant les nœuds d'un arbre phylogénétique, construit suivant un modèle d'évolution adapté aux gènes d'ADNr. Même s'il n'inclut pas la variabilité fonctionnelle de chaque taxon présent (il faudrait pour cela construire des arbres avec les génomes complets), il permet le regroupement de séquences sur la base de modèle d'évolution incluant les changements de conformation en 2D et 3D de la sous-unité transcrite, et donc de son potentiel fonctionnement : la variabilité entre taxon est donc majoritairement estimée sur les bases fonctionnellement décisives (ex. celle codant pour la première base de chaque codon) que sur une grossière similarité. Afin de faciliter l'utilisation de cette approche plus rigoureuse, nous avons développé un logiciel libre d'accès, RAMI, qui permet à l'utilisateur de construire des unités opérationnelles taxonomiques basées sur la distance patristique entre les séquences présentes dans un arbre phylogénétique, et de calculer les indices phylogénétiques caractérisant leurs communautés (Pommier, *et al.*, 2009). En particulier, l'indice net de relation (NRI) permet d'estimer la structure phylogénétique d'une communauté, c'est-à-dire sa tendance à être composée d'espèces proches phylogénétiquement (Fig. 5).

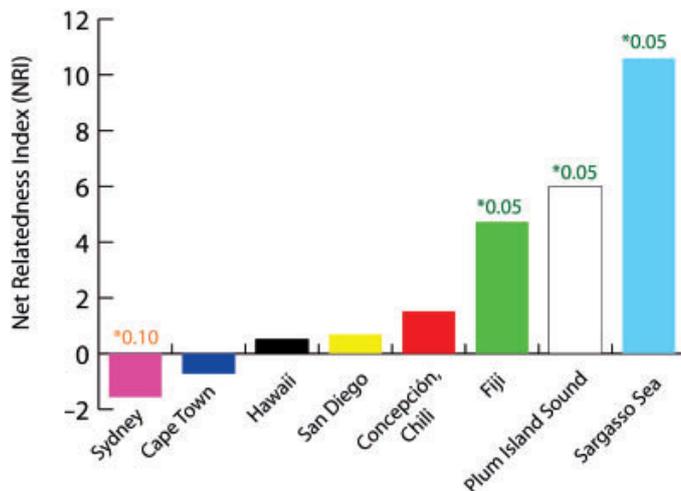


Fig. 5. Comparaison de l'indice net d'appariement (NRI) phylogénétique pour huit communautés réparties sur le globe.; issu de Pommier, T. et al., 2009

En utilisant le set de données de notre échantillonnage globale associé au séquençage réalisé dans le détroit de l'île de Plum (USA) (Acinas et al., 2004), nous avons ainsi mesuré la variabilité du NRI caractérisant chaque communauté. De fortes valeurs de NRI indiquent une tendance au regroupement phylogénétique (clustering) tandis que des valeurs négatives une tendance à la sur-dispersion. Les communautés issues des eaux de surfaces des Fiji, du détroit de l'île de Plum et de la mer des Sargasses sont significativement (two-tailed P-test < 0.05) composés d'espèces phylogénétiquement proches, à comparer à celles des autres sites d'échantillonnage, en particulier de celle échantillonnée au large de Sydney (Australie) dont le signal phylogénétique est très dispersé (P = 0.10). Autrement dit, les trois communautés arborant un indice NRI positif avaient tendance à produire beaucoup de descendances phylogénétiquement proches (clustering), suggérant peu d'évolution entre les différents clusters de séquences, tandis que la communauté échantillonnée au large de Sydney (Australie) arborait au contraire des clusters fortement distants entre eux phylogénétiquement, suggérant une adaptation plus lente de ces clusters.

Cette approche comporte malheureusement un gros défaut : elle est particulièrement gourmande en ressources informatiques pour construire un arbre phylogénétique et est donc mal adaptée aux nouvelles générations de séquençages (NGS) produisant plusieurs centaines de milliers de séquences.

D'autre part, un des facteurs pouvant influencer la richesse observée en espèce est également la présence de multiples opérons de l'ADNr au sein du même génome, et leur variation intra-génomique. Le nombre moyen de copies en ADNr 16S des bactéries marines étant estimé à environ 2,5 avec assez peu de variabilité (Acinas et al., 2004), nous avons utilisé un autre modèle microbien, les picoeucaryotes marins, comportant de nombreuses copies en ARNr pour évaluer ce facteur. Nous avons donc analysé la composition en opéron d'ARNr présent sur un fosmide d'une espèce de picoeucaryote marin prélevé dans la baie de Blanes (Espagne). Ainsi la présence de 5,5 copies identiques et en tandem du même opéron sur ce fosmide a confirmé l'importance des variations inter-génomiques

pour expliquer la grande diversité de cette partie du plancton marin (Massana *et al.*, 2008). Ces résultats soulignent également que les approches quantitatives utilisant le nombre de séquences d'ARNr 16S présentes dans un produit de PCR sont complètement dénuées d'intérêt. L'outil de PCR quantitative est au contraire plus adapté à ces questions puisqu'il compare le nombre de copies amplifiées à celui d'une référence interne à la concentration connue.

Au-delà de ces considérations techniques, il est impératif de prendre en compte les conditions environnementales pour évaluer les variations de composition des communautés microbiennes locales et leur distribution géographique à différentes échelles. Ainsi, en associant les techniques de culture standard et par dilution aux outils de biologie moléculaire permettant de décrire les communautés microbiennes (DGGE et bibliothèques de clones), nous avons mis en évidence le recouvrement annuel des répartitions géographiques des espèces bactériennes aquatiques issues des écosystèmes d'eau douce dans les écosystèmes saumâtres à l'échelle plus restreinte de la Mer Baltique. Cette approche multidisciplinaire a ainsi permis de mettre en évidence la succession d'espèces typiques de leur environnement d'origine (eaux douces ou saumâtres), mais également de la saison (et des conditions environnementales) favorisant leur croissance (Riemann *et al.*, 2008).

Dans la même veine, en utilisant les techniques les plus poussées du séquençage à haut débit de fragments d'ADN, telles que le pyroséquençage 454 Roche®, nous avons également démontré que la distribution à l'échelle locale de la diversité bactérienne dépendait également des barrières écologiques entre les écosystèmes côtiers et pélagiques dans la baie de Blanes en Espagne, maintenant certaines espèces à des concentrations cellulaires très faibles (Pommier *et al.*, 2010), qu'elles appartiennent aux compartiments libres ou attachés aux particules de la colonne d'eau (Crespo *et al.*, 2013).

Dans un effort de synthèse des communautés de bactérioplancton marin spécifiques du milieu polaire, nous avons également démontré que les zones les plus froides de notre planète sont occupées par des communautés aux compositions plus proches entre elles qu'avec celles géographiquement proches (Ghiglione *et al.*, 2012).

Enfin, afin d'apprécier le niveau de conservatisme phylogénétique des aires de répartition des espèces bactériennes, c'est-à-dire la tendance d'une espèce à hériter de la biogéographie de son ancêtre, nous avons analysés en détails les informations collectées lors de la première grande campagne océanographique à l'échelle mondiale et faisant appel aux séquençages massifs de grandes banques de fosmides, le Global Ocean Survey (Rusch *et al.*, 2007). La notion de conservatisme phylogénétique s'appuie sur le principe que des espèces phylogénétiquement proches partageraient des traits biologiques similaires et devraient donc a priori avoir la même capacité à occuper des aires de répartition semblables et à résister de la même manière aux pressions de l'environnement (Webb *et al.*, 2002). Dans cette étude, nous avons donc utilisé les données de plusieurs échantillons éloignés de plus de 8 000 km afin d'étudier le « turnover phylogénétique » au sein des communautés bactéries marines, c'est-à-dire le

recoupement phylogénétique entre plusieurs communautés plus ou moins proches géographiquement, et l'influence des pressions environnementales à de larges échelles spatiales. Nos résultats ont démontré que les filtres environnementaux déterminaient l'assemblage des communautés bactériennes non seulement au niveau de l'unité taxonomique opérationnelle, mais aussi jusqu'aux lignées phylogénétiques profondes (Fig. 6). Si ce patron s'observe dans l'ensemble de l'arbre phylogénétique construit à partir des séquences d'ADNr 16S, certaines nuances peuvent être apportées pour certaines classes particulièrement compétitives dans le milieu oligotrophe marin, tels que les alpha *Protéobactéries* (Pommier *et al.*, 2012).

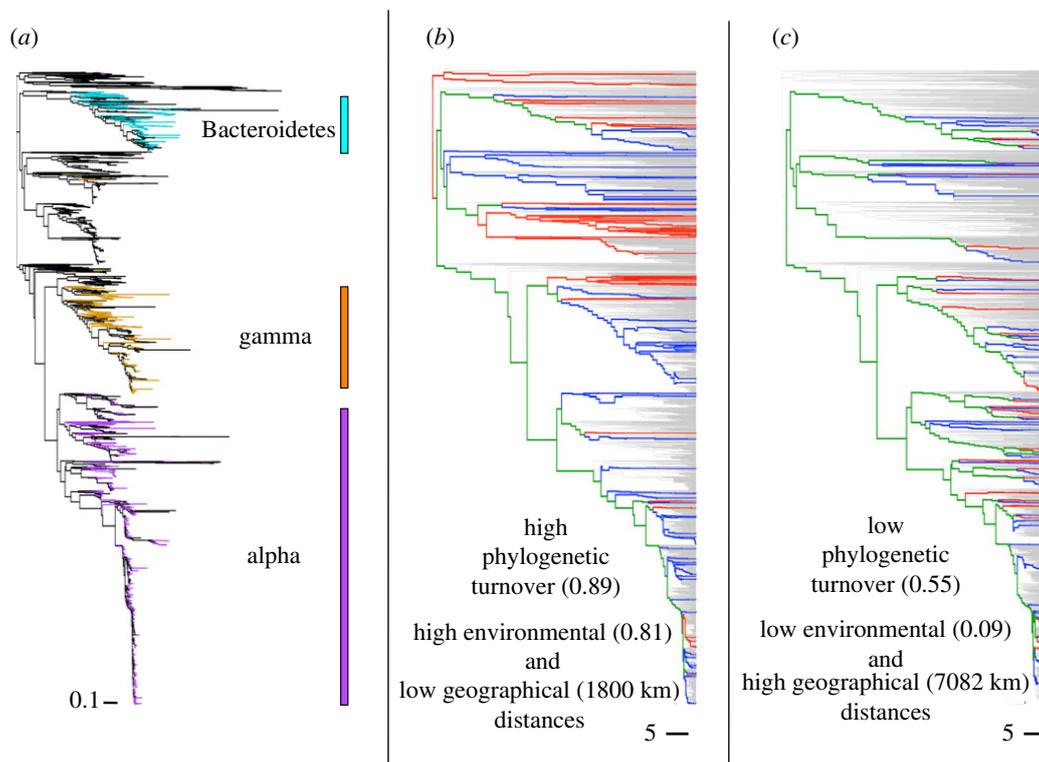


Fig. 6. Illustration du « turnover » phylogénétique (TP) au sein de communautés de bactérioplancton marin. (a) Arbre phylogénétique de maximum de similarité à partir des 3228 séquences d'ADNr 16S extraits du Global Ocean Survey. Trois grands clades taxonomiques se distinguent par leur branches colorées (turquoise : *Bacteroidetes* ; orange: γ -*Proteobacteria*; violet : α -*Proteobacteria*; noir : affiliation autre, ou ambiguë). (b) Même arbre que (a), mais présenté comme un chronogramme, *i.e.* la longueur des branches est proportionnelle au temps évolutif (arbitraire) ; Focus sur les communautés des sites au large de la baie de Chesapeake (branches rouges), et du Golfe de Mexico (branches bleues) arborant le plus haut TP (89%) entre communautés. Les branches vertes indiquent les membres communs aux 2 communautés. (c) Focus sur les communautés des sites du golfe du Maine (branches rouges) et des îles Galapagos (branches bleues) arborant le plus bas TP (55%) entre communautés (55%) ; issu de Pommier, T. *et al.*, 2012

Tous ces résultats issues des premières années de ma carrière scientifiques indiquent que les communautés bactériennes marines, malgré le fait qu'elle ne subissent aucune barrière à leur distribution à l'échelle du globe (les océans sont connectés entre eux) suivent une distribution spatiale et une succession temporelle dépendantes non seulement des variations environnementales, mais aussi de leurs structures et de leurs compositions en espèces adaptées à ces variations locales.

Une partie de mes travaux de recherche se sont également tourné vers l'analyse de ce type de relations aux seins des systèmes aquatiques continentaux, en réalisant un changement d'échelle de façon en

comprendre l'impacts de différentes modes de gestion des terres dans des incubations d'eau en micro et mésocosmes, mais également le long d'une rivière accumulant les différents usages des terres le long d'un bassin versant. Ces études sont d'autant plus importantes que les effets de différents forçages sur le milieu terrestre peuvent avoir de nombreux impacts sur l'écosystème aquatique adjacent. Ainsi, afin de mieux comprendre les effets de contaminants organiques agricoles sur la dynamique de la diversité aquatique, nous avons suivi la diversité, la structure et le fonctionnement de communautés bactériennes lacustres exposées à des eaux de ruissellement de sols amendés selon différentes pratiques agricoles. Ces analyses ont été réalisées en microcosmes (Pommier *et al.*, 2014), en mésocosmes (Le *et al.*, 2016) ou *in situ* (Trinh *et al.*, 2016). Pour les premières incubations notamment, nous avons pu mettre en évidence l'impact drastique de l'utilisation de biochar (amendement issu de la pyrolyse de biomasse) dans les sols sur la structure des communautés aquatiques exposés à leur lixiviats, ainsi qu'une réduction dans les capacités métaboliques de ces communautés (Fig.7).

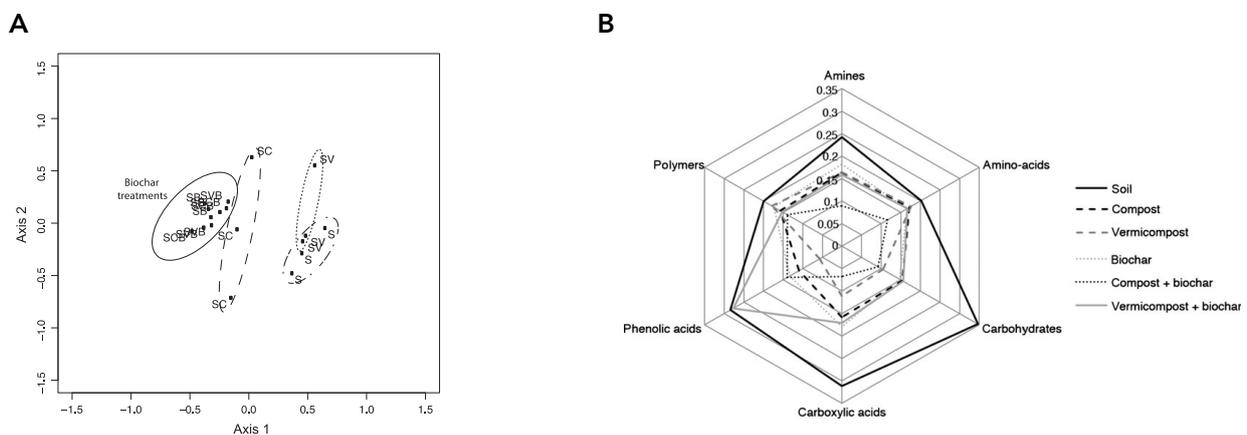


Fig. 7. Changements dans la structure et la capacité métaboliques des communautés microbiennes lacustres exposés à des lixiviats de sol seul (S), amendé de compost (SC), de vermicompost (SV), de biochar (SB) ou d'un mélange de compost et de biochar (SCB) ou de vermicompost et de biochar (SVB). A) Représentation en NMS (non-metric dimensional scaling) des différentes structures des communautés. Valeur de stress : 2D = 0.17 ; $R^2 = 0.88$; 3D = 0.094 ; $R^2 = 0.958$. Les ellipses indiquent les groupes d'échantillons statistiquement différents ($p < 0.05$). B) Impacts des différents lixiviats sur le potentiel métabolique (mesuré par des plaques EcoPlates Biolog) des communautés incubées. La position sur les 6 axes indique le potentiel de dégradation de la communauté après 96h d'incubation ; issu de Pommier, T. *et al.*, 2014.

Ces effets de composés terrestres issus de différentes pratiques agricoles sur les communautés aquatiques en aval ont été le centre d'intérêt de la thèse de Le Thi Huong, étudiante boursière de l'Université des Sciences et Technique d'Hanoï (Vietnam), que j'ai co-dirigé avec Emma Rochelle-Newall (IRD, iEES Paris). Dans sa thèse nos travaux visaient à mieux comprendre les effets des changements d'usage des terres sur la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes terrestres et aquatiques à l'échelle d'un bassin versant au Laos. A nouveau, en associant des mesures fines des changements de variables environnementales (ex. pH, température, diversité de la matière organique, etc.) et en appliquant les NGS pour décrire les communautés bactériennes associées, nous avons pu d'une part détecter les groupes

microbiens aquatiques répondant significativement à l'ajout d'eaux d'infiltrations issus de parcelles ayant reçu des apports de fertilisants organiques particuliers (Le *et al.*, 2016) (Fig. 8A), mais aussi d'identifier les liens entre des molécules de matière organique spécifiques de certains usages des terres (plantation de teck, jachère ou rotation de cultures vivrières) et certains clusters de séquences montrant des corrélations significatives avec les réseaux de co-occurrences des communautés (Le *et al.*, 2018) (Fig. 8B). Plus récemment, nous avons également mis en évidence les taxons et fonctions associées à des groupes microbiens terrestres lessivés en même temps que certaines molécules de carbone organique dissous, lors de simulation de pluie sur des parcelles menées selon différents couverts végétal. (Le *et al.*, 2019).

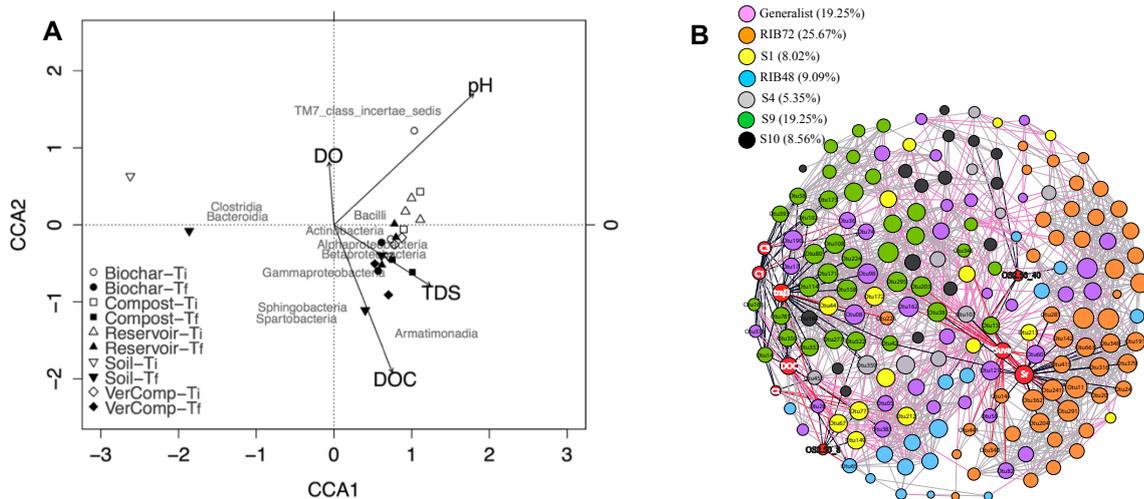


Fig. 8. Réponses spécifiques de groupes bactériens aquatiques à des perturbations d'origine anthropiques, tels que l'ajout à des mésocosmes d'eaux de filtration issues de sol fertilisés avec différents types d'intrants organiques (A), ou des réseaux de cooccurrence des communautés situés en aval de parcelles conduites selon différents usages des terres (B). L'analyse par correspondance canonique (CCA) indique les effets relatifs de variables environnementales (pH, Densité Optique (DO), Carbone Organique Dissous (DOC), Température-Densité-Salinité (TDS) sur la structure de groupes de réponse dans les mésocosmes avant et après la perturbation (A) ; issu de Le *et al.*, 2016. Les modules du réseau de cooccurrence répondant à des molécules spécifiques de la matière organique dissoute (en rouge) sont représentés par des couleurs propres à chaque site, qui sont sous l'influence d'eaux de lessivage issues de parcelles conduites selon un usage de terre bien défini, ou répondant à plusieurs usages (en mauve) (B) ; issu de Le *et al.* 2018.

L'existence de patrons géographiques chez les bactéries à l'échelle locale suggèrent donc qu'au sein d'un environnement donné, différents groupes phylogénétiques bactériens peuvent exhiber des traits phénotypiques différents pour exploiter les ressources en nutriments et leur dynamique spatiale et temporelle. Dans des écosystèmes particuliers, tel que celui de la grotte de Lascaux, Lise Alonso, doctorante co-dirigée par Yvan Moëne-Loccoz et moi-même, a ainsi pu démontré une biogéographie spécifique des communautés microbiennes, répondant plus au type de substrat que la présence de taches noires sur les parois de la grotte (Alonso *et al.*, 2018). Ces résultats sont d'autant plus étonnant que la communauté échantillonnée dans la grotte de Lascaux est clairement différentes des autres grottes de la même veine géologique, même dans les espaces exposés au tourisme (Alonso *et al.*, 2019).

Dans les écosystèmes terrestres, où la dispersion est moins facile que dans les écosystèmes aquatiques, les patrons géographiques peuvent donc être bien marqués (Ranjard *et al.*, 2010) y compris pour les communautés bactériennes telluriques impliquées dans le cycle de l'azote, – *i.e.*, les bactéries nitrifiantes et dénitrifiantes (Bru *et al.*, 2011). En découlent directement les variations des processus écosystémiques qu'elles remplissent (nitrification et dénitrification) qui sont le produit des interactions entre ces groupes fonctionnels. Ainsi, trois grands groupes de filtres environnementaux affectent directement le fonctionnement et la diversité de ces groupes fonctionnels: i) la disponibilité en substrats (azotés et carbonés), ii) les interactions avec d'autres organismes, en particulier les plantes, mais aussi d'autres microorganismes, et iii) les forçages anthropiques locaux et globaux (ex. : fertilisation intensive, pollutions secondaires, réchauffement climatique). Afin de mieux comprendre et d'évaluer l'influence des filtres environnementaux sur la diversité et le fonctionnement des communautés bactériennes du sol impliquées dans le cycle de l'azote, j'ai participé à plusieurs projets visant à décrire la diversité spécifique de ces groupes en utilisant des gènes fonctionnels impliqués dans la nitrification (*amoA*, *nxrA*) et de la dénitrification (*nirK*, *nirS* et *nosZ*).

Par exemple, nous avons analysé l'impact des nanoparticules de cuivre sur le fonctionnement et la diversité des microbes en milieu agricole en prenant pour modèle les bactéries et archées oxydant l'ammonium ; la première étape de la nitrification. Alors que la majorité des études d'écotoxicologie mettaient en œuvre des expérimentations de dose-réponse à des niveaux très forts d'exposition, nos résultats démontrent au contraire que c'est à des doses très faibles en CuO₂ que l'impact sur le fonctionnement et la structure de ces groupes fonctionnels était le plus marqué (Simonin *et al.*, 2016).

D'autre part nous avons étudié les communautés microbiennes spécifiques des bactéries oxydant le nitrite (seconde étape de la nitrification) du genre *Nitrobacter* dans des écosystèmes prairiaux du site de Jasper (USA) soumis à différents traitements liés aux changements climatiques (dépôts azotés, précipitations, température, concentration en CO₂ ou à différentes combinaisons de ces traitements). En couplant les occurrences de séquences du gène *nxrA* spécifiques de certains traitements à des modèles de traits basés sur certaines souches représentatives de différents sous-groupes de nitrifiants (Fig. 9), nos résultats ont démontré que certaines bactéries nitrifiantes semblent être généralistes et dominent la communauté des bactéries nitrifiantes dans les conditions contrôle ou des traitements sans azote, tandis que deux autres groupes semblent être spécialistes de conditions spécifiques incluant les traitements avec dépôts azotés (Le Roux *et al.*, 2016).

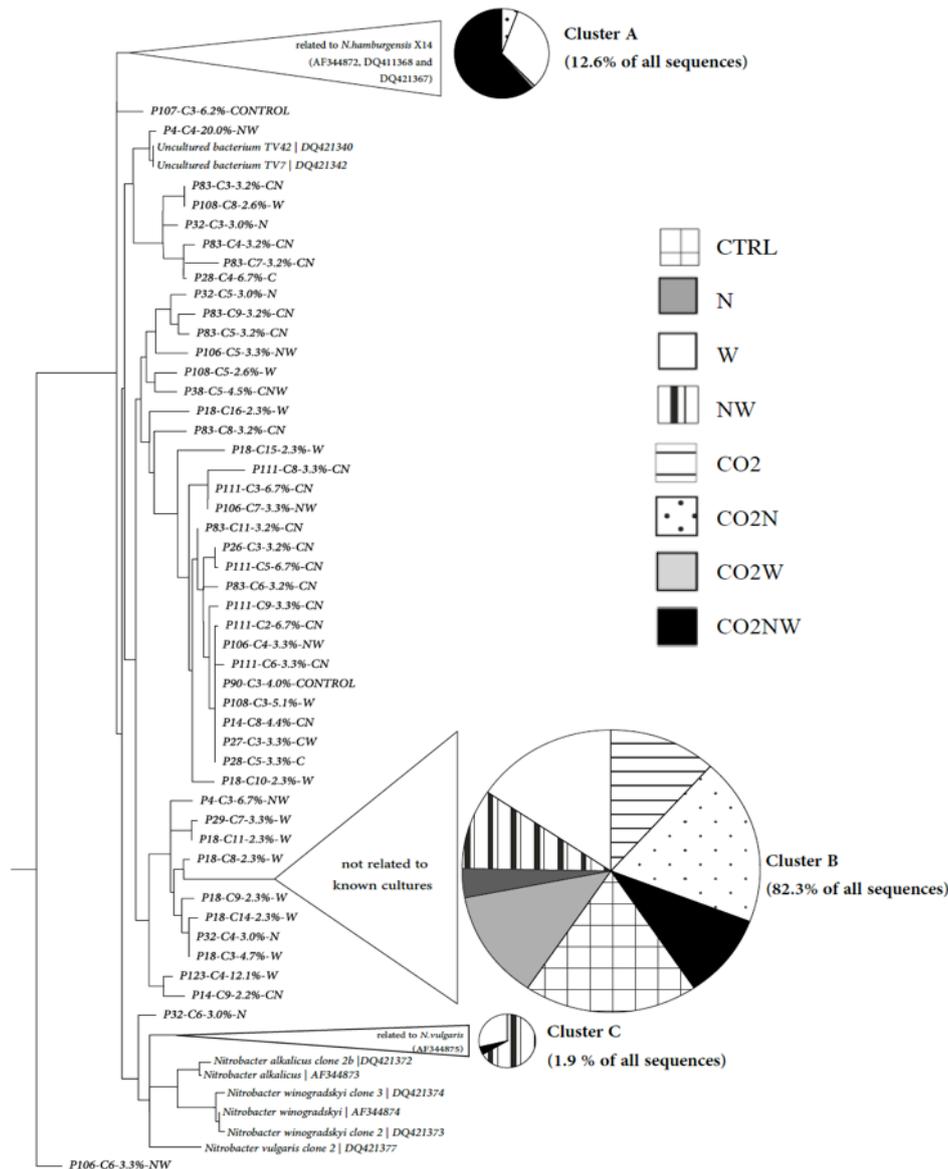


Fig. 9. Arbre de maximum de similarité du gène *nxrA* de communautés microbiennes de sol de Jasper Ridge, en Californie (USA), soumis à différents scénarii de réchauffement climatique. Les camemberts de droites indiquent le type de traitement où ont été échantillonnés les clades dans l’arbre. Issu de Le Roux et al. 2016.

En utilisant les mêmes approches de séquençage, mais en ciblant les gènes de *nirK/nirS*, codant la nitrite-réductase des bactéries dénitrifiantes des sols de prairies du Massif Central, nous avons également pu mettre en évidence deux clades sélectionnés par les traitements de réchauffement climatiques utilisés sur le site expérimental (Fig. 10). Le premier clade était dominé par des séquences associées au traitement complet (c’est-à-dire avec une humidité plus faible, température et niveau de CO₂ plus élevés), tandis que le second clade était significativement représentatif du traitement de température plus élevée uniquement.

Ces reconnaissances, au sein des communautés bactériennes *in situ*, de clades généralistes ou plus spécialistes de certaines conditions environnementales, sont au cœur de la compréhension de la capacité de résistance et de résilience de cette composante de l’écosystème. Il en découle aussi que les mécanismes de

sélection et d'adaptation des communautés bactériennes doivent être pris en compte pour mieux appréhender la stabilité du fonctionnement microbien.

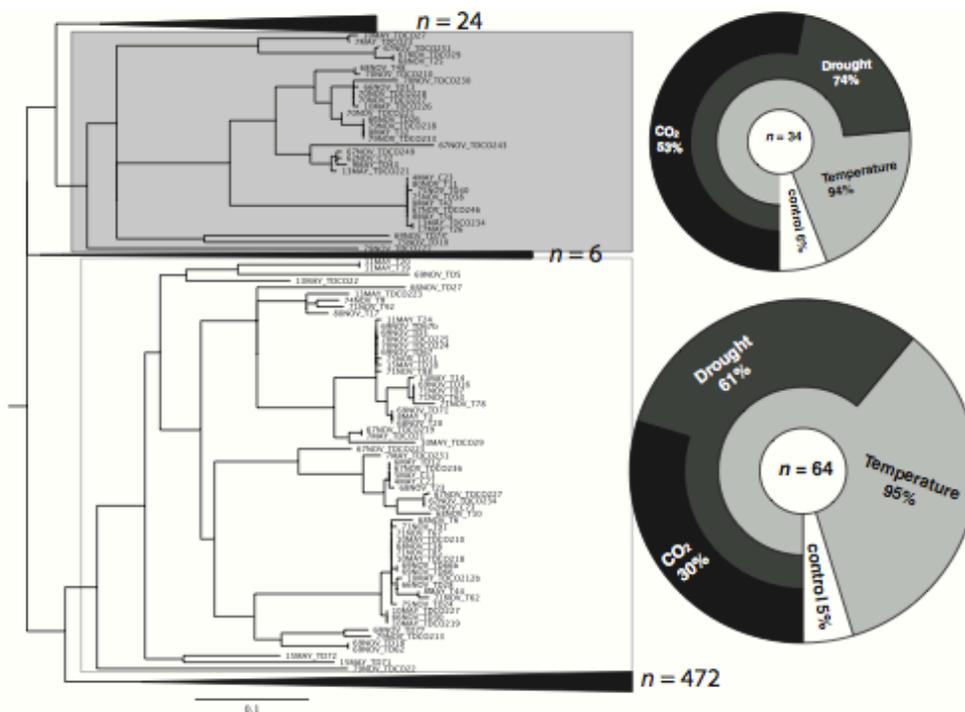


Fig. 10. Arbre de maximum de similarité du gène *nirK* de communautés microbiennes de sol de prairies de Clermont-Ferrand, soumis à différents scénarios de réchauffement climatique. Les anneaux entrelacés de droite correspondent aux traitements dominants où 2 clades sont surreprésentés. Issu de Cantarel *et al.* 2012.

En résumé, décrire la diversité, la répartition de cette diversité, son lien avec le fonctionnement de différents écosystèmes et comment différents forçages environnementaux les influencent a été au cœur de mes travaux depuis mon début de carrière. Si les approches exposées ci-dessus peuvent paraître très descriptives, elles restent essentielles en écologie microbienne du fait des difficultés d'observation des individus de ces populations et de notre capacité à les distinguer en différentes espèces ; en particulier pour les groupes fonctionnels impliqués dans 2 étapes essentielles du cycle de l'azote : la nitrification (qui transforme l'ammonium en nitrate) et la dénitrification (qui transforme l'azote minérale en azote gazeux). Ces deux processus sont en effets primordiaux pour le fonctionnement général de la biosphère car le premier produit la forme azotée préférentielle des plantes, et le second représente la perte prépondérante d'azote du système. En outre, les groupes bactériens assurant ces 2 fonctions présentent des caractéristiques écologiques très distinctes (aérobie, anaérobie, hétérotrophie, autotrophie...), et sont donc les principaux modèles d'étude de notre équipe ; sans toutefois être les seuls groupes fonctionnels étudiés.

Chapitre II. Intégrer l'écologie théorique à l'écologie microbienne et tester des concepts d'évolution grâce aux communautés microbiennes

En complément des approches exposées au chapitre précédent, j'ai souhaité donner une autre perspective à mes recherches en y intégrant les concepts et théories de l'écologie générale et de l'évolution, dans le but de mieux aborder les aspects fonctionnels des communautés microbiennes et d'étudier les relations entre diversité et fonctionnement dans cette partie de la biosphère.

La récente explosion de la recherche en écologie microbienne associée en partie aux améliorations méthodologiques mentionnées ci-dessus rend en effet possible la caractérisation des communautés microbiennes dans une mesure encore inconcevable il y a seulement quelques années. Malgré ces développements, un fort écart persiste entre le cadre théorique de l'écologie générale et celui de l'écologie microbienne. Pourtant deux caractéristiques intrinsèques des micro-organismes sont fondamentales pour améliorer notre compréhension des modèles d'écologie générale et leurs implications mécanistiques : i) leurs taux de dispersion élevés, qui offrent la possibilité de tester l'importance relative des processus de niche, stochastiques et historiques dans la structuration des communautés biologiques ; et ii) les taux élevés de spéciation avec des temps de génération courts qui conduisent potentiellement à la convergence des échelles de temps écologiques et évolutives.

Cependant, l'écologie microbienne fait toujours face au débat du concept d'espèce, qui n'est pas entièrement adapté aux micro-organismes, du fait de leur capacité d'échanger des gènes latéralement entre des lignées phylogénétiques très éloignées. Cette définition est importante pour valider les concepts d'écologie générale aux règles évolutives et d'assemblages des communautés microbiennes, mais restent assez limitante pour définir de nouveaux concepts spécifiques aux microbes. Par exemple, compte tenu de leur rôle essentiel dans la majorité des habitats, étudier la relation entre la biodiversité des microorganismes et le fonctionnement des écosystèmes est primordiale. Si cette relation a principalement été étudiée en prenant pour modèles les cycles ou processus spécifiques des nutriments tels que le cycle de l'azote (Bernhard & Kelly, 2016) ou le type de matière organique utilisée (Findlay & Sinsabaugh, 2003), cette question reste déterminante dans le cycle du carbone mais aussi pour refléter le potentiel métabolique de la communauté.

De façon générale, une question a longtemps été au centre des débats chez les écologues : Quelle est la relation générale entre la composition en espèce d'une communauté et le fonctionnement d'un écosystème ? Les écologues se sont en effet depuis longtemps intéressés à la relation entre la diversité et les processus qui régulent les flux de matières et d'énergie au sein d'un écosystème (Tilman *et al.*, 1982). Dans le contexte actuel d'érosion de la diversité (Ehrlich, 1994), d'introduction d'espèces invasives (Vitousek *et al.*, 1997), et de leurs conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes, cette problématique a reçu un regain d'intérêt (Loreau *et al.*, 2002). Même si certaines observations rejettent en partie ce paradigme, la majorité des études sur les « macro »-organismes ont démontré que le

changement en espèce d'une communauté modifie généralement le niveau de processus de l'écosystème comme la production primaire, le cycle de l'azote ou la décomposition (Hector *et al.*, 1999, Cardinale *et al.*, 2006).

Comme pour les cas d'étude de l'écologie générale, le lien entre la diversité bactérienne et le fonctionnement de l'écosystème est décrit comme positif, négatif ou neutre (Bond & Chase, 2002, Roger *et al.*, 2016). En fait, certaines études ont montré qu'une fonction générale des écosystèmes microbiens, telles que la respiration dans le sol, l'absorption des nutriments ou la synthèse de biomasse, reste inchangée et indépendante de la diversité en raison de la redondance élevée de ces fonctions (Langenheder *et al.*, 2005, Peter *et al.*, 2011). En revanche, des fonctions spécifiques entraînées par des microorganismes plus spécialisés (telles que certaines activités enzymatiques extracellulaires) peuvent être affectées par des changements de la diversité et de la composition des communautés bactériennes (Langenheder *et al.*, 2006).

Le lien entre diversité et fonctionnement est donc au centre de notre compréhension des écosystèmes et de leurs réponses à différents forçages externes. En outre, les activités humaines ont une influence sur la structure et la composition biologique des communautés, et ce à de multiples échelles spatiales et temporelles. Par voie de conséquence, ces changements de biodiversité modifient le fonctionnement des écosystèmes en modifiant leurs propriétés, ainsi que les biens et les services qu'ils rendent (Hooper *et al.*, 2005). Si le terme diversité, ou biodiversité, est trop souvent utilisé comme un synonyme de richesse en espèce, la notion sous-jacente de diversité englobe un concept plus large que le simple nombre d'espèces pouvant être répertoriées dans un écosystème. Ainsi la biodiversité est définie comme rassemblant les entités présentes dans un environnement (que ce soit des génotypes, ou des espèces), de leur distribution et des traits fonctionnels qui les différencient. Le fait de déterminer la structure d'une communauté, c'est-à-dire la richesse d'espèces et leur abondance relative, reste donc imparfait pour réellement comprendre les changements de la biodiversité et son impact sur le fonctionnement d'un écosystème (Hooper *et al.*, 2005).

Afin de comprendre la relation entre la biodiversité et le fonctionnement d'un écosystème, il est donc impératif de pouvoir déterminer la diversité fonctionnelle des espèces, qui dépend des traits fonctionnels choisis pour la déterminer. L'utilisation par exemple de plaques de caractérisation d'utilisation de sources carbonées de type Biolog® afin de directement déterminer les traits fonctionnels des espèces individuelles n'est réalisable que sur les souches cultivables. Néanmoins, en considérant que seulement 1% des espèces microbiennes de l'environnement peuvent croître dans des conditions de laboratoire (Eilers *et al.*, 2000), ce type d'approche limite notre réelle compréhension des relations présentes dans un écosystème complexe. Si elle est rarement possible *in situ*, la validation des résultats obtenus dans des conditions expérimentales plus réalistes est donc primordiale.

La diversité génétique des taxons, qu'elle soit au sein des taxons ou entre taxons, peut également se traduire sous forme de traits de réponse soumis à la sélection naturelle qui permettent aux taxons de

s'adapter à la variété écologique des environnements dans lesquels ils se trouvent (Spiers *et al.*, 2002). Cette adaptation inclut, entre autres, la capacité à exploiter efficacement les ressources disponibles dans des situations de compétition avec d'autres organismes. A ce titre, les traits fonctionnels qui affectent l'acquisition d'une source de carbone ou une voie d'assimilation sont généralement de bons indicateurs d'une fonction écosystémique, telle que le recyclage de nutriments (Naeem & Wright, 2003). En effet, l'utilisation des ressources disponibles par les organismes est l'un des facteurs de la niche écologique qui permet d'expliquer la relation positive entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème (Loreau & Hector, 2001).

En outre, de nombreux facteurs environnementaux ont une incidence sur les traits de réponse (sélectionnés) des taxons. Ils correspondent à des facteurs biotiques tels que la présence d'autres taxons et leurs relations; ainsi qu'à des facteurs abiotiques tels que le pH, l'humidité, la conductivité, ou les composés organiques disponibles. Ces facteurs peuvent maintenir, accentuer ou limiter la croissance des organismes dans leur environnement, et par conséquent, ce sont les facteurs limitants qui constituent la niche écologique d'une lignée donnée. Cependant, le principe d'exclusion compétitive des taxons limite théoriquement le nombre de lignées que l'environnement peut supporter au nombre de niches écologiques disponibles (Kassen, 2002).

Enfin, les communautés bactériennes présentent une capacité inouïe à résister et à s'adapter aux pressions environnementales qui les affectent, tout en maintenant un fonctionnement quasi continu, ou seulement temporairement altéré. Cette faculté est essentielle aux écosystèmes naturels car ces communautés gouvernent leur biogéochimie et leur écologie. Par conséquent, la description et la prise en compte des filtres environnementaux qui structurent les communautés bactériennes sont d'une importance capitale pour apprécier cette aptitude à résister aux stressés et aux perturbations des écosystèmes ; ceci afin de mieux appréhender les mécanismes d'adaptation et de sélection qui en découlent.

Dans ce cadre conceptuel, j'ai pris part à plusieurs travaux mettant en œuvre des expériences de construction de communautés synthétiques à base de souches cultivées afin de tester la robustesse du lien entre diversité et fonctionnement, son maintien dans le temps, et les facteurs principaux pouvant l'influencer. Pour ce type de questions, et même si elles ne représentent qu'une infime part de la diversité naturelle des bactéries, les cultures de microorganismes sont particulièrement bien adaptées, car elles sont facilement réalisables et reproductibles grâce à des approches de cultures à haut débit (autrement nommées culturomique), et permettent éventuellement de simuler des expériences d'évolution sur plusieurs générations et d'expositions à de multiples facteurs difficiles à contrôler dans une situation *in situ* ou avec des organismes aux temps de génération plus longs (Barberán, 2014).

La première expérience à laquelle j'ai participé dans ce type d'approche visait ainsi à étudier la relation diversité-fonctionnement dans un contexte évolutif, en réalisant plusieurs radiations adaptatives et

de comparer des souches ancestrales à leur descendance spécialistes ou généralistes (Gravel *et al.*, 2011). Dans ces travaux, nous avons ainsi travaillé sur le concept de « niche de communauté » (Salles *et al.*, 2009), qui est essentiel dans notre compréhension de la relation diversité-fonctionnement chez les microorganismes. Ce concept postule que la largeur de niche d'une communauté est égale à la largeur de niche maximale occupée par au moins un des membres de cette communauté. Ainsi, la niche d'une communauté composée de X espèces spécialistes de Y sources de carbone devrait être théoriquement plus large que celle d'une communauté de X espèces généralistes (et donc moins performantes) des Y sources de carbone.

Afin de mieux comprendre les mécanismes évolutifs sous-jacents à la spécialisation, et leurs impacts sur le fonctionnement des communautés, nous avons donc utilisés des souches bactériennes issues du milieu naturel marin (collecté dans la baie de Blanes en Espagne), et avons « forcé » leur évolution vers des profils métaboliques plus spécialisés en milieu de culture spécifiques. En d'autres termes, les souches bactériennes furent cultivées sur la même source carbonée, ou sur un mélange de ces sources, afin d'obtenir des lignées plus ou moins spécialistes ou généralistes. Dans un second temps, ces lignées furent assemblées afin d'évaluer la relation entre la richesse en espèces et la productivité des assemblages. Nos résultats démontrent clairement que les assemblages de souches généralistes étaient en moyenne plus productifs du fait de leur capacité à exploiter l'hétérogénéité du milieu. Par contre, la pente de productivité des assemblages dominés par des souches spécialistes était plus forte, soulignant l'importance de la complémentarité de niche dans la productivité des assemblages (Fig. 11).

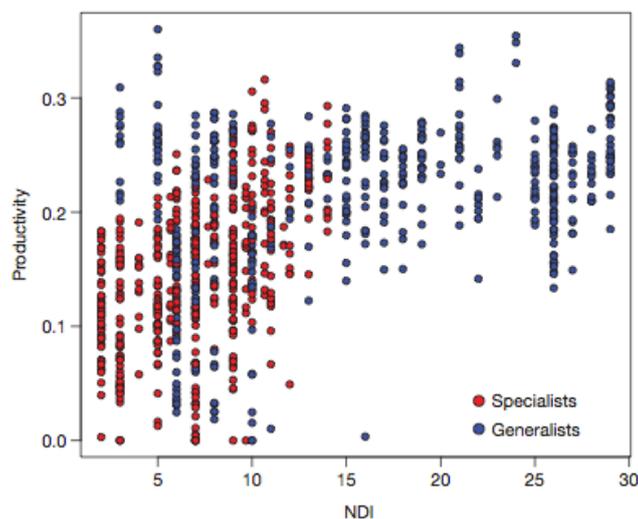


Fig. 11. Relation entre le nombre total de substrats carbonés exploitables par les communautés synthétique (NDI ; lié à la niche de communauté) et leur niveau de productivité ; issu de Gravel *et al.* 2011.

Sur la base de ces résultats, nous avons également essayé d'apprécier les contraintes phylogénétiques sur les espèces spécialistes dans le fonctionnement global des communautés reconstituées. Autrement dit, nous nous sommes posés la question si la phylogénie entre deux espèces pouvait nous informer sur le fonctionnement de ces espèces. Être proche phylogénétiquement implique-t-il avoir un

fonctionnement identique dans un écosystème donné? En effet, les espèces sont souvent considérées en tant que groupes fonctionnels, qui correspondent à des regroupements arbitraires d'espèces qui ne sont pas forcément proches phylogénétiquement mais qui permettent de remplir une même fonction écosystémique. Ce sont les différences au sein de ces groupes fonctionnels qui se traduisent en traits fonctionnels divergents tels que l'utilisation des ressources organiques disponibles (Salles *et al.*, 2009). Il est donc primordial de comprendre en quoi la diversité génétique des taxons est reliée à leur diversité en traits fonctionnels. En comparant le positionnement phylogénétique des souches utilisées dans les expériences de radiations adaptatives exposées ci-dessus pour obtenir des souches spécialistes de certaines sources de C, nous avons pu constater que la relation entre la diversité phylogénétique et le fonctionnement des communautés reconstituées était forte pour les lignées ancestrales, mais de plus en plus limitée pour les lignées évoluées (Gravel *et al.*, 2012). Ces résultats soulignent non seulement l'intérêt d'utiliser la phylogénie pour évaluer le fonctionnement des écosystèmes, mais ils mettent également en garde contre son utilisation comme indicateur de la diversité fonctionnelle sans avoir de bonnes connaissances sur l'historique de l'évolution des espèces.

Dans ce contexte de spécialisation d'espèces nous avons également souhaité déterminer les effets de différents forçages abiotiques, et notamment le grain d'hétérogénéité temporelle sur la diversification d'une souche modèle (*Pseudomonas fluorescens* SBW25), soumise à différents régimes de sources carbonées variables dans le temps. A l'instar des prévisions théoriques, nos résultats indiquent que la diversité génotypique est en général maximale à un grain de perturbation intermédiaire. Cependant, certaines sources carbonées n'étant pas suffisamment sélectives, il est possible que les diversités observées soient le fruit d'accumulation de génotypes peu sensibles aux variations temporelles. (Venail *et al.*, 2011).

Dans un cadre plus proche de la réalité, j'ai mené plusieurs travaux *in situ* pour apprécier les capacités de résistance et de résilience des communautés microbiennes environnementales au regard des concepts d'assurance écologique (Yachi & Loreau, 1999, Loreau *et al.*, 2003). En effet, une communauté naturelle n'est jamais totalement isolée géographiquement des communautés d'autres écosystèmes, et les échanges de certaines espèces et/ou fonctions entre des communautés proches peuvent leur permettre de résister à différents forçages, de résilier à un nouvel équilibre suite à d'éventuelles perturbations, etc. en d'autres termes, cette méta-communauté peut maintenir le fonctionnement d'un écosystème face aux variabilités spatiales et temporelles de chacune de ses parties grâce aux processus de dispersion et/ou d'immigration (Loreau *et al.*, 2003, Valone & Barber, 2008). En nous appuyant sur ce cadre formel, nous avons testé cette hypothèse entre communautés microbiennes estuariennes le long d'un gradient de diversité réalisé en diluant une communauté naturelle issue d'un écosystème très salée (issue de l'étang de Thau, en France) avec de l'eau stérile de sa communauté d'origine et en lui permettant de résister à différentes entrées d'eau peu salée (issue de l'étang de Bagnas, à <1km de l'étang de Thau) en simulant l'immigration de la communauté de cet étang (Bouvier *et al.*, 2012) (Fig. 12A).

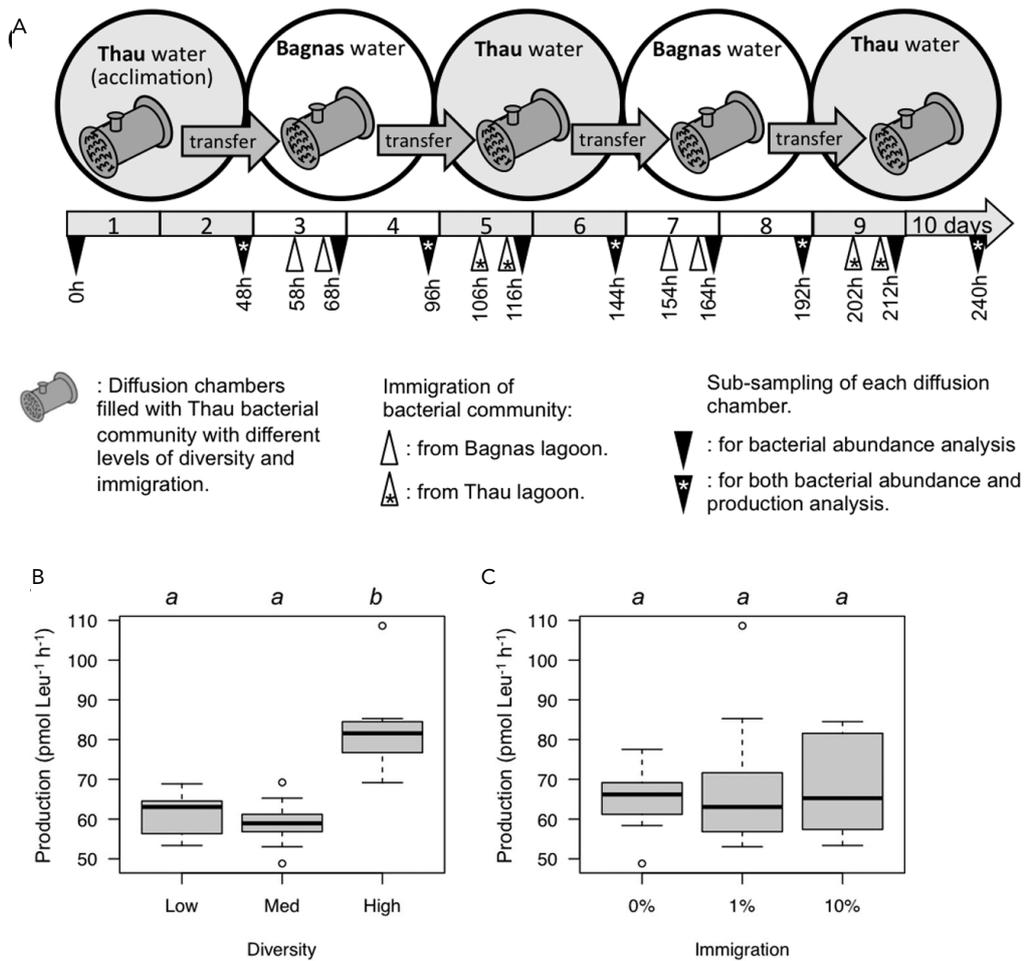


Fig. 12. Design expérimental permettant de tester l'hypothèse d'assurance écologique entre deux communautés estuariennes faisant face à des fluctuations environnementales toutes les 48h, et dont la diversité (3 niveaux) et le niveau d'immigration (3 niveaux) sont contrôlés (A). Les effets relatifs de la diversité (B) et de l'immigration (C) sur la productivité de la communauté (estimé par incorporation de Leucine*) montrent qu'une forte diversité permet de maintenir la productivité dans un milieu fluctuant alors que des niveaux même fort d'immigration n'ont pas d'impact sur cette production. Les niveaux de diversité et d'immigration annotés avec la même lettre ne sont pas significativement différents (test de Tukey-Kramer, $p < 0.05$) ; issu de Bouvier *et al.* 2012.

L'hypothèse d'assurance écologique prédit un effet tampon de la diversité et de l'immigration sur le fonctionnement de l'écosystème sur la base de l'asynchronisme et de la dynamique de compensation des espèces (Yachi & Loreau, 1999). Concernant la diversité, nous avons observé deux de ces effets lorsque les communautés bactériennes sont confrontées à des fluctuations environnementales temporelles. Premièrement, un effet d'amélioration des performances caractérisées par une augmentation de l'abondance et de la productivité moyennes des communautés bactériennes dans le temps, et deuxièmement, un effet tampon caractérisé par une réduction de la variance temporelle de la production (Fig. 12B). Cet effet globalement positif de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes est cohérent avec les résultats précédents obtenus pour un large éventail de systèmes écologiques. Cependant, dans ce contexte expérimental et aux niveaux de dispersion appliqués, nous n'avons trouvé qu'un effet marginal de l'immigration sur le fonctionnement bactérien et aucun effet sur sa stabilité temporelle (Fig. 12C). Ceci

pourrait avoir été causé par un faible impact des fluctuations environnementales sur la diversité bactérienne et/ou une forte résistance des communautés locales aux fluctuations imposées. En effet, la mise en dormance et/ou une faible activité sont les états naturels d'une proportion importante de bactéries dans la biosphère, notamment dans les milieux aquatiques (Morita, 1982) avant qu'elles ne reprennent leur division cellulaire lorsque les conditions environnementales redeviennent favorables (Kaiser & Herndl, 1997).

Plus récemment, nous avons étudié les capacités de résistance et de résilience des communautés microbiennes de sédiments associées aux mangroves à Mayotte et faisant face depuis 2008 à des forçages anthropiques drastiques quotidiens, tels que l'ajout de matière organique très concentrée en nitrate en période de basses eaux (Capdeville *et al.*, 2019). Notre hypothèse était que les communautés microbiennes devraient être les plus stables lorsque les fluctuations environnementales dues aux perturbations anthropiques étaient les plus similaires à celles de perturbations naturelles. Pour tester cela, nous nous sommes concentrés sur les communautés impliquées dans le cycle de l'azote car les apports en nitrate et en eau douce devraient augmenter les activités microbiennes et donc l'anoxie des sédiments, et par voie de conséquence les activités microbiennes anaérobiques, telle que la dénitrification. Nous avons mesuré pendant un an l'impact à long terme de cette perturbation, l'impact à court terme de sa mise en place sur des parcelles jamais exposées auparavant et la résilience des communautés microbiennes sur les parcelles où les perturbations étaient interrompues. À long comme à court termes, les ajouts modérés de matière organique ont modifié considérablement la structure des communautés microbiennes phototrophes et ont augmenté les abondances totales de bactéries, notamment des dénitrifiantes et de l'activité enzymatique de dénitrification. Nos résultats ont aussi montré une résilience partielle des communautés microbiennes ; plus rapide lorsque le faciès était naturellement plus exposés aux fluctuations des marées à l'anoxie des sédiments. Comme dans l'expérience précédente, l'exposition antérieure d'une communauté à de fortes perturbations lui permettrait de mieux résister à des fluctuations imprévisibles ou de revenir à un état stable plus rapidement. Nous avons d'ailleurs déjà observé ce phénomène dans des écosystèmes particuliers : des biofiltres nitrifiants, ou l'exposition chronique et croissante à des perturbations ammoniacuées a permis de « sélectionner » une communauté nitrifiante plus à même de répondre à des fluctuations de ce type de perturbations (Cabrol *et al.*, 2016).

Comme indiqué précédemment, la redondance et la complémentarité fonctionnelle entre les groupes impliqués dans le cycle de l'azote étant assez forte, la relation entre augmentation de leur richesse spécifique et leur fonctionnement n'est pas toujours positive, ni linéaire (Wertz *et al.*, 2006, Salles *et al.*, 2009). En outre, certaines étapes de la nitrification (transformant l'ammonium en nitrate) étant très coûteuses énergétiquement, elles sont portées par quelques rares taxons, peu diversifiés, qui pourraient facilement être perturbées ou même disparaître face à des perturbations environnementales trop fortes ; ce qui romprait le recyclage naturel de l'azote. En résumé, il paraît essentiel d'intégrer des mesures fiables des

traits de réponses de ces microorganismes dans les études des perturbations environnementales, et de distinguer les plus pertinents pour mieux prédire la réponse de ces écosystèmes.

Il est important de noter que dans le cadre plus large de l'écologie générale, la notion de phénotypes individuels comme unité de sélection a plus récemment été contestée par le concept de phénotype étendu, qui propose qu'un organisme ne peut pas être déterminé uniquement par ses propres paramètres physico-chimiques (processus biologiques) mais qu'il doit également englober les effets de son environnement biotique et abiotique (par exemple, les espèces symbiotiques qui modifient nécessairement le phénotype, ou modifications épigénétiques directement liées à l'environnement). Relié à la notion de phénotype étendu, le concept de holobionte a émergé, et suggère qu'un organisme étudié par lui-même est considéré comme un système incomplet. Il faut également intégrer les autres espèces associées, y compris microbiennes, car le tout forme une unité écologique propre (Rosenberg & Zilber-Rosenberg, 2016, Theis *et al.*, 2016). Les résultats décrits ci-dessus n'en demeurent pas moins importants mais négligent une part importante de l'écologie des microorganismes dans leur environnement. Cependant, d'un point de vue plus évolutif, les associations entre hôtes et microorganismes sont à ma connaissance rarement abordées, ce qui semble être une voie de recherche prometteuse. Ainsi, décrire et étudier l'importance des forces de sélection de l'expansion et/ou de réduction des génomes microbiens est au cœur de la compréhension des relations au sein de l'holobionte.

Ainsi, et au-delà des phénomènes de compétition pour l'utilisation de ressources et l'occupation d'une niche, un autre aspect essentiel de notre compréhension des liens entre diversité et fonctionnement est d'inclure le rôle des interactions (y compris positives, comme la facilitation) au sein d'une communauté donnée face à un forçage externe. Cet aspect est d'autant plus important dans le cadre de résistance à l'invasion d'une communauté à des espèces envahissantes (Williamson & Fitter, 1996, Catford *et al.*, 2009). A la différence des exemples précédents, le fonctionnement de la communauté, c'est-à-dire ici sa capacité de résistance à l'invasion, s'exprime plus comme une propriété émergente de l'ensemble de la communauté, plutôt que de l'effet additif des différents membres qui la composent, ou de la meilleure performance de l'un d'entre eux. Ainsi le remplacement d'une des espèces de la communauté impliquera forcément un changement de sa réponse face à un éventuel envahisseur, sauf dans l'hypothèse minimaliste que l'espèce remplacée n'ait aucune interaction possible avec l'envahisseur. Du point de vue de la communauté résidente, la diversité des espèces peut donc être considérée comme un bouclier contre les invasions. Si cet effet est souvent attribué à la compétition pour les ressources existantes (Fridley *et al.*, 2007, Theoharides & Dukes, 2007) où l'on pense que les communautés très diverses utilisent efficacement toutes les niches de ressources disponibles, ne laissant aucun espace libre aux envahisseurs (Case, 1990, Tilman, 2004), les relations entre diversité et résistance à l'invasion sont plus variées, peuvent en réalité avoir des effets neutres à même négatifs (Shea & Chesson, 2002, Mallon *et al.*, 2015, Mehrabi *et al.*, 2016) et sont sensibles aux conditions

environnementales (Davis *et al.*, 2000, Roscher *et al.*, 2009, Jousset *et al.*, 2011, Mallon *et al.*, 2015). En outre, il a été démontré que l'architecture des réseaux trophiques (Wei *et al.*, 2015) ou les effets d'identité des espèces (Yang *et al.*, 2017) peuvent être d'importants prédicteurs d'invasions et sont souvent liés à la diversité de la communauté. Ainsi, l'interaction des espèces pourrait être plus importante que le nombre d'espèces en interaction au sein de la communauté (Wei *et al.*, 2015), tandis que la résistance à l'invasion peut être véhiculée par certains taxons clés (Yang *et al.*, 2017). Cependant, le type et la force des interactions entre espèces résidentes ont souvent été négligés dans le contexte de la diversité - résistance à l'invasion. Dans ce contexte, Li Mei, doctorante au département d'écologie et biodiversité de l'Université d'Utrecht (Pays-Bas) que je co-dirige avec Georges Kowalchuk, aborde dans sa thèse l'importance des interactions multipartites dans les communautés de souches bactériennes pouvant être inoculées pour la protection de plants de tomates face à l'invasion du pathogène *Ralstonia solanecearum*.

Le cadre conceptuel dans lequel nous abordons ces interactions vise à démontrer l'importance de la facilitation dans la structure, la composition et la résistance à l'invasion d'une communauté donnée. En particulier, nous souhaitons comprendre jusqu'à quel point les interactions positives telles que la facilitation participent à l'équilibre entre disponibilité pour les ressources entre les membres de la communauté résidente et pour l'envahisseur d'une part, et le niveau d'antagonisme au sein de la communauté et vis-à-vis de l'envahisseur d'autre part (Fig.13). Ainsi nous faisons l'hypothèse qu'une invasion sera plus difficile dans une communauté où le niveau d'antagonisme et où la compétition pour les ressources sont forts que dans une communauté où les membres favorisent les interactions positives en limitant la compétition pour les ressources et/ou le niveau d'antagonisme

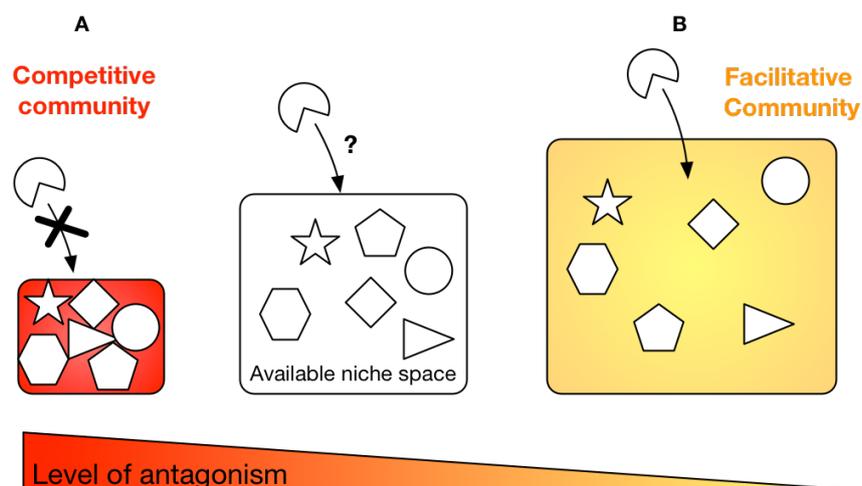


Fig. 13. Schéma conceptuel de prise en compte du niveau de facilitation, de compétition et d'antagonisme dans une communauté résidente faisant face à l'invasion d'une espèce extérieure.

Afin de tester ces hypothèses, nous avons étudié expérimentalement la manière dont des interactions deux-à-deux antagonistes et/ou facilitatrices au sein de communautés microbiennes modèles résidentes permettent de prédire une invasion par le pathogène (Li *et al.*, 2019). Pour cela, nous avons co-cultivé chacune des souches isolées préalablement de la rhizosphère de la tomate et comparer leur croissance relative seule ou en présence d'un des autres membres de la communauté disponible. Nous avons constaté que les interactions facilitatrices entre la communauté résidente et les interactions antagonistes supprimaient les invasions à la fois dans des conditions *in vitro*, mais également dans la rhizosphère de la tomate dans des conditions *in vivo* en serre. De la même manière, les interactions deux-à-deux ont également permis d'expliquer les niveaux d'invasions observés dans les communautés multi-spécifiques, qui, mécaniquement, était liées à une inhibition directe du pathogène par les souches antagonistes et, dans une moindre mesure, à une compétition entre les membres de la communauté et le pathogène. Pris dans leur ensemble, nos résultats suggèrent que le type et la force des interactions entre chaque paire d'une communauté permettent de prédire de manière fiable le résultat des invasions dans des communautés multi-espèces plus complexes (Fig. 14).

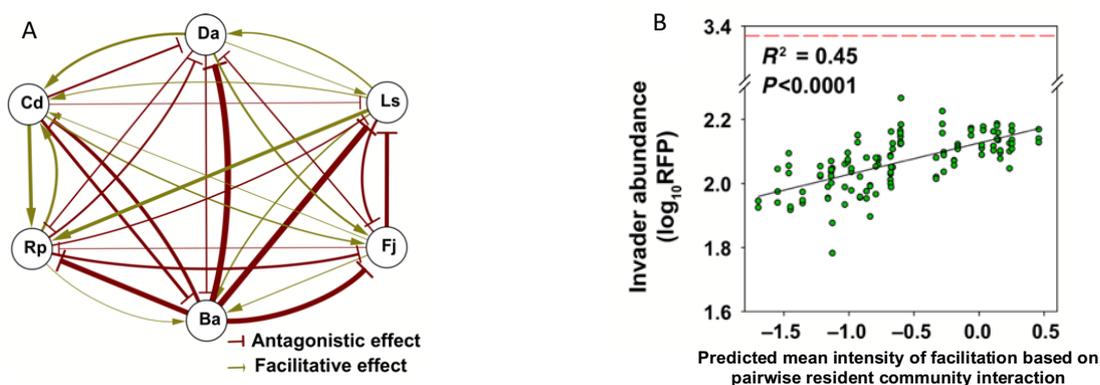


Fig. 14. En étudiant les interactions deux-à-deux entre les souches résidentes d'une communauté bactérienne locale (A) on peut calculer l'intensité moyenne des processus de facilitation dans la communauté reconstituée et ainsi sa capacité de résistance à une invasion externe (B). Les effets antagonistes (en rouge) ou de facilitation (en vert) ont été déterminés séparément en co-cultivant les souches et/ou en déterminant l'impact du surnageant de l'une sur la croissance de l'autre ; issu de Li *et al.*, 2019.

Ces approches intégrant des concepts d'écologie théorique sont généralement en lien direct avec la modélisation, et sans en être expert, j'ai appris à collaborer avec plusieurs modélisateurs, surtout pour décrypter les interactions entre plantes et microorganismes, mais également pour prédire les effets des postulats avancés. Ainsi, grâce à la modélisation statistique, nous avons démontré quels rôles sur les activités et les abondances des groupes nitrifiants et dénitrifiants jouaient les exsudats racinaires d'essences d'arbres tropicaux ayant des affinités différentes pour l'azote (Michalet *et al.*, 2013), ou différentes pratiques culturales dans les savanes d'Afrique de l'ouest (Assémien *et al.*, 2017, Assémien *et al.*, 2019).

Enfin, un pan conséquent de nos approches, et particulièrement celles mis en œuvre en encadrant les post-doctorats de Maxime Dumont et d'Amélie Cantarel pendant le projet européen BiodivERsA VITAL,

fait appel au concept de traits fonctionnels généralement utilisé en écologie végétale. Ceci dans le but de distinguer les groupes fonctionnels microbiens impliqués dans le cycle de l'azote, leurs liens avec les plantes, leurs réponses aux changements d'usage et leur capacité d'adaptation à différentes forçages. Les traits fonctionnels peuvent ainsi être utilisés pour mieux comprendre et évaluer les interactions entre les microorganismes et les plantes, et notamment vis-à-vis de la compétition pour l'azote organique sous forme d'ammonium (NH_4^+) ou de nitrate (NO_3^-) entre les plantes et la communauté bactérienne (dé)nitrifiante.

En respectant cette approche, nous avons étudié les communautés bactériennes de cultures en rhizotrons sous serre de sept espèces de plantes prairiales (*Dactylis glomerata* (2 génotypes), *Festuca paniculata*, *Briza media*, *Bromus erectus*, *Nardus stricta* et *Sesleria caerulea*) (Cantarel et al., 2015). Nos résultats ont montré tout d'abord que les affinités respectives pour l'ammonium de la plante et la communauté de bactéries nitrifiantes étaient positivement corrélées. En outre, une fertilisation azotée riche en ammonium (4 NH_4^+ : 1 NO_3^-) levait la compétition entre la plante et les bactéries nitrifiantes. La nitrification de l'ammonium au nitrate étant naturellement suivie de la dénitrification, on peut s'attendre à ce qu'une stimulation de la nitrification par les plantes et un amendement d'ammonium induise une accumulation de nitrate et une stimulation de la dénitrification. Pour les plantes étudiées, nous avons observé trois stratégies différentes : i) les plantes ayant une forte affinité pour l'ammonium et pour le nitrate stimulaient la nitrification, mais n'influençaient pas la dénitrification ; ii) les plantes ayant plus d'affinité pour l'ammonium que pour le nitrate avaient peu d'effet sur la nitrification mais stimulaient la dénitrification ; et iii) les plantes ayant une faible affinité pour les deux substrats inhibaient la dénitrification (Fig. 15).

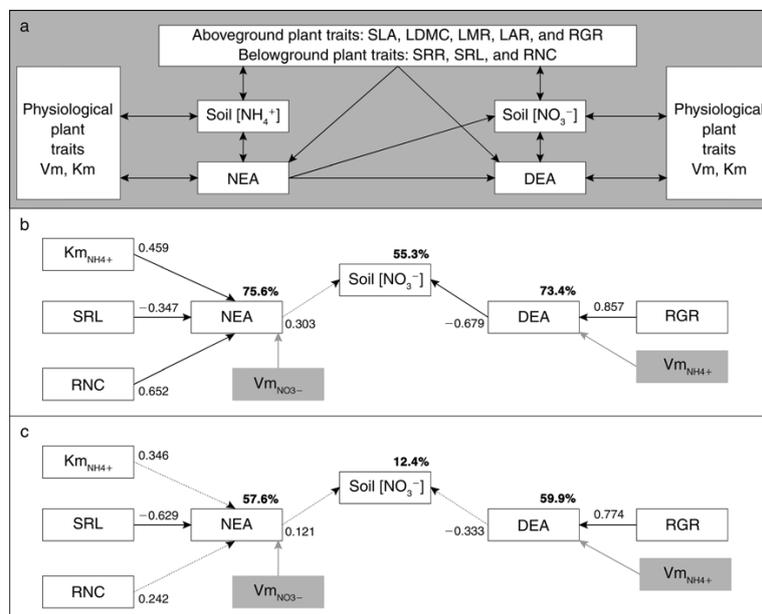


Fig. 15. Modèle d'équation structurelle (SEM) utilisé pour évaluer les effets de traits fonctionnels de plantes (ex. absorption maximale [Vm] and affinité pour un substrat donné [Km]) sur la dénitrification (DEA) et la nitrification (NEA). Les SEMs finales pour des sols (b) non-fertilisés et (c) fertilisés montrent les effets des traits de plantes sur la DEA et la NEA. Les « path coefficients » sont indiqués sur chaque flèche. Le niveau explicatif de la variance est indiqué en gras au-dessus de chaque variable. Les flèches pleines indiquent des corrélations significatives ($p < 0.05$) et celles en pointillées des corrélations non-significatives ($p > 0.05$). Les boîtes grises indiquent des paramètres rendant la SEM non-significative.

Nous avons également utilisé les approches les mesures de traits fonctionnels pour mieux comprendre les boucles de rétroaction entre générations de plantes sur les communautés de sols exposées à différents stress (Baxendale *et al.*, 2014, Legay *et al.*, 2018).

En utilisant un cadre conceptuel plus théorique pour aborder les réponses des micro-organismes environnementaux, il est possible de répondre à deux enjeux forts en écologie microbienne. En effet, cette double approche permet d'une part de poser des hypothèses réalistes, tout en limitant le caractère descriptif des approches de terrain ; et d'autre part de mettre en évidence les aspects plus mécanistiques des interactions entre certains taxa spécifiques et leur environnement, et de compléter la puissance explicative des observations du milieu naturel.

Chapitre III. Au-delà du lien diversité-fonctionnement, étudier le rôle des micro-organismes dans la fourniture de services écosystémiques par les sols

Dans les études exposées ci-dessus, j'ai fait l'hypothèse que la stabilité du fonctionnement des écosystèmes est autant liée à la capacité d'adaptation aux variations environnementales des communautés bactériennes qui assurent ce fonctionnement qu'à leur diversité propre, comprenant des populations plus ou moins généralistes ou spécialistes de l'hétérogénéité du milieu, et dont les interactions positives et négatives peuvent modifier ce fonctionnement. Ces études s'appuyant principalement sur les concepts d'écologie théorique, j'ai appris l'importance de considérer les communautés microbiennes dans leur ensemble, en continuant les interactions entre elles et avec leur environnement, mais aussi pouvant assurer des fonctions essentielles aux écosystèmes, et donc à terme, être impliquées dans la fourniture de services écosystémiques, c'est-à-dire dans la production de biens et de services au bénéfice exclusif de l'Homme.

Par conséquent je postule que les microorganismes étant des acteurs clés du fonctionnement des écosystèmes (Whitman *et al.*, 1998), il est indispensable de les prendre en compte dans toute étude environnementale, y compris lorsque l'étude vise à mesurer les services écosystémiques rendus par l'environnement considéré, contribuant donc au bien-être de la société (au sens du Millenium Ecosystem Assessment ; (Leemans & de Groot, 2003)). Si les biologistes dans leur ensemble commencent un peu à intégrer à leurs études certaines mesures globales des microorganismes, les porteurs d'enjeux (ex. : Gestionnaires de parcs naturels, producteurs agricoles, responsables de coopératives agricoles, consultants en environnement, politiciens, etc.) ont en règle générale une vue assez limitée des bienfaits apportés par les microbes dans l'environnement, réduisant leur importance à celle de la production de fromages, aux maladies affectant notre santé ou réduisant la production de denrées alimentaires, ou de nuisances visuelles ou olfactives à proximité des zones touristiques (ex. efflorescence algale en bordure de mer...). J'ai donc souhaité depuis environ 3 ans orienter mes recherches afin de déterminer quelle(s) caractéristique(s) microbienne(s) doivent être considérée *in fine* et ainsi de contribuer à une meilleure prise en compte de cette composante de notre biosphère par les porteurs d'enjeux. Dans ce contexte général, les groupes fonctionnels du cycle de l'azote représentent un modèle d'étude particulièrement bien adapté. En effet, l'azote du sol disponible pour les plantes est principalement présent sous sa forme minérale (NH_4^+) ou organique (NO_3^-), qui sont des substrats et/ou des produits de groupes microbiens bien déterminés : les bactéries et archées nitrifiantes, et les bactéries et champignons dénitrifiants (Prosser, 1989, Zumft, 1997). Ces microbes peuvent donc avoir des effets directs ou indirects sur la croissance des plantes et le recyclage des formes azotées du sol, et participent donc à la fourniture des services écosystémiques de production et de maintien de la fertilité du sol. En outre, une dénitrification incomplète peut conduire à la production de N_2O , gaz à effet de serre 300 fois plus puissant que le CO_2 , et donc influencer directement, mais négativement, le service écosystémique de maintien de la qualité de l'air (Pfeiffer & Kaplan, 2010).

Dans la majorité des études ayant pour modèles les systèmes prairiaux, les services écosystémiques généralement considérés sont la production d'herbes et/ou de fourrages, la régulation des flux hydriques, le maintien de la structure du sol et le maintien de la fertilité du sol (van Eekeren *et al.*, 2010). Même s'il n'est pas totalement oublié, le compartiment microbien est principalement appréhendé de manière globale, soit en mesurant la qualité de la matière organique du sol, qui est en partie issue du processus de dégradation par les microorganismes (Bloem *et al.*, 2006), soit en estimant la biomasse microbienne totale par des comptages en microscopie (Bloem *et al.*, 1995), ou en mesurant leur taux de croissance associé à l'incorporation de thymidine marquée (composé facilement intégré dans l'ADN bactérien) (Bloem & Bolhuis, 2006) ou le rapport entre les phospholipides d'origine fongique ou bactérienne (De Vries *et al.*, 2006). Nous avons utilisé ce type de mesures sur des prairies typiques des milieux alpins européens : deux prairies (la première abandonnée et la deuxième coupée une fois par an, pâturée en fin d'été et fumée tous les deux ou trois ans) près de Stubai en Autriche au Tyrol, trois prairies (la première coupée une ou deux fois par an, à pâturage intensif et intensif, une fois par an, la deuxième, coupée chaque année, à pâturage moyennement intensif, une fumure tous les deux ans, et la troisième, à un pâturage peu intensif, sans engrais) du Yorkshire Dales dans le nord de l'Angleterre, et trois prairies (la première fertilisée et fauchée, la seconde non défrichée et pâturée au printemps et en automne et la troisième non pâturée et pâturée en été, dominée par de grandes herbes) près du col du Lautaret dans les Alpes françaises. Sur cette large palette de prairies alpines, nous avons souhaité étudier les contributions relatives du compartiment microbien et de celle des plantes aux services écosystémiques classiquement mesurés sur la partie biotique de ces écosystèmes (Grigulis *et al.*, 2013) (Fig.16).

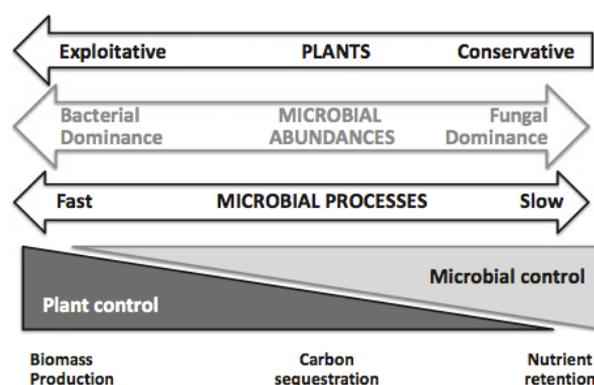


Fig. 16. Représentation schématique des variations simultanées des stratégies fonctionnelles des plantes. De la composition et de l'activité microbienne, et des processus et services écosystémiques de prairies alpines en Europe. Issu de Grigulis *et al.* 2013

Dans les parcelles présentant une production maximale de biomasse l'importance relative des microbes est moindre par rapport à celle des plantes, tandis que dans celle où la rétention des nutriments (y compris le nitrate) est forte, l'importance des microbes, et particulièrement des bactéries nitrifiantes, est prépondérante. En outre, alors que les plantes conservatives (à croissance plus lente, mais assurant des

descendances viables) étaient associées à une dominance de microorganismes fongiques réalisant des processus lents, les plantes exploitatives (à croissance rapide mais aux descendances plus fragiles) étaient associés à des processus microbiens rapides principalement réalisés par le compartiment bactérien. En particulier, les bactéries dénitrifiantes, étaient de par leur fonctionnement responsables de la capacité de rétention des formes minérales de l'azote.

Pour compléter ces approches généralistes et mieux relier les traits microbiens à l'évaluation de services écosystémiques de sols prairiaux, nous avons ajouté des mesures fines de variables microbiennes, comme les mesures de vitesse de transformation des ressources azotées (ammonium et nitrate), ainsi que des mesures d'abondances par PCR quantitative des gènes fonctionnels des groupes microbiens impliqués dans ces transformations, et modélisé leurs liens directs ou indirects avec les variables environnementales du sol, les traits fonctionnels des plantes et des proxys du maintien de la fertilité du sol tels que le lessivage en ammonium ou en nitrate (Pommier *et al.*, 2018) (Fig. 17).

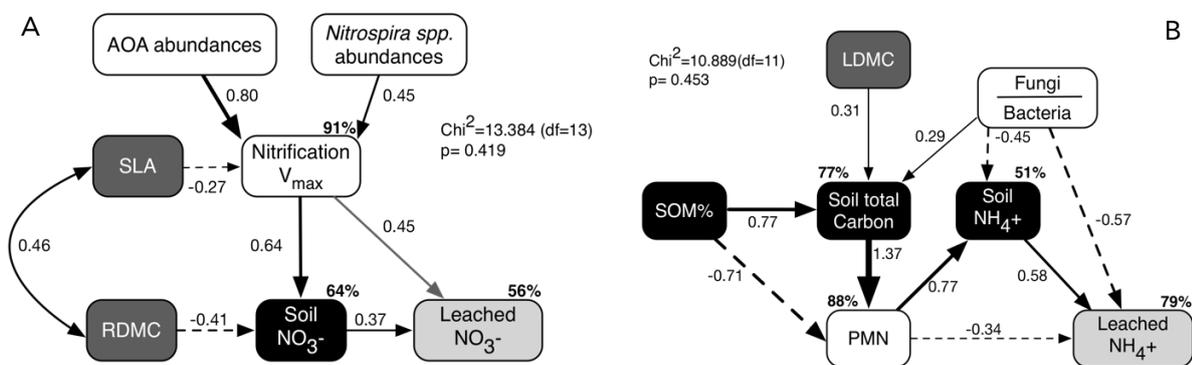


Fig. 17. Modèles d'équations structurelles de deux proxys du maintien de la fertilité du sol : les lessivages potentiels de nitrate (Leached NO₃⁻ ; A) et d'ammonium (Leached NH₄⁺ ; B). Les variables abiotiques du sol, les traits microbiens et les traits végétaux sont respectivement indiqués sur fonds noir, blanc et gris foncé. Le pourcentage d'explication des variables centrales est indiqué dans le coin haut-droit. L'importance des relations positives (flèches pleines) et négatives (flèches en pointillées) entre les variables est indiquée au-dessus de chaque flèche et définit son épaisseur. Les valeurs de Chi², de degré de liberté (df) et la valeur p sont indiqués pour chaque modèle. Une valeur p > 0.05 indique un modèle significatif. Issu de Pommier *et al.* 2018.

Suivant des modèles définis par équation structurelle, nous avons montré qu'inclure des traits microbiens clés améliorerait en moyenne notre compréhension de plus de 50% des variations totales de ces proxys de services écosystémiques. En outre, les corrélations directes de ces proxys de services écosystémiques avec des caractères microbiens spécifiques étaient sujettes à des différences géographiques: le lessivage des nitrates était positivement corrélé au taux maximal de nitrification, sauf sur le site autrichien, et l'ammonium potentiellement lessivé était négativement corrélé au ratio champignons/bactéries, à l'exception du site français (Fig. 18). Nos résultats démontrent donc que le compartiment microbien est d'une importance capitale dans la fourniture de certains services écosystémiques du sol, notamment dans des systèmes peu anthropisés comme des prairies alpines.

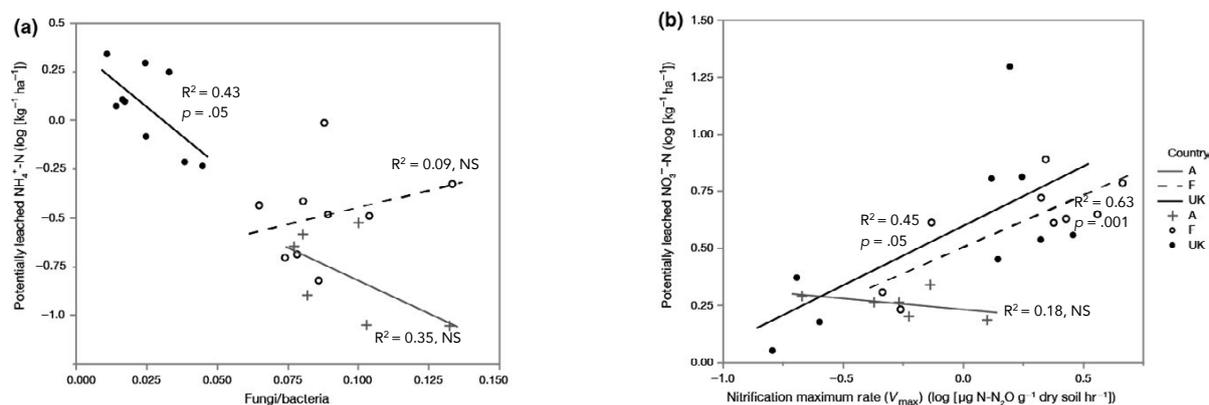


Fig. 18. Spécificité géographique des corrélations directes entre le lessivage potentiel de l'ammonium par les sols prairiaux selon différents mode de gestion et les ratios champignons/bactéries qui les caractérisent (a) ; et le lessivage potentiel de nitrate et le taux maximal de nitrification (V_{max}) (b). Les croix grises, les cercles blancs et les points noirs indiquent les valeurs transformées normalisées pour les sites autrichiens, français et anglais, respectivement. Les lignes grises, pointillées et noires indiquent la corrélation linéaire entre ces valeurs pour l'Autriche, la France et le Royaume-Uni, respectivement. Issu de Pommier *et al.* 2018.

Si un certain nombre d'auteurs ont évalué l'importance des micro-organismes dans la fourniture de services écosystémiques d'un point de vue global, comme par exemple en montrant une corrélation négative entre la richesse (évaluée par des analyses de gènes ribosomaux bactériens et fongiques) et de multiples fonctions écosystémiques, y compris la productivité primaire nette (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2016, Delgado-Baquerizo *et al.*, 2016), nos résultats ont l'avantage de déterminer les variables microbiennes spécifiques impliquées dans deux services primordiaux des écosystèmes prairiaux. Notre approche semble également plus stricte que l'approche corrélatrice proposée pour estimer les caractères génomiques à partir de la présence / absence de gènes d'ADNr 16S dans de grands ensembles de données à partir de génomes annotés automatiquement de souches cultivées (Barberán *et al.*, 2014). Il est important de noter que ces résultats ont été acquis grâce à un consortium d'acteurs reconnus en écologie des plantes, en écologie microbienne mais également avec des experts en sciences humaines et sociales. Cet aspect est crucial lorsque l'on souhaite aborder la notion de services écosystémiques, et surtout celle de bouquet de services écosystémiques, qui permettent d'examiner les compromis et synergies entre services (Power, 2010). Ainsi, concernant le maintien de la fertilité du sol, l'affinité des plantes pour l'ammonium ou le nitrate peut déterminer si le processus de nitrification, qui implique l'oxydation de l'ammonium en nitrate, pourrait être considéré comme un service ou dis-service. De même, la dénitrification, pourrait être considérée comme préjudiciable à la fertilité du sol, mais bénéfique pour les plantes et les écosystèmes du sol en éliminant les composés toxiques tels que le nitrite ou les oxydes de nitrites.

J'ai également abordé l'importance des microbes dans la fourniture de services écosystémiques en participant à deux projets ANR Agrobiosphère qui visaient pour l'un à mesurer la fourniture multiservices d'assemblages pluri-variétaux de blé (ANR Wheatamix) et pour l'autre à déterminer l'impact de l'inoculation d'une bactérie promotrice de la croissance du maïs (*Azospirillum lipoferum*) sur les services écosystémiques

de productivité et de maintien de la fertilité du sol (ANR Azodure). Dans ces écosystèmes agricoles qui ont vocation à être moins impactant sur l'environnement, des approches bas-intrants et/ou d'ingénierie écologique sont envisagées, mais ces solutions doivent être évaluées en considérant plusieurs services écosystémiques. Ainsi nos travaux sur les assemblages multi-variétaux de blés démontrent, en situation de bas-intrant, que les groupes fonctionnels microbiens du cycle de l'azote jouent un rôle essentiel dans le maintien de la disponibilité en nitrate du sol et participent donc à la fourniture de services écosystémiques multiples (Cantarel *et al.*, soumis).

S'il est admis que l'inoculation d'*Azospirillum* promeut la croissance des racines de maïs, stimule l'absorption d'azote dans le sol et l'exsudation de carbone dans les racines, augmentant ainsi l'efficacité d'utilisation de l'azote (Okon & Kapulnik, 1986, Hungria *et al.*, 2010), les effets de cette inoculation sur les communautés microbiennes du cycle de l'azote du sol ont souvent été négligés. Pour aborder cette problématique, nous avons suivi les paramètres d'activités enzymatiques potentielles et les abondances des groupes fonctionnels spécifiques des différentes étapes du cycle de l'azote lors d'essais au champs d'inoculation d'*Azospirillum lipoferum CRT1* sur du maïs planté dans différentes conditions en C et en N, en comparant des situations inoculées et non inoculées sur 4 sites pendant 2 ans. Nous avons émis l'hypothèse que l'inoculation augmenterait (i) la concurrence entre les racines et les nitrifiants pour l'ammonium et réduirait donc l'abondance des nitrifiants; et (ii) la concurrence entre les racines et les bactéries dénitrifiantes pour l'approvisionnement en nitrates et en carbone par les exsudats de racines, et ainsi limiter ou favoriser ce groupe fonctionnel de micro-organismes. Nos résultats ont établi que les effets de l'inoculation sur la nitrification et les nitrifiants (AOA, AOB) n'étaient pas cohérents entre les trois dates d'échantillonnage sur un site donné, et entre les sites et les traitements à une date donnée : la nitrification pouvait varier de -40% à + 55% et les abondance des nitrifiants de -50% à + 60%. Cette réponse idiosyncratique peut s'expliquer de trois manières : i) une plus grand affinité pour le NO_3^- de la variété de maïs semé, sans conséquence pour la ressource en ammonium pour les nitrifiantes ; ii) une stimulation de la minéralisation de la matière organique en ammonium associée à l'augmentation des exsudations racinaires (qui stimule l'activité microbienne totale), et donc sans effet sur la compétition entre plantes et nitrifiantes ; iii) la haute variabilité en oxygène disponible dans ces sols. D'autre part l'inoculation d'*Azospirillum* a eu des conséquences inattendues sur la dénitrification, et les abondances de bactéries dénitrifiantes, en fonction de la teneur en carbone des parcelles considérées. En effet, dans les sites où le C était très limitant pour les dénitrifiants, les abondances des populations dénitrifiantes de type *nirS* et la production brute de N_2O augmentaient, probablement en raison de l'exsudation accrue du C dans les racines (Fig.18). Inversement, dans les sites où le carbone était peu ou pas limitant, l'inoculation a diminué l'abondance des bactéries dénitrifiantes (de type *nirS*) et la production brute de N_2O , probablement en raison d'une concurrence accrue pour le nitrate entre racines et bactéries dénitrifiantes.

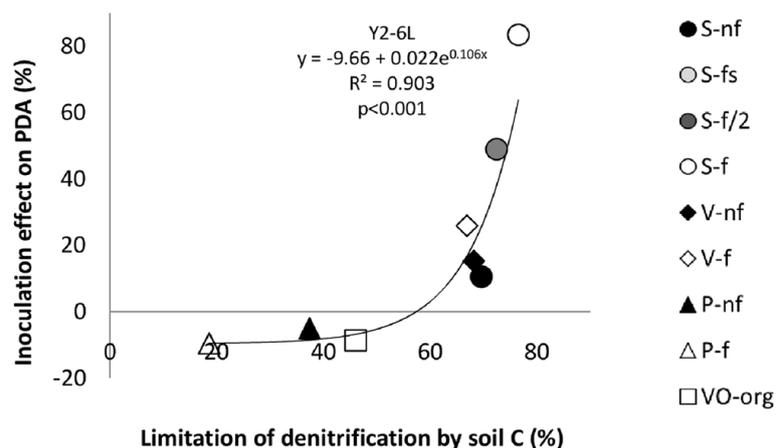


Fig. 19. Relation entre l'effet de l'inoculation d'*Azospirillum lipoferum* CRT1 sur l'activité potentielle de dénitrification (PDA) dans la rhizosphère de maïs et le niveau de limitation en C organique du sol pour la dénitrification (égale à la différence entre dénitrification potentielle avec et sans ajout de carbone). Ces mesures ont été réalisées la seconde année de culture, au stade 6 feuilles (Y2-6L) dans 4 parcelles (S, pente, V, vallée, P, plateau et VO, vallée en agriculture organique) à différents niveaux de fertilisation (nf, sans fertilisation, fs, fertilisation au moment du semis, f/2, fertilisation réduite, f, fertilisation complète, org, fertilisation organique). Chaque point correspond à la valeur moyenne observée de 5 paires de parcelles (avec et sans inoculation). Issu de Florio *et al.* 2017.

L'inoculation d'une bactérie permettant des gains de productivité du maïs dans des sols pauvres en C pourrait donc avoir des effets plus nocifs sur la qualité de l'air et contribuer aux changements globaux (Florio *et al.*, 2017). C'est ici que prend toute l'importance de considérer les compromis entre services écosystémiques.

Tous ces travaux démontrent que les microbes, leur fonctionnement, leur abondance et leur diversité doivent être entièrement intégrés aux études de mesures de certains services écosystémiques. Les nouveaux outils disponibles pour décrire et mieux apprécier ces communautés sont aujourd'hui aisément disponibles et permettent de facilement réaliser ces approches.

Conclusions sur mes travaux de recherche passés

Depuis le début de ma carrière scientifique, mes travaux de recherche ont visé à développer les méthodes d'analyses de la diversité microbienne et de sa distribution en réponse à des forçages environnementaux ; à détecter les liens entre la diversité et le fonctionnement de ces communautés, notamment en faisant appel aux concepts d'écologie générale ; et plus récemment à intégrer les variables fines des communautés microbiennes pour la fourniture de services écosystémiques par le sol, tels que le maintien de sa fertilité, en prenant en compte les changements globaux et l'adaptation des pratiques agricoles aux enjeux environnementaux. Cette démarche a sans nul doute été aussi aiguillée par la nécessité d'adapter mes questions scientifiques à une conjoncture de financement de la recherche de plus en plus tendue en France et en Europe.

Malgré cet état de fait, les collaborations transdisciplinaires établies notamment avec des sociologues ont eu l'avantage de replacer mes questionnements scientifiques dans des problématiques sociétales plus en lien avec mon temps. Je ne pensais pas être en haut d'une « tour d'ivoire », mais j'ai compris que je devais en descendre rapidement pour m'intégrer dans une recherche moderne, plus proche des acteurs de terrain, plus abordable par mes contemporains. Cet exercice au départ assez compliqué, m'a rappelé mes efforts au début de ma carrière pour comprendre le langage des informaticiens qui m'enseignaient la bioinformatique. Et peu à peu, en apprenant le vocabulaire des sciences humaines et en ajustant mon point de vue de microbiologiste à celui de mes interlocuteurs, j'ai découvert la richesse de cette démarche.

Mon nouveau défi est donc de traduire des problématiques très pragmatiques en questions conceptuelles d'intérêt pour le monde académique, mais surtout pour engendrer des vocations auprès d'étudiants qui démarrent leur carrière scientifique dans un monde de la recherche profondément différent de celui qui m'a accueilli au début du siècle. C'est dans cette perspective que je développe mon projet dans le chapitre suivant.

Projet et Perspectives de Recherche

Gestion des groupes fonctionnels microbiens du cycle de l'azote par ingénierie écologique

Dans la continuité des travaux entamés depuis quelques années, j'ai aujourd'hui la volonté de mieux utiliser mes recherches fondamentales pour répondre à certaines questions sociétales, et *mettre en œuvre des approches d'ingénierie écologique pour gérer les caractéristiques des groupes fonctionnels microbiens du cycle de l'azote* en vue d'améliorer leur fonctionnement et leur résilience, ainsi que la fourniture de services écosystémiques. En la matière, notre équipe a, depuis environ cinq années, exploré avec succès plusieurs approches pour gérer ces communautés, soit directement par application de régimes de perturbations spécifiques (permettant d'améliorer le fonctionnement de biofiltres nitrifiants ; collaboration avec Veolia (Cabrol *et al.*, 2016), soit indirectement en manipulant la diversité végétale qui influence l'état des communautés microbiennes (ANR Wheatamix, (Cantarel *et al.*, soumis)).

En outre, notre équipe a été la première à montrer que certaines plantes ont la capacité d'inhiber la dénitrification dans les sols, en produisant des procyanidines (Bardon *et al.*, 2014). Ceci donne à ces plantes un avantage compétitif dans certains environnements, en réduisant les pertes de nitrate. Ces recherches ont aussi amené au dépôt d'un brevet visant à l'utilisation de procyanidines pour réduire les émissions de N₂O par les sols agricoles et nous développons actuellement des collaborations avec des acteurs du monde industriel pour inscrire nos recherches dans un cadre utilitariste.

Enfin, mes travaux actuels en collaboration avec l'Université d'Utrecht au Pays-Bas et l'Université Agricole de Nanjing en Chine vise à mettre en œuvre une approche à multi-niveaux afin de produire un système agro-alimentaire durable. Je développe ci-dessous ce projet, notamment en l'illustrant de trois volets concrets de sa mise en œuvre.

Augmenter la fertilité des sols en milieux urbains par stimulation des communautés microbiennes du cycle de l'azote

Traditionnellement en dehors des orientations stratégiques de mon institut de recherche, le milieu urbain est progressivement devenu un enjeu important pour l'INRA (ex. objectif Food#1 de l'INRA2025), et en toute logique l'INRAE, mon futur institut de recherche issue de la fusion entre l'INRA et l'Irstea devrait largement investir les problématiques environnementales urbaines. Jusqu'à récemment la « nature en ville » restait en effet concentrée dans les espaces verts du centre-ville, continuellement amendés de terres agricoles prélevées en périphérie. Les enjeux aujourd'hui sont différents. Dans un souci de développement durable, le milieu urbain doit s'orienter vers une économie circulaire pour répondre aux demandes environnementales contemporaines qui s'intensifient (parcs, parking, infrastructures ...) ainsi qu'à subvenir à une partie de ses demandes en produits agricoles en développant

une agriculture urbaine. Aussi la ville doit être moins dépendante de l'apport de terres agricoles externes, et s'orienter vers le renouvellement des terres délaissées pour subvenir directement à ses propres besoins en terres fertiles. Dans le cadre de « l'Appel des 30 », qui vise à accompagner de manière innovante et durable la transition de la Vallée de la Chimie (une zone industrielle historique de la région), la Métropole de Lyon subventionne des projets qui ont pour objectif de « revitaliser » ces sols aux parcours historiques contrastés afin de les rendre « fertiles » et de les réutiliser au sein des espaces publics de ce territoire¹. Ainsi, j'ai contacté Julien Lahaye, de la Mission Vallée de la Chimie, qui coordonne cet appel à projet, pour participer en tant qu'expert extérieur au projet Terres fertiles 2.0. Ce projet a pour objectif de revitaliser les sols excavés de différentes zones de la métropole lyonnaise. Concrètement, suite à un tri des éléments les plus grossiers, ces sols sont mélangés à un compost et un couvert végétal est appliqué pour améliorer l'enrichissement en azote du sol. La matière organique étant systématiquement et abondamment apportée sous forme de compost dans les itinéraires classiques de bioremédiation, je fais l'hypothèse que les différences de fertilité des sols, et donc les différences de fourniture de ce service écosystémique, seront essentiellement liées à la quantité d'azote assimilable par les plantes (sous la forme d'ammonium NH_4^+ ou nitrate NO_3^-) après traitements. Selon leurs provenances et leur stade de traitement, ces sols diffèrent dans leur composition biochimique (C, N, P) et nutritive et hébergent des communautés microbiennes au fonctionnement et à la structure issues non seulement du traitement de « revitalisation », mais également des pressions anthropiques passées. En outre, j'ai proposé de stimuler cette bioremédiation en ajoutant un traitement d'inoculation de microorganismes améliorant la croissance des plantes bio-remédiatrices ainsi que des bactéries fixatrices d'azote dont l'activité améliore la teneur en azote disponible dans le sol. Ces sols ont pour devenir d'approvisionner différentes zones paysagères de la ville de Lyon. En amont, les processus mis en œuvre seront testés par trois parties prenantes du projet Terres Fertiles 2.0 qui sont intéressés par notre démarche: les pépinières Soupe qui mettront en œuvre les procédés de bioremédiation sur une zone d'étude de la lône de Pierre-Bénite, en plein cœur de la vallée de la Chimie ; le bureau d'étude Sol&Paysage qui supervise la mise en œuvre des andins de biorémédiation sur le site de La Confluence, au centre-ville de Lyon ; et les paysagistes BASE qui utiliseront les sols produits dans différents aménagements urbains au sein de la Métropole. Pour ce projet, Marine Durand, doctorante sous ma direction à partir du 1^{er} octobre 2019, effectuera le suivi des différents processus de bioremédiation et de plusieurs pilotes de sol plantés en serre. Grâce aux approches de chromatographie et de biologie moléculaire largement maîtrisées par notre équipe, nous suivrons les activités de groupes fonctionnels du cycle de l'azote, leurs abondances relatives ainsi que leur diversité par séquençage haut débit. Cette thèse est financée par l'École Urbaine de Lyon

¹ Voir <http://www.appeldes30.fr/6-axes-developpement-ambitieux/>

(programme « Institut convergences » de l'IDEX Université de Lyon) qui vise à explorer un nouveau domaine de connaissance et d'expertise, l'urbain anthropocène, à travers un projet interdisciplinaire de valorisation économique, sociale et culturelle des savoirs scientifiques. Aussi, la thèse comporte un volet sociologique conséquent sur le rapport de la population face aux enjeux de la bioremédiation des sols pour une réutilisation dans la métropole, et pour explorer une vision « post-pasteurienne » du rôle des microorganismes dans la restauration des sols. Cette partie sera encadrée par ma collègue Céline Granjou (IRSTEA LESSEM, Grenoble) afin de mener les entretiens semi-directifs des acteurs mentionnés ci-dessus, ainsi que des associations de protection de l'environnement et des élus locaux.

D'autre part, j'ai proposé à Geoffroy Séré, (Laboratoire Sols et Environnement INRA-Université de Lorraine, Nancy), d'apporter mon expertise en écologie microbienne dans le développement de son outil d'aide à la décision, DESTISOL, qui vise à mieux prendre en compte les potentialités du sol dans les aménagements urbains. En lien avec INRA Transfert, ce projet propose d'établir des zones d'intérêt pour mettre en œuvre des approches d'agriculture urbaine. Le « potentiel microbien » en terme de capacité de fourniture d'azote assimilable par les plantes et de résistance/résilience à de fortes perturbations estivales (sécheresses prolongées, fortes pluies, îlots de chaleur, ...) sera ainsi intégré au diagnostic de terrain pour rapidement permettre la mise-en-œuvre de démarche de fertilisation des sols urbains.

Réduire l'impact environnemental de l'agriculture en pilotant les activités microbiennes du cycle de l'azote, notamment la production de N_2O .

L'oxyde nitreux, ou protoxyde d'azote (N_2O), est en majeure partie produit par une dénitrification incomplète dans les sols, notamment dans les sols agricoles de pâturages ou de grandes cultures exploités de façon intensive. Pour réduire l'impact de l'agriculture sur la qualité de l'air, et sur les effets néfastes de ce gaz à effet de serre, 300 fois plus puissant que le CO_2 , deux approches de pilotage de la dénitrification peuvent être envisagées : réduire au maximum ce processus, voir en l'inhibant complètement, ou au contraire mitiger les émissions en favorisant la réduction du N_2O en N_2 (gaz inerte), dernière étape de la dénitrification.

A l'origine de la découverte de l'inhibition biologique de la dénitrification (BDI) par les molécules de procyanidines (Bardon *et al.*, 2014), nos collaborations répétées avec des industriels et la valorisation d'un brevet déposé par des membres de l'équipe en 2015 témoignent de la synergie que nous avons pu créer entre recherche fondamentale et applications concrètes. Ainsi nous sommes actuellement en discussion avec le groupe de recherche de la société norvégienne YARA² qui souhaite intégrer les procyanidines à leur formulation d'engrais afin de limiter le dégagement de gaz à effet de serre. Cette approche prometteuse nécessite tout de même un suivi approfondi de l'adaptation des communautés

² Voir <http://www.yara.com>

dénitrifiantes aux taux de procyanidines apportés, et de leur résistance à différents forçages environnementaux, en particuliers aux aléas météorologiques (sécheresses suivies de pluies torrentielles) associés au réchauffement climatique. Nous apporterons donc notre expertise dans le suivi des communautés dénitrifiantes au cours des expériences en mésocosmes contrôlés et des essais au champ mise en place par notre partenaire industriel.

D'autre part, nous collaborons avec l'équipe de Laurent Philippot (Agroécologie, INRA Dijon) et de Joanna Salles (Université de Grøeningen, Pays-Bas) sur des protocoles d'inoculation de bactéries réductrices de N_2O pour directement mitiger l'émission de ce gaz à effet de serre. Si ces inoculations n'ont pas vocation à être pérennes, ces bactéries doivent cependant survivre suffisamment longtemps pour fournir ce service écosystémique, et ce dans des conditions environnementales extrêmement variables. Dans ce contexte, je mets à profit mes compétences en biologie moléculaire sur le développement de méthodes de quantification spécifique des bactéries inoculées, ainsi qu'en écologie théorique sur les règles d'assemblages des communautés et des interactions (Li *et al.*, 2019) qui permettraient une invasion contrôlée de ces micro-organismes.

Enfin, dans le cadre d'un projet déposé (et en cours de négociation financière) auprès de l'accord cadre Agence de l'eau – Zone Atelier Bassin du Rhône (ZABR), nous allons élaborer un outil opérationnel pour évaluer, préserver ou restaurer les fonctions biogéochimiques en zones humides répondant aux enjeux de qualité des eaux et de biodiversité. Ce projet a pour objectif de mesurer les compromis/synergies entre les fonctions biogéochimiques (par ex. dénitrification, potentiellement productrice de N_2O) et les services associés (par ex. épuration des eaux vs. impact sur le climat). En collaboration avec Jean-Christophe Clément (Carrtel, INRA Thonon), Florence Baptist (Bureau d'étude Biotope, Lyon) et Guillaume Gayet (UMS PatriNat MNHN, Paris), nous proposons d'élaborer un outil d'évaluation des enjeux biogéochimiques à l'échelle d'un bassin versant et d'identifier à partir d'indicateurs simples, basés sur la géomatique, la biogéochimie et la microbiologie, l'expression des fonctions épuratoires d'une zone humide donnée en intégrant les approches innovantes basées sur l'utilisation des « omics ». Les résultats seront synthétisés et vulgarisés dans un guide destiné aux gestionnaires présentant les fonctions épuratoires, les indicateurs permettant de qualifier les enjeux à l'échelle d'un bassin versant et la capacité épuratoire des zones humides et enfin les actions écologiques favorables à ces fonctions. En plus d'ajouter certaines variables microbiologiques aux diagnostics actuels, les perspectives d'ingénierie écologique sont ici de piloter les fonctions épuratoires jouées par les microorganismes en favorisant l'exposition répétée et croissante des zones humides aux intrants nitrés.

Améliorer le rendement des plantes dans des systèmes de production alimentaire durables par une approche à des niveaux multiples

Mes récentes collaborations avec mes collègues de l'Université d'Utrecht (Pays Bas) et de l'Université Agricole de Nanjing (Chine) m'ont permis d'élargir mes recherches à de nouveaux modèles d'études tels que les plants de tomate, culture très importante dans l'alimentation mondiale, et part. Nourrir une population humaine en continuelle croissance reste l'un des principaux défis du XXI^e siècle. Il est donc urgent de développer des stratégies pour améliorer la croissance et la santé des plantes tout en réduisant la dépendance aux ressources fossiles et aux pesticides toxiques. Si les microbes associés aux racines améliorent la disponibilité des nutriments, et permettent notamment l'assimilation de molécules azotés, ils modifient les traits fonctionnels des plantes et peuvent même les protéger contre les maladies. Dans les systèmes agricoles intensifs, aussi connue sous le nom de cultures conventionnelles, ces communautés sont tellement dégradées qu'elles ne peuvent plus contribuer à la vigueur des plantes. Une gestion à plusieurs niveaux pourrait être la meilleure approche pour améliorer le fonctionnement du microbiome du sol suivant par exemple une combinaison de trois approches dont le but serait d'améliorer à la fois les espèces cibles et les processus au niveau de la communauté nécessaires pour une forte croissance des plantes (Fig. 20).

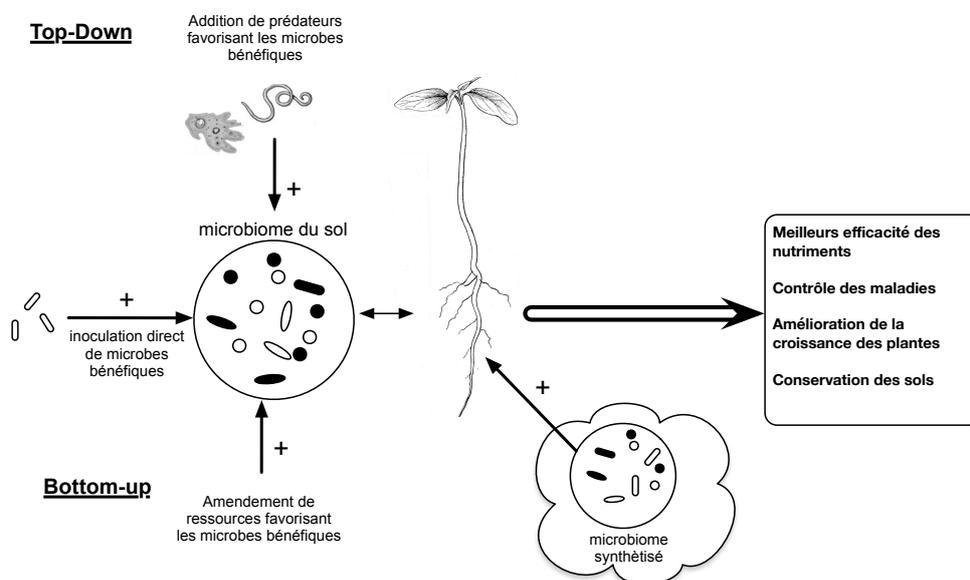


Fig. 20. Vue d'ensemble des approches synergiques pour améliorer la fonctionnalité du microbiome et soutenir l'agriculture durable de demain

- Contrôle top-down: les prédateurs tels que les protistes et les nématodes sont parmi les principaux contrôleurs du microbiome (Geisen *et al.*, 2018). Grâce au fort chevauchement entre les mécanismes de défense anti-prédateurs et l'activité bénéfique pour les plantes, les prédateurs peuvent être inoculés pour donner un avantage sélectif aux microbes bénéfiques. Cette approche permettrait de stimuler certains

traits spécifiques indépendamment des espèces microbiennes. Cependant, il faudra également prendre en compte leur impacts sur les communautés résidentes, ainsi que la disponibilité de certains nutriments essentiels pour le fonctionnement du sol associé aux racines, mais également pour les cultures successives souvent utilisées en rotation.

- Inoculation direct: Le microbiome du sol peut être amélioré en ajoutant directement des micro-organismes bénéfiques, que ce soit des bactéries inhibitrices de certains pathogènes ou promouvant la croissance des plantes. C'est la méthode la plus couramment pratiquée et présente l'avantage d'introduire un ensemble très défini de traits. Cependant, les microorganismes introduits échouent souvent à survivre et leurs interactions avec les communautés résidentes sont mal comprises. Il faut donc prendre en compte ces interactions comme nous l'avons montré récemment (Li *et al.*, 2019), mais également vérifier leur durabilité dans un environnement changeant et leur capacité à résister à ces variations environnementales.

- Contrôle de l'appauvrissement: L'ajout de ressources spécifiques au sol peut favoriser les groupes fonctionnels ayant une activité souhaitée. Par exemple, l'amendement avec la chitine favorisera les bactéries capables d'attaquer les pathogènes fongiques. Cette méthode est très efficace, mais les liens entre le type d'amendement et la fonction de la communauté sont encore mal compris, ce qui limite leur généralisation (Wagg *et al.*, 2014).

Pour ces trois niveaux, différents groupes fonctionnels, et en particulier ceux du cycle de l'azote pourront être étudiés afin d'essayer de piloter la disponibilité d'une ressource préférentielle pour la plante, comme le nitrate par exemple, sans avoir recours à des intrants chimiques.

Conclusion générale

Durant ma carrière scientifique je pense avoir contribué à déplacer un peu le front de sciences de l'écologie microbienne, que ce soit en termes de développement de concepts originaux et de méthodes d'analyse de données haut-débit, mais ces travaux visaient aussi à mieux intégrer le compartiment microbien (essentiellement bactéries) dans de multiples écosystèmes (terrestres et aquatiques), et plus récemment à y ajouter une dimension pluri-disciplinaire en abordant la notion de services écosystémiques.

Dans un contexte de changement global, il devient urgent d'intégrer les communautés microbiennes dans les modèles globaux, mais aussi d'évaluer les capacités de résistance et de résilience de différents groupes fonctionnels microbiens face à de nombreuses perturbations environnementales. En écologie fonctionnelle, les micro-organismes restent des modèles d'études de premier ordre, surtout afin d'apprécier l'importance relative des processus stochastiques vs. déterministiques des assemblages de communautés, mais également d'apprécier comment la redondance fonctionnelle affecte les mesures de diversité et le recouvrement de niche.

Enfin, j'insiste : l'écologie microbienne doit aujourd'hui pleinement s'intégrer dans les problématiques sociétales, pour mieux expliquer l'importance des microbes dans la fourniture de services écosystémiques, mais aussi pour dépasser le statut de régulation actuelle basée sur la « peur du microbe pathogène » vers une régulation guidée par des notions de risques environnementaux à de plus larges échelles temporelles et spatiales. Notamment cela doit s'appliquer à l'usage des micro-organismes à des fins de bioremédiation ou de bioaugmentation ; ou encore à des options de biofertilisation ou biostimulation végétale. Un travail de proximité avec nos collaborateurs des sciences humaines et sociales est un pré-requis à ce type d'approches.

Références

- Acinas SG, Marcelino LA, Klepac-Ceraj V & Polz MF (2004) Divergence and redundancy of 16S rRNA sequences in genomes with multiple *rrn* operons. *J Bacteriol* 186: 2629-2635.
- Acinas SG, Klepac-Ceraj V, Hunt DE, Pharino C, Ceraj I, Distel DL & Polz MF (2004) Fine-scale phylogenetic architecture of a complex bacterial community. *Nature* 430: 551-554.
- Alonso L, Creuze-des-Chatelliers C, Trabac T, Dubost A, Moenne-Loccoz Y & Pommier T (2018) Rock substrate rather than black stain alterations drives microbial community structure in the passage of Lascaux Cave. *Microbiome* 6: 216.
- Alonso L, Pommier T, Kaufmann B, Dubost A, Chapulliot D, Dore J, Douady CJ & Moenne-Loccoz Y (2019) Anthropization level of Lascaux Cave microbiome shown by regional-scale comparisons of pristine and anthropized caves. *Mol Ecol* 28: 3383-3394.
- Assémien FL, Cantarel AAM, Florio A, Lerondelle C, Pommier T, Gonnetty JT & Le Roux X (2019) Different groups of nitrite-reducers and N₂O-reducers have distinct ecological niches and functional roles in West African cultivated soils. *Soil Biology and Biochemistry* 129: 39-47.
- Assémien LF, Pommier T, Gonnetty TJ, Gervais J, Simon L & Le Roux X (2017) Adaptation of soil nitrifiers to very low nitrogen level jeopardizes the efficiency of chemical fertilization in West African moist savannas. *Scientific reports* 7.
- Baas-Becking LGM (1934) *Geobiologie of inleiding tot de milieukunde*, p. 1-31. W.P. Van Stockum & Zoon N.V., den Haag.
- Barberán A (2014) The microbial contribution to macroecology. *Frontiers in Microbiology* 5.
- Barberán A, Ramirez KS, Leff JW, Bradford MA, Wall DH, Fierer N & Klironomos J (2014) Why are some microbes more ubiquitous than others? Predicting the habitat breadth of soil bacteria. *Ecol Lett* 17: 794-802.
- Bardon C, Piola F, Bellvert F, Haichar FEZ, Comte G, Meiffren G, Pommier T, Puijalón S, Tsafack N & Poly F (2014) Evidence for biological denitrification inhibition (BDI) by plant secondary metabolites. *New Phytologist* 204: 620-630.
- Baxendale C, Orwin KH, Poly F, Pommier T & Bardgett RD (2014) Plant-soil feedback responses are species or trait specific depending on the competitive environment. *New Phytologist* 204: 408-423.
- Bernhard AE & Kelly JJ (2016) Editorial: Linking Ecosystem Function to Microbial Diversity. *Frontiers in Microbiology* 7.
- Bloem J & Bolhuis PR (2006) Thymidine and leucine incorporation to assess bacterial growth rate. *Microbiological Methods for Assessing Soil Quality*, (Bloem J, Hopkins DW & Benedetti A, eds.), p. 142-149. CABI, Wallingford, UK.
- Bloem J, Veninga M & Shepherd J (1995) Fully automatic determination of soil bacterium numbers, cell volumes and frequencies of dividing cells by confocal laser scanning microscopy and image analysis. *Appl Environ Microbiol* 61: 926-936.
- Bloem J, Schouten AJ, Sørensen SJ, Rutgers M, van der Werf A & Breure AM (2006) Monitoring and evaluating soil quality. *Microbiological Methods for Assessing Soil Quality*, (Bloem J, Hopkins DW & Benedetti A, eds.), p. 23-49. CABI, Wallingford, UK.
- Bond EM & Chase JM (2002) Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. *Ecol Lett* 5: 467-470.

- Bouvier T, Venail P, Pommier T, Bouvier C, Barbera C & Mouquet N (2012) Contrasted Effects of Diversity and Immigration on Ecological Insurance in Marine Bacterioplankton Communities. *PLoS One* 7.
- Bru D, Ramette A, Saby NPA, Dequiedt S, Ranjard L, Jolivet C, Arrouays D & Philippot L (2011) Determinants of the distribution of nitrogen-cycling microbial communities at the landscape scale. *Isme Journal* 5: 532-542.
- Cabrol L, Poly F, Malhautier L, Pommier T, Lerondelle C, Verstraete W, Lepeuple AS, Fanlo JL & Le Roux X (2016) Management of Microbial Communities through Transient Disturbances Enhances the Functional Resilience of Nitrifying Gas-Biofilters to Future Disturbances. *Environ Sci Technol* 50: 338-348.
- Cantarel A, Allard V, Andrieu B, et al. (soumis) Plant functional trait variability and trait syndromes among wheat (*Triticum aestivum*) varieties: the footprint of artificial selection. *Journal of experimental botany*.
- Cantarel AAM, Pommier T, Desclos-Theveniau M, et al. (2015) Using plant traits to explain plant-microbe relationships for N-resources acquisition. *Ecology* 96: 788-799.
- Capdeville C, Pommier T, Gervais J, Fromard F, Rols J-L & Leflaive J (2019) Mangrove facies drives resistance and resilience of sediment microbes exposed to anthropic disturbance. *FrontMicrobiol* in press.
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M & Jouseau C (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989-992.
- Case TJ (1990) Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proc Natl Acad Sci USA* 87: 9610-9614.
- Catford JA, Jansson R & Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers Distrib* 15: 22-40.
- Crespo BG, Pommier T, Fernández-Gómez B & Pedrós-Alió C (2013) Taxonomic composition of the particle attached and free-living bacterial assemblages in the Northwest Mediterranean Sea analyzed by pyrosequencing of the 16S rRNA. *Microbiology Open* 2: 541-552.
- Davis MA, Grime JP & Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- De Vries FT, Hoffland E, Van Eekeren N, Brussaard L & Bloem J (2006) Fungal/ bacterial ratios in grasslands with contrasting nitrogen management. *Soil Biol Biochem* 28: 2092-2103.
- Delgado-Baquerizo M, Giaramida L, Reich PB, Khachane AN, Hamonts K, Edwards C, Lawton LA & Singh BK (2016) Lack of functional redundancy in the relationship between microbial diversity and ecosystem functioning. *Journal of Ecology* 104: 936-946.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Reich PB, Jeffries TC, Gaitan JJ, Encinar D, Berdugo M, Campbell CD & Singh BK (2016) Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nat Commun* 7: 10541.
- Ehrlich PR (1994) ENERGY USE AND BIODIVERSITY LOSS. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 344: 99-104.
- Eilers H, Pernthaler J, Glockner FO & Amann R (2000) Culturability and In situ abundance of pelagic bacteria from the North Sea. *Appl Environ Microbiol* 66: 3044-3051.
- Findlay S & Sinsabaugh RL (2003) Response of hyporheic biofilm metabolism and community structure to nitrogen amendments. *Aquat Microb Ecol* 33: 127-136.

- Florio A, Pommier T, Gervais J, Bérard A & Le Roux X (2017) Soil C and N statuses determine the effect of maize inoculation by plant growth-promoting rhizobacteria on nitrifying and denitrifying communities. *Scientific Reports* 7.
- Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax DF, Seabloom EW, Smith MD, Stohlgren TJ, Tilman D & Von Holle B (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88: 3-17.
- Geisen S, Mitchell EAD, Adl S, et al. (2018) Soil protists: a fertile frontier in soil biology research. *FEMS Microbiology Reviews* 42: 293-323.
- Ghiglione J-F, Galand PE, Pommier T, et al. (2012) Pole-to-pole biogeography of surface and deep marine bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 17633-17638.
- Gravel D, Bell T, Barbera C, Combe M, Pommier T & Mouquet N (2012) Phylogenetic constraints on ecosystem functioning. *Nat Commun* 3: 1117.
- Gravel D, Bell T, Barbera C, Bouvier T, Pommier T, Venail P & Mouquet N (2011) Experimental niche evolution alters the strength of the diversity-productivity relationship. *Nature* 469: 89-92.
- Grigulis K, Lavorel S, Krainer U, et al. (2013) Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology* 101: 47-57.
- Guidi L, Chaffron S, Bittner L, et al. (2016) Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature* 532: 465-470.
- Hagström A, Pommier T, Rohwer F, Simu K, Stolte W, Svensson D & Zweifel UL (2002) Use of 16S ribosomal DNA for delineation of marine bacterioplankton species. *Appl Environ Microbiol* 68: 3628-3633.
- Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, et al. (1999) Plant diversity and productivity experiments in european grasslands. *Science* 286: 1123-1127.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Hungria M, Campo RJ, Souza EM & Pedrosa FO (2010) Inoculation with selected strains of *Azospirillum brasilense* and *A. lipoferum* improves yields of maize and wheat in Brazil. *Plant and Soil* 331: 413-425.
- Jousset A, Schulz W, Scheu S & Eisenhauer N (2011) Intraspecific genotypic richness and relatedness predict the invasibility of microbial communities. *Isme Journal* 5: 1108-1114.
- Kaiser E & Herndl G (1997) Rapid recovery of marine bacterioplankton activity after inhibition by UV radiation in coastal waters. *Appl Environ Microbiol* 63: 4026-4031.
- Kassen R (2002) The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 173-190.
- Langenheder S, Lindström ES & Tranvik LJ (2005) Weak coupling between community composition and functioning of aquatic bacteria. *Limnol Oceanogr* 50: 957-967.
- Langenheder S, Lindstrom ES & Tranvik LJ (2006) Structure and function of bacterial communities emerging from different sources under identical conditions. *Appl Environ Microbiol* 72: 212-220.
- Le HT, Rochelle-Newall E, Ribolzi O, Janeau J-L, Huon S, Latsachack K & Pommier T (2019) Land use strongly influences soil organic carbon and bacterial community loss in runoff in tropical uplands. *Land Degrad Develop* in press.
- Le HT, Rochelle-Newall E, Auda Y, Ribolzi O, Sengtaheuanghoung O, Thebault E, Soulileuth B & Pommier T (2018) Vicinal land use change strongly drives stream bacterial community in a tropical

montane catchment. *FEMS Microbiol Ecol* 94.

Le HT, Ho CT, Trinh QH, et al. (2016) Responses of Aquatic Bacteria to Terrestrial Runoff: Effects on Community Structure and Key Taxonomic Groups. *Frontiers in Microbiology* 7: 889.

Le Roux X, Bouskill NJ, Niboyet A, et al. (2016) Predicting the Responses of Soil Nitrite-Oxidizers to Multi-Factorial Global Change: A Trait-Based Approach. *Frontiers in Microbiology* 7.

Leemans R & de Groot R (2003) Millennium Ecosystems Assessment. *Ecosystems and Human Well-being: A Framework for Assessment*. (Press I, ed.) p. 245. World Resource Institute, Washington, D.C.

Legay N, Piton G, Arnoldi C, Bernard L, Binet M-N, Mouhamadou B, Pommier T, Lavorel S, Foulquier A & Clément J-C (2018) Soil legacy effects of climatic stress, management and plant functional composition on microbial communities drive the response of *Lolium perenne* to a new drought event. *Plant and Soil*.

Li M, Zhong W, Wang J, Jousset A, Friman V-P, Xu Y, Shen Q & Pommier T (2019) Facilitation promotes invasions in plant-associated microbial communities. *Ecol Lett* 22: 149-158.

Loreau M & Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412: 72-76.

Loreau M, Naeem S & Inchausti P (2002) *Biodiversity and Ecosystem functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, Oxford.

Loreau M, Mouquet N & Gonzalez A (2003) Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100: 12765-12770.

Loreau M, Naeem S, Inchausti P, et al. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.

Mallon CA, van Elsas JD & Salles JF (2015) Microbial Invasions: The Process, Patterns, and Mechanisms. *Trends Microbiol* 23: 719-729.

Mallon CA, Poly F, Le Roux X, Marring I, van Elsas JD & Salles JF (2015) Resource pulses can alleviate the biodiversity-invasion relationship in soil microbial communities. *Ecology* 96: 915-926.

Massana R, Karniol B, Pommier T, Bodaker I & Beja O (2008) Metagenomic retrieval of a ribosomal DNA repeat array from an uncultured marine alveolate. *Environ Microbiol* 10: 1335-1343.

Mehrabi Z, McMillan VE, Clark IM, Canning G, Hammond-Kosack KE, Preston G, Hirsch PR & Mauchline TH (2016) *Pseudomonas* spp. diversity is negatively associated with suppression of the wheat take-all pathogen. *Scientific Reports* 6.

Michalet S, Rohr J, Warshan D, et al. (2013) Phytochemical analysis of mature tree root exudates in situ and their role in shaping soil microbial communities in relation to tree N-acquisition strategy. *Plant Physiology and Biochemistry* 72: 169-177.

Morita R (1982) Starvation-Survival of Heterotrophs in the Marine Environment. *Adv Microbiol Ecol* 6: 171-198.

Naeem S & Wright JP (2003) Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecol Lett* 6: 567-579.

Okon Y & Kapulnik Y (1986) Development and function of Azospirillum-inoculated roots. *Plant and Soil* 90: 3-16.

Peter H, Ylla I, Gudasz C, Romani AM, Sabater S & Tranvik LJ (2011) Multifunctionality and Diversity in Bacterial Biofilms. *PLoS One* 6.

- Pfeiffer M & Kaplan JO (2010) Response of terrestrial N₂O and NO_x emissions to abrupt climate change. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* 9: 012001.
- Pommier T, Pinhassi J & Hagström Å (2005) Biogeography analysis of ribosomal RNA clusters from marine bacterioplankton. *Aquat Microb Ecol* 41: 79-89.
- Pommier T, Douzery EJP & Mouillot D (2012) Environment drives high phylogenetic turnover among oceanic bacterial communities. *Biology Letters* 8: 562-566.
- Pommier T, Neal PR, Gasol JM, Acinas SG & Pedrós-Alió C (2010) Spatial patterns of bacterial richness and evenness in the NW Mediterranean Sea explored by pyrosequencing of the 16S rRNA v6 region. *Aquat Microb Ecol* 61: 221-223.
- Pommier T, Canbäck B, Riemann L, Boström HK, Lundberg P, Tunlid A & Hagström Å (2007) Global patterns of diversity and community structure in marine bacterioplankton. *Mol Ecol* 16: 867-880.
- Pommier T, Merroune A, Bettarel Y, Got P, Janeau J-L, Jouquet P, Thuy TD, Toan TD & Rochelle-Newall E (2014) Off-site impacts of agricultural composting: role of terrestrially derived organic matter in structuring aquatic microbial communities and their metabolic potential. *FEMS Microbio Ecol* 90: 622-632.
- Pommier T, Cantarel AAM, Grigulis K, Lavorel S, Legay N, Baxendale C, Bardgett DR, Bahn M, Poly F & Clément JC (2018) The added value of including key microbial traits to determine nitrogen-related ecosystem services in managed grasslands. *Journal of Applied Ecology* 55: 49-58.
- Power AG (2010) Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365: 2959-2971.
- Prosser JI (1989) Autotrophic Nitrification in Bacteria. *Advances in Microbial Physiology* 30: 125-181.
- Ranjard L, Dequiedt S, Jolivet C, et al. (2010) Biogeography of soil microbial communities: a review and a description of the ongoing french national initiative. *Agronomy for Sustainable Development* 7 pages-7 pages.
- Reed HE & Martiny JB (2007) Testing the functional significance of microbial composition in natural communities. *FEMS Microbio Ecol* 62: 161-170.
- Riemann L, Leitet C, Pommier T, Simu K, Holmfeldt K, Larsson U & Hagstrom A (2008) The native bacterioplankton community in the central baltic sea is influenced by freshwater bacterial species. *Appl Environ Microbiol* 74: 503-515.
- Roger F, Bertilsson S, Langenheder S, Osman OA & Gamfeldt L (2016) Effects of multiple dimensions of bacterial diversity on functioning, stability and multifunctionality. *Ecology* 97: 2716-2728.
- Roscher C, Bessler H, Oelmann Y, Engels C, Wilcke W & Schulze ED (2009) Resources, recruitment limitation and invader species identity determine pattern of spontaneous invasion in experimental grasslands. *Journal of Ecology* 97: 32-47.
- Rosenberg E & Zilber-Rosenberg I (2016) Microbes Drive Evolution of Animals and Plants: the Hologenome Concept. *Mbio* 7.
- Rusch DB, Halpern AL, Sutton G, et al. (2007) The Sorcerer II Global Ocean Sampling Expedition: Northwest Atlantic through Eastern Tropical Pacific. *PLOS Biol* 5: 0398.
- Salles JF, Poly F, Schmid B & Le Roux X (2009) Community niche predicts the functioning of denitrifying bacterial assemblages. *Ecology* 90: 3324-3332.
- Shea K & Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 170-176.
- Simonin M, Richaume A, Guyonnet JP, Dubost A, Martins JMF & Pommier T (2016) Titanium dioxide

nanoparticles strongly impact soil microbial function by affecting archaeal nitrifiers. *Scientific Reports* 6: 33643.

Spiers AJ, Kahn SG, Bohannon J, Travisano M & Rainey PB (2002) Adaptive divergence in experimental populations of *Pseudomonas fluorescens*. I. Genetic and phenotypic bases of wrinkly spreader fitness. *Genetics* 161: 33-46.

Theis KR, Dheilly NM, Klassen JL, et al. (2016) Getting the Hologenome Concept Right: an Eco-Evolutionary Framework for Hosts and Their Microbiomes. *Msystems* 1.

Theoharides KA & Dukes JS (2007) Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytol* 176: 256-273. .

Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proc Natl Acad Sci USA* 101: 10854-10861.

Tilman D, Kilham SS & Kilham P (1982) Phytoplankton community ecology - the role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 349-372.

Trinh DA, Luu TNM, Trinh QH, et al. (2016) Impact of terrestrial runoff on organic matter, trophic state, and phytoplankton in a tropical, upland reservoir. *Aquatic Sciences* 78: 367–379.

Valone TJ & Barber NA (2008) An empirical evaluation of the insurance hypothesis in diversity-stability models. *Ecology* 89: 522-531.

van Eekeren N, de Boer H, Hanegraaf M, Bokhorst J, Nierop D, Bloem J, Schouten T, de Goede R & Brussaard L (2010) Ecosystem services in grassland associated with biotic and abiotic soil parameters. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 1491-1504.

Venail PA, Kaltz O, Olivieri I, Pommier T & Mouquet N (2011) Diversification in temporally heterogeneous environments: effect of the grain in experimental bacterial populations. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2485-2495.

Vitousek PM, Dantonio CM, Loope LL, Rejmanek M & Westbrooks R (1997) Introduced species: A significant component of human-caused global change. *N Z J Ecol* 21: 1-16.

Wagg C, Bender SF, Widmer F & van der Heijden MGA (2014) Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111: 5266-5270.

Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA & Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.

Wei Z, Yang TJ, Friman VP, Xu YC, Shen QR & Jousset A (2015) Trophic network architecture of root-associated bacterial communities determines pathogen invasion and plant health. *Nature Communications* 6.

Wertz S, Degrange V, Prosser JI, Poly F, Commeaux C, Freitag T, Guillaumaud N & Roux XL (2006) Maintenance of soil functioning following erosion of microbial diversity. *Environ Microbiol* 8: 2162-2169.

Whitman WB, Coleman DC & Wiebe WJ (1998) Prokaryotes: The unseen majority. *Proc Natl Acad Sci U S A* 95: 6578-6583.

Williamson M & Fitter A (1996) The varying success of invaders. *Ecology* 77: 1661-1666.

Woese CR, Stackebrandt E, Macke TJ & Fox GE (1985) A phylogenetic definition of the major eubacterial taxa. *Syst Appl Microbiol* 6: 143-151.

Yachi S & Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proc Natl Acad Sci U S A* 96: 1463-1468.

Yang TJ, Wei Z, Friman VP, Xu YC, Shen QR, Kowalchuk GA & Jousset A (2017) Resource availability modulates biodiversity-invasion relationships by altering competitive interactions. *Environ Microbiol* 19: 2984-2991.

Zumft WG (1997) Cell biology and molecular basis of denitrification. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 61: 533-616.

Remerciements

Aucun des travaux exposés ci-dessus n'aurait été possible sans les interactions et les liens tissés au long de ma carrière scientifique. Je tiens tout d'abord à remercier Wilhelm Granéli, étincelle suédo-brésilienne qui a su diriger mon regard vers le monde fabuleux des microbes de l'environnement. Un grand merci à Åke Hagström, mon directeur de thèse, qui m'a appris que la recherche se faisait avec passion, ou pas du tout. Je retiens de ces premiers pas dans le monde de la recherche de superbes rencontres, et d'interminables discussions sur le monde du plancton marin, à l'échelle globale, bien entendu ! ☺

Cette période suédoise n'aurait jamais été salubre si Catherine Legrand, Jarone Pinhassi, Lasse Riemann, Björn Canbäck, Anders Tunlid et Karin Simu n'avaient été à mes côtés : Tack så mycket !

De la période barcelonaise, je remercie mes collègues Carlos Pedrós-Alió, Pep Gasol, Beatriz Fernandez, Franck-Oliver Glöckner et Pier Buttigieg qui ont fait de ce post-doc une expérience tellement enrichissante et pleine de moments inoubliables !

De la période montpelliéraine je remercie Thierry Bouvier, Martin Agis, Patrick Venail, Dominique Gravel et David Mouillot pour leur perspicacité scientifique et leur envie de faire de la Recherche. Un grand merci aussi à Emma Rochelle-Newall, rencontrée à cette période, et qui a parcouru tant de route à mes côtés, pour ses points de vue perçants sur de nombreux sujets, parmi lesquels la biogéochimie, l'écologie microbienne française, le féminisme et l'appétence pour les coups de haches (In BAR we trust !). De ces moments passés en ASE, je tiens également à remercier Jean-Louis Janeau, Olivier Ribolzi, et les collègues de Luang Prabang, toujours à l'écoute de nos besoins sur le terrain.

De mon nouveau départ à Lyon, j'adresse une mention spéciale à Xavier Le Roux et Franck Poly, qui m'ont accompagné à 200% dans ma migration vers les sols prairiaux et le cycle de l'azote.

Le monde de l'écologie du sol et des interactions avec les plantes n'aurait pas été aussi captivant sans de formidables rencontres. Je souhaite ici remercier Jean-Christophe Clément, Arnaud Foulquier, Sandra Lavorel, Karl Grigulis, Nicolas Legay, mais aussi bien entendu Amélie Cantarel, Agnès Richaume et Alessandro Florio qui doivent me supporter presque tous les jours !

Je souhaite aussi saluer mes dernières rencontres à l'international, pleine de promesses de débats sur la place de l'écologie dans l'agriculture moderne : 谢谢 Wei Zhong, Alex Jousset, Vile Friman, Tianjie Yang and the bunch of students from LorMe !

La recherche en France ne pourrait jamais être simple si nous n'avions pas le soutien constant des équipes administratives et du soutien technique au laboratoire : Betty, Dominique, Isabelle, Stéphane, Nadine, Corinne, Jo, Charline, Leslie : un grand merci à tous !

Je tiens enfin à remercier tous mes collègues de l'unité d'Écologie Microbienne et les étudiants qui partagent mon quotidien pour leur bonne humeur, leurs discussions éclairées et pour avoir toléré mon franc-parler souvent trop direct mais jamais méchant!

Et bien sûr, les amis et la famille méritent entièrement ma reconnaissance :

Tusind tack min øjesten fordi Du er altid brevid mig.

Antoine et Ea : je sais que ce métier me prend parfois beaucoup de temps et peut parfois un peu trop jouer sur ma patience ; vos sourires quotidiens et vos questions intéressées sur le pourquoi du comment des microbes qui nous entourent sont le carburant indispensable au moteur de ma vie de chercheur. Ce mémoire vous est dédié.

Résumé des travaux

S'il est aujourd'hui reconnu que les micro-organismes jouent un rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes, leur diversité, sa distribution à différentes échelles et les facteurs les influençant, sont encore au centre des études d'écologie microbienne. Mes activités de recherche visent à mieux comprendre quels facteurs biotiques et abiotiques contrôlent ces variables, en ayant pour objectif d'examiner les relations entre diversité – fonctionnement des écosystèmes – fourniture de services écosystémiques dans différents types de milieux, essentiellement peu anthropisés. Dans ce contexte, j'ai développé des travaux selon trois axes de travail imbriqués. D'une part, j'ai conduit plusieurs études visant à mieux décrire la diversité bactérienne et les forçages environnementaux impactant ses variations spatiales et temporelles en utilisant les outils de biologie moléculaire, de bioinformatique et de phylogénie. Dans un second axe, j'ai intégré à mes approches plusieurs concepts issus de l'écologie générale, et ce dans un contexte évolutif s'appuyant sur la capacité des micro-organismes à s'adapter rapidement à de nouvelles conditions environnementales. Enfin, j'ai examiné le rôle joué par les micro-organismes dans la fourniture de différents services écosystémiques, notamment dans le maintien de la fertilité de sols prairiaux et la qualité de l'eau lessivé par ces écosystèmes. Ces activités de recherche, au cours desquelles plusieurs étudiants et stagiaires ont été encadrés, a abouti à la publication de 42 articles dans des revues de rang A. Étant donné l'importance implicite des activités humaines et les processus terrestres sur le fonctionnement des écosystèmes, mes activités de recherches futures ont pour objectifs de mettre en œuvre des approches d'ingénierie écologique pour gérer les caractéristiques des groupes fonctionnels microbiens du cycle de l'azote. Je propose ainsi i) d'augmenter la fertilité des sols en milieux urbains en stimulant ces communautés microbiennes essentielles à la croissance des plantes, ii) de réduire l'impact environnemental de l'agriculture en pilotant les activités microbiennes productrice de gaz à effet de serre, notamment la production de N₂O et iii) d'améliorer le rendement des plantes dans des systèmes de production alimentaire durables par une approche à des niveaux multiples. Ce projet sera mené dans un contexte de recherche trans-disciplinaire alliant écologie, microbiologie, agronomie et sociologie.