

Sujet de thèse :

Titre : Impacts de la diversification végétale intra- et interspécifique sur le couplage des cycles du carbone et de l'azote et les services écosystémiques associés à ce couplage dans une perspective d'agroécologie

Mots clés : agroécologie, cycles biogéochimiques, écologie fonctionnelle, écologie microbienne, écologie des sols, liens biodiversité-fonctionnement des écosystèmes, services/disservices écosystémiques.

Encadrement :

Directeur de thèse HDR : Sébastien Fontaine (Directeur de Recherche INRAe, UMR 0874 Ecosystème Prairial, UREP, Clermont-Ferrand) ; sebastien.fontaine@inrae.fr

Co-Directrice de thèse : Audrey Niboyet (Maître de Conférences AgroParisTech, UMR 7618 Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement de Paris – IEES Paris) ; audrey.niboyet@agroparistech.fr

La thèse s'inscrit dans le projet ANR **Mobiliser et sélectionner la diversité cultivée intra et inter-spécifique pour un changement systémique vers une agriculture sans pesticide** (PPR - Programme Prioritaire de Recherche – Cultiver et protéger autrement – MOBIDIV, 72 mois, 2021-2026 ; Porteurs du projet : Jérôme Enjalbert et Aline Fugerey-Scarbel). La thèse bénéficie d'un financement dans le cadre de ce projet (salaire et fonctionnement).

Au sein du projet MOBIDIV, le directeur de thèse est responsable de l'expérimentation couverts multi-spécifiques et co-responsable de la tâche - Synthèse, impact sur les indicateurs de performance (tâche 3.6, WP3) ; la co-directrice de thèse est co-responsable de la tâche – Services écosystémiques et possibles disservices écosystémiques associés à la diversification (tâche 3.5, WP3).

En plus du directeur de thèse et de la co-directrice de thèse, le doctorant sera amené à travailler en étroite collaboration avec les collaborateurs de l'UREP, IEES et du LEM (Laboratoire d'Ecologie Microbienne de Lyon) mobilisés dans l'expérimentation couverts multi-spécifiques du projet. Il sera de plus amené à interagir avec le consortium pluridisciplinaire du projet MOBIDIV.

Descriptif du sujet de thèse et méthodes envisagées :

Début 2021 a commencé le projet MOBIDIV (2021-2026) qui propose d'utiliser la diversification des agroécosystèmes comme levier majeur pour réduire (voire s'affranchir de) l'usage des pesticides. Ce projet s'appuie sur les travaux d'écologie sur les liens biodiversité-fonctionnement des écosystèmes (BEF) et propose de concevoir des agroécosystèmes plus divers afin de conduire à des agroécosystèmes plus résistants/résilients et présentant une production plus stable, du fait d'effets d'échantillonnage et de complémentarité/facilitation (Barot et al. 2017, Borg et al. 2018, Stomph et al. 2020). Le projet MOBIDIV, centré sur le blé, propose d'étudier un gradient de diversification dans les agroécosystèmes (mélanges variétaux, association blé – légumineuse partenaire, association blé – couvert plurispécifique) et d'évaluer les effets de la diversification sur le contrôle des maladies, ravageurs et adventices, ainsi que sur un ensemble de services (et potentiels disservices) écosystémiques rendus par les agroécosystèmes (et pas uniquement le service de production).

La présente thèse s'attache à étudier les systèmes les plus diversifiés du projet, allant jusqu'à des systèmes combinant mélanges variétaux de blé et couverts plurispécifiques d'espèces pérennes (i.e. diversité intra- et inter-spécifique) et à évaluer les effets de cette diversification (via des interactions plantes-plantes et plantes-microorganismes du sol au niveau de la rhizosphère) sur la réalisation du cycle biogéochimique de l'azote (N) dans le sol et sur les services (et potentiels disservices) associés à la réalisation de ce cycle. L'hypothèse à tester est que ces nouveaux systèmes de culture, associant blé et couverts plurispécifiques d'espèces pérennes (c'est-à-dire des « agro-prairies »), en incluant des espèces prairiales qui entretiennent dans leur rhizosphère des activités microbiennes contribuant à la régulation des cycles biogéochimiques dans les sols, permettent de réduire l'utilisation d'intrants (pesticides, mais aussi fertilisants) tout en garantissant un service de production satisfaisant et la fourniture de services écosystémiques liés au fonctionnement du sol (e.g. la rétention en N, la

fertilité du sol, etc.), et sans s'accompagner d'une augmentation des disservices écosystémiques liés au fonctionnement du sol (e.g. émissions d'oxyde nitreux, N₂O, par les sols).

La thèse reposera principalement sur une expérimentation qui sera mise en place à l'UMR 0874 Ecosystème Prairial (Clermont-Ferrand). Cette expérimentation comportera 4 variétés de blé tendre (*Triticum aestivum*), un mélange variétal de ces 4 variétés de blé, et 4 couverts plurispécifiques d'espèces pérennes, qui seront mis en place seuls ou en association, soit un total de 29 traitements, 4 réplicats par traitement, 116 parcelles expérimentales (Figure 1). Les 4 variétés seront choisies à partir d'une matrice de traits constituée dans le cadre du projet ANR Wheatamix « Augmenter la diversité génétique au sein des parcelles de blé pour renforcer la multifonctionnalité et la durabilité de la production dans le bassin parisien » (Cantarel et al. 2021), en privilégiant le choix de variétés contrastées sur des traits d'intérêt au vu des interactions plantes-plantes et plantes-microorganismes attendues (e.g. SRL, RGR, SLA, Hauteur, rendement, GAI). Les 4 couverts prairiaux seront construits afin de différer dans leurs stratégies de vie avec des traits (SLA, LNC) contrastés (espèces conservatives à croissance lente *versus* espèces exploitatives à croissance rapide) et dans la proportion d'espèces fixatrices d'azote qu'il renferme (faible *versus* forte proportion de légumineuses). Une expérimentation en mésocosmes pourrait être mise en place en complément de cette expérimentation principale afin de tester plus spécifiquement des hypothèses sur les traits.

Le doctorant s'attachera à caractériser le cycle de l'N (ce qui supposera également de s'intéresser au couplage entre cycle biogéochimique de l'N et cycles biogéochimiques du C, voire du P) dans les sols des différents traitements de cette expérimentation via un suivi des différents pools et flux azotés, et à évaluer le niveau de régulation des cycles biogéochimiques, déterminé par le niveau de synchronie entre l'offre en nutriments par les communautés microbiennes du sol et la demande des plantes.

Un premier objectif sera de caractériser le fonctionnement du cycle l'N dans les associations entre blé et couverts pérennes et d'évaluer si ces associations permettent de rétablir la synchronie entre cycles biogéochimiques C, N comparés aux systèmes où le blé est cultivé seul, et de déterminer quelles variétés de blé (et quels traits associés à ces variétés) sont les plus favorables à l'association avec les couverts pérennes, et inversement quel couvert plurispécifique est plus favorable à l'association avec le blé, seul ou en mélange (l'enjeu étant de favoriser des interactions plantes-plantes de type facilitation et non de type compétition entre blé et espèces prairiales). Un deuxième objectif sera de caractériser les fonctions/services écosystémiques rendus par les agroécosystèmes étudiés, en particulier ceux liés au cycle biogéochimique de l'azote (e.g. production de biomasse aérienne/racinaire du blé et des espèces prairiales, distribution et rétention de l'N dans le système sol-plante, fertilité des sols, réalisation des flux microbiens de minéralisation de l'N/nitrification/dénitrification, abondance des communautés microbiennes nitrifiantes/dénitrifiantes, etc.) et d'évaluer les potentiels disservices écosystémiques qui pourraient accompagner la diversification (e.g. émissions de de N₂O par les sols).

Pour ce faire, le doctorant recruté sera amené à combiner différentes approches, et ce, en travaillant en étroite collaboration avec l'UREP, IEES et le LEM, parmi les mesures/techniques envisagées : teneurs en C, N dans la biomasse aérienne/souterraine du blé et des espèces prairiales (*analyseur élémentaire*), distribution/rétention de l'N dans les différents compartiments du système plante-sol (*marquage au ¹⁵N, analyseur élémentaire et spectrométrie de masse*), flux microbiens azotés (immobilisation de l'N, minéralisation de l'N, nitrification, dénitrification – *dilution isotopique au ¹⁵N, suivi d'activité enzymatique*), abondance des communautés microbiennes totales du sol et des groupes fonctionnels de nitrifiants/dénitrifiants (*PCR quantitative sur les gènes fonctionnels*), niveau de synchronie entre l'offre du sol (MIT) et la demande des plantes (GPP), indice de performance agroenvironnementale, émissions de GES (N₂O – *chambres statiques et chromatographie en phase gazeuse*) et variables environnementales du sol – teneur en eau, N minéral, DOC. Ces mesures seront réalisées sur des échantillons de sol collectés de manière à tenir compte de la variabilité spatiale (prélèvement de sol dans les bandes de blé et dans les bandes d'espèces prairiales) et temporelle (prélèvement de sol à des moments clés du cycle de végétation). Parallèlement un suivi des maladies du blé (septoriose, rouille) sera conduit.

Faisabilité sur 3 ans et calendrier prévisionnel : La thèse débutera à l'automne 2022. Durant les premiers mois, le doctorant participera à la mise en place du dispositif expérimental (un travail en amont du début de la thèse ayant été réalisé afin de définir le choix des variétés de blé et de construire les couverts prairiaux, et des tests au champs ayant été menés pour évaluer la faisabilité technique de l'essai envisagé). Il travaillera parallèlement sur une revue bibliographique/méta-analyse sur les effets de la diversification végétale intra- et inter-spécifique sur

le cycle biogéochimique de l'N dans les sols. Dès le printemps 2023, puis tout au long de la thèse, le doctorant réalisera les mesures liées à la réalisation du cycle biogéochimique de l'N et au système sol-plante dans les différents traitements de l'expérimentation principale. Les données seront analysées au fur et à mesure de leur collecte. La troisième année de thèse sera plus spécifiquement allouée à la synthèse des résultats obtenus, la rédaction des articles associés, et la présentation des résultats dans des congrès scientifiques. Un travail complémentaire pourrait être conduit dans une expérimentation en mésocosmes afin de tester des hypothèses de travail. Le doctorant sera principalement basé à l'UREP et sera amené à réaliser des missions à IEES-Paris et au LEM. Il participera aux réunions du consortium MOBIDIV et interagira avec les différents acteurs du projet.

Profil de la candidature recherchée : Master recherche en écologie ; Connaissances/Compétences en écologie fonctionnelle, écologie des sols, écologie microbienne, liens biodiversité-fonctionnement des écosystèmes, interactions plante-communautés microbiennes du sol, cycles biogéochimiques dans les sols ; Intérêt pour l'application des concepts de l'écologie à l'agroécologie ; Expérience et goût pour l'expérimentation sur le terrain et en laboratoire ; Maîtrise des outils de recherche bibliographique ; Maîtrise de l'analyse statistique des données (logiciel R).

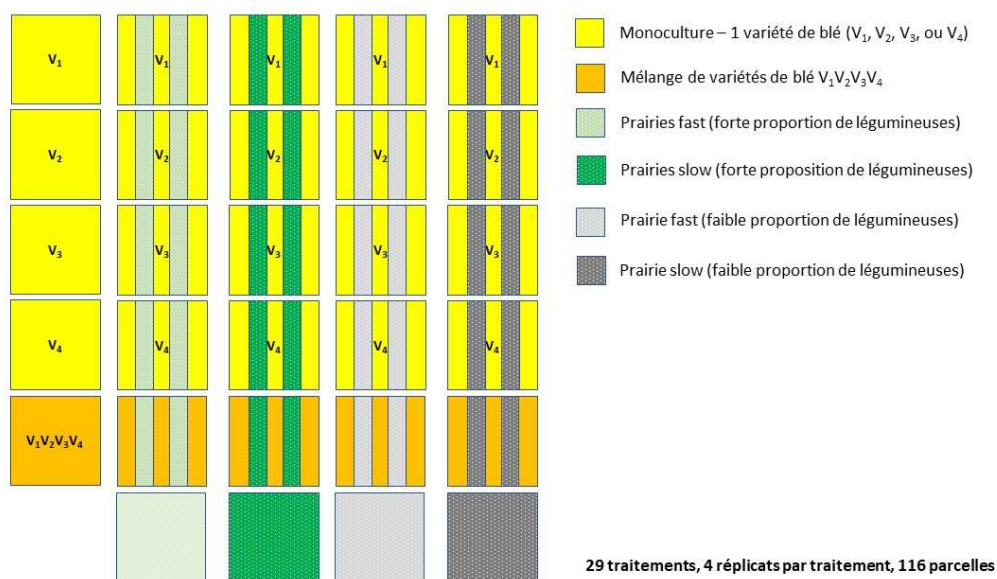


Figure 1. Schéma du dispositif expérimental sur lequel repose le présent sujet de thèse (UMR 0874 Ecosystème Prairial, Clermont-Ferrand) ; Durée prévisionnelle de l'essai : 3 ans.

Publications citées dans le descriptif du sujet de thèse :

Barot S., V. Allard, A. Cantarel, J. Enjalbert, A. Gauffreteau, I. Goldringer, J.-C Lata, X. Le Roux, **A. Niboyet**, and E. Porcher (2017) Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37:13

Borg J., Kiaer L. P., Lecarpentier C., Goldringer I., Gauffreteau A., Saint-Jean S., Barot S., Enjalbert J. (2018) Unfolding the potential of wheat cultivar mixtures: A meta-analysis perspective and identification of knowledge gaps. *Field Crop Research*, 221: 298-313.

Cantarel A.M., Allard V., Andrieu B., Barot S., Enjalbert J., Gervais J., Goldringer I., Pommier T., Saint-Jean S., and X. Le Roux (2021) Plant functional trait variability and trait syndromes among wheat varieties: the footprint of artificial selection. *Journal of Experimental Botany*, 72: 1166–1180

Stomph T., C. Dordas, A. Baranger, J. de Rijk, B. Dong, J. Evers, C. Gu, L. Li, J. Simon, E. Steen Jensen, Q. Wang, Y. Wang, Z. Wang, H. Xu, C. Zhang, L. Zhang, W-P. Zhang, L. Bedoussac, W. van der Werf, Designing intercroops for high yield, yield stability and efficient use of resources: Are there principles? (2020) *Advances in Agronomy*, 160:1-50.

Publications récentes du Directeur de thèse :

Bernard, L., Basile-Doelsch, I., Derrien, D., Fanin, N., **Fontaine, S.**, Guenet, B., Karimi, B., Marsden, C., & Maron, P.-A. (2022) Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. *Functional Ecology*, 00 :1– 23.

Monteux, S., Keuper, F., **Fontaine, S.**, Gavazov, K., Hallin, S., Juhanson, J., Krab, E.J., Revaillet, S., Verbruggen, E., Walz, J., Weedon, J.T., Dorrepaal, E. (2020) Carbon and nitrogen cycling in Yedoma permafrost controlled by microbial functional limitations. *Nature Geoscience*, 13, 794-798

Keuper, F., Wild, B., Kumm, M., Beer, C., Blume-Werry, G., **Fontaine, S.**, Gavazov, K., Gentsch, N., Guggenberger, G., Hugelius, G., Jalava, M., Koven, C., Krab, E.J., Kuhry, P., Monteux, S., Richter, A., Shahzad, T., Weedon, J.T., Dorrepaal, E. (2020) Carbon loss from northern circumpolar permafrost soils amplified by rhizosphere priming. *Nature Geoscience*, 13, 560-565

Henneron, L., Kardol, P., Wardle, D.A., Cros, C., **Fontaine, S.** (2020) Rhizosphere control of soil nitrogen cycling: a key component of plant economic strategies. *New Phytologist*, 228, 1269-1282.

Henneron, L., Cros, C., Picon-Cochard, C., Rahimian, V., **Fontaine, S.** (2019) Plant economic strategies of grassland species control soil carbon dynamics through rhizodeposition. *Journal of Ecology*, 108, 528-545.

Perveen, N., Barot, S., Maire, V., Shahzad, T., Siddiq, M.R., Blagodatskaya, E., Ding, W., Dimassi, B., Mary, B., **Fontaine, S.** (2019) Universality of the priming effect : an analysis using thirty five soils with contrasted properties sampled from five continents. *Soil Biology Biochemistry*, 134, 162-171

Chen, Z., Xu, Y., Castellano, M. J., **Fontaine, S.**, Wang, W., & Ding, W. (2019). Soil respiration components and their temperature sensitivity under chemical fertilizer and compost application: The role of nitrogen supply and compost substrate quality. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 124, 556-571

Cros, C., Alvarez, G., Keuper, F., **Fontaine, S.** (2019). A new experimental platform connecting the rhizosphere priming effect with CO₂ fluxes of plant-soil systems. *Soil Biology Biochemistry*, 130, 12-22.

Publications récentes de la Co-Directrice de thèse :

Gao Y., J. Ding, M. Yuan, N. R. Chiariello, K. M. Docherty, C. B. Field, Q. Gao, B. Gu, J. L. M. Gutknecht, B. A. Hungate, X. Le Roux, **A. Niboyet**, Q. Qi, Z. Shi, J. Zhou, and Y. Yang (2021). Long-term warming in a Mediterranean-type grassland affects soil microbial functional potential but not microbial taxonomic composition. *Nature Partner Journals – Biofilms and Microbiomes*, 7:17

Yang S., Q. Zheng, Y. Yang, M. Yuan, X. Ma, N. R. Chiariello, K. M. Docherty, C. B. Field, J. L. M. Gutknecht, B. A. Hungate, **A. Niboyet**, X. Le Roux, and J. Zhou (2020). Fire affects the taxonomic and functional composition of soil microbial communities, with cascading effects on grassland ecosystem functioning. *Global Change Biology*, 26:431-442

Yang S., Q. Zheng, M. Yuan, Z. Shi, N. R. Chiariello, K. M. Docherty, S. Dong, C. B. Field, Y. Gu, J. L. M. Gutknecht, B. A. Hungate, X. Le Roux, X. Ma, **A. Niboyet**, T. Yuan, J. Zhou, and Y. Yang (2019). Long-term elevated CO₂ shifts composition of soil microbial communities in a Californian annual grassland, reducing growth and N utilization potentials. *Science of the Total Environment*, 652:1474-1481

Rochelle-Newall* E., **A. Niboyet*** (*ERN and AN contributed equally to this work), L. Jardillier, S. Fiorini, S. Chollet, M. Llavata, E. de Santis, S. Barot, and G. Lacroix (2018). Impacts of elevated atmospheric CO₂ concentration on terrestrial-aquatic carbon transfer and a downstream aquatic microbial community. *Aquatic Sciences*, 80:27

Niboyet A., G. Bardoux, S. Barot, and J. M. G. Bloor (2017) Elevated CO₂ mediates the short-term drought recovery of ecosystem function in low-diversity grassland systems. *Plant and Soil*, 420:289-302

Simonin M., N. Nunan, J. M. G. Bloor, V. Pouteau, and **A. Niboyet** (2017) Short-term responses and resistance of soil microbial community structure to elevated CO₂ and N addition in grassland mesocosms. *FEMS Microbiology Letters* 364(9)

Barot S., V. Allard, A. Cantarel, J. Enjalbert, A. Gauffreteau, I. Goldringer, J.-C. Lata, X. Le Roux, **A. Niboyet**, and E. Porcher (2017) Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37:13