



**HAL**  
open science

# Ecologie en milieu tropical: Cheminer de l'Ecologie Microbienne à l'Ecologie des Communautés ou comment étudier la Fonge de Guyane

Heidy Schimann

## ► To cite this version:

Heidy Schimann. Ecologie en milieu tropical: Cheminer de l'Ecologie Microbienne à l'Ecologie des Communautés ou comment étudier la Fonge de Guyane. Biodiversité et Ecologie. Université de Bordeaux, 2019. tel-03131612

**HAL Id: tel-03131612**

**<https://hal.science/tel-03131612>**

Submitted on 24 Feb 2021

**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.

Le Président de l'Université de Bordeaux,

VU l'arrêté du 23 novembre 1988 relatif à l'Habilitation à Diriger des recherches

VU les rapports rédigés par :

- M. Thibaud DECAENS, Professeur, Université de Montpellier
- M. Christophe MOUGEL, Directeur de recherche, INRA Pessac
- M. Marc-André SELOSSE, Professeur, Museum National d'Histoire Naturelle

## ARRETE

### ARTICLE 1<sup>er</sup> :

Madame Heidy SCHIMANN est autorisé(e) à présenter, en soutenance, l'HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES spécialité Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés, sur le sujet suivant :

« Ecologie en milieu tropical : Cheminer de l'écologie microbienne à l'écologie des communautés ou comment étudier la Fonge de Guyane »

### ARTICLE 2 :

Le jury est composé de :

- M. Marc BUEE, Directeur de recherche, INRA Nancy
- M. Thibaud DECAENS, Professeur, Université de Montpellier. *Rapporteur*
- M. Christophe MOUGEL, Directeur de recherche, INRA. *Rapporteur*
- M. Marc-André SELOSSE, Professeur, Museum National d'Histoire Naturelle. *Rapporteur*
- Mme Corinne VACHER, Directrice de recherche, INRA Pessac, *Directrice de recherche*

### ARTICLE 3 :

La soutenance aura lieu le mercredi 19 juin 2019

C. Vacher

T. Decaens

e. Mougel

M.-A. Selosse

M. BUEE



Talence, le 13 JUIN 2019

Le Président de l'Université de Bordeaux

Manuel TUNON de LARA

Université de Bordeaux

HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

ÉCOLOGIE EN MILIEU TROPICAL

Cheminer de l'Écologie Microbienne à l'Écologie des Communautés  
ou comment étudier la Fonge de Guyane



HEIDY SCHIMANN

Chargée de Recherche INRA

2019

UMR Ecologie des Forêts de Guyane, UMR INRA 745

*'Voici  
Terre de colline bleue  
Feuilles immenses des ravinala  
Blancs éventails  
Qui dessinent à l'horizon les motifs des voyages'*

L'Arbre Anthropophage  
Raharimanana, 2004

Pour Michel

# SOMMAIRE

<b>CURRICULUM VITAE</b>	<b>1</b>
1. Informations	
2. Parcours	
3. Projets de recherche	
4. Encadrement d'étudiants	
5. Autres activités	
<b>PUBLICATIONS</b>	<b>6</b>
1. Publications dans des revues internationales à comité de lecture	
2. Articles soumis	
3. Ouvrages et chapitres d'ouvrage	
4. Contributions à l'enseignement	
5. Communications orales	
6. Vulgarisation scientifique et conférences	
<b>ACTIVITES DE RECHERCHE</b>	<b>12</b>
1. Fonctions microbiennes du sol et cycles des nutriments	15
i. Ingénierie écologique, restauration des sols et fonctions microbiennes	
ii. Impact du cycle du carbone sur la décomposition et les communautés saprotrophes	
iii. Cycle de l'azote et stratégies d'acquisition par les arbres	
2. Modèle microbien et assemblages des communautés	29
i. Fungi of French Guiana : des spécimens et des séquences	
ii. Quantifier la diversité des espèces et des communautés	
iii. Des communautés dans leurs environnements	
<b>PERSPECTIVES</b>	<b>48</b>
1. Fungi of French Guiana, la suite	48
2. Règles d'assemblages et interactions biotiques	49
<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>53</b>

# Curriculum Vitae

## 1. Informations

Heidy SCHIMANN  
Née le 22 octobre 1973 à Chamalières (63)  
Nationalité Française  
Union libre  
1 enfant

Situation actuelle : **Chargée de Recherche Classe Normale INRA**

Adresse professionnelle : UMR Ecologie des Forêts de Guyane (APT, CIRAD, CNRS, INRA, UG, UA), campus agronomique BP 716, 97379 Kourou

## 2. Parcours

- 2014 Promotion Chargée de Recherche INRA 1<sup>ère</sup> classe, EcoFoG, Kourou
- 2006 Chargée de Recherche INRA 2<sup>ème</sup> Classe, EcoFoG, Kourou
- 2005 CDD INRA, EcoFoG, Kourou
- 2005 Doctorat de Biologie Forestière, "Impacts de perturbations liées à l'orpaillage sur l'évolution des communautés et fonctionnalités microbiennes d'un sol".  
Directrice de Thèse Anne-Marie Domenach  
Diplôme obtenu à Kourou, le 1<sup>er</sup> juillet 2005 à l'ENGREF  
Mention Très Honorable avec félicitations du jury
- 1999 D.E.A d'Ecologie Microbienne, Université Claude Bernard Lyon 1, mention Assez Bien  
Mémoire : "Fixation d'azote en milieu inondé : caractérisation moléculaire du symbionte de *Pterocarpus officinalis*". Directeurs René Bally (Ecologie Microbienne CNRS-Univ. Lyon1) et Etienne Saur( Univ. de Guadeloupe)
- 1997 Maîtrise de Biologie Cellulaire et Physiologie option physiologie végétale, Université de Limoges
- 1996 Licence de Biologie Cellulaire et Physiologie option physiologie végétale, Université de Limoges
- 1995 DEUG Sciences de la Vie et de la Terre, Université de Limoges
- 1994 DU Sciences et Techniques, option agro-alimentaire, Université de Limoges
- 1992 Diplôme d'Allemand, Institut Päd Aktiv (Heidelberg, Allemagne)
- 1991 Baccalauréat série D, Académie de Toulouse

### ***3. Projets de recherche***

- 2017 VERTIGE - Vertical Stratification and Functioning of the Fungal and Bacterial Microbial Communities in the Canopy of a tropical Rainforest (AO Nouragues [www.nouragues.cnrs.fr](http://www.nouragues.cnrs.fr) et AO CEBA, ANR-10-LABX-25-01) :  
Responsable Heidy Schimann
- 2017-2020 GLOBNETS - Biogéographie globale des réseaux écologiques des forêts du monde (ANR-16-CE02-0009)  
Responsable Wilfried Thuiller (LECA Grenoble)
- 2017-2019 DIAMOND - Dissecting and Monitoring amazonian Diversity (AO CEBA, ANR-10-LABX-25-01)  
Responsable Jérôme Murienne (EDB Toulouse)
- 2017-2020 BING - Biodiversité Négligée de Guyane: de la connaissance à la valorisation (PO FEDER Région Guyane)  
Responsable Jérôme Orivel (EcoFoG, Kourou)
- 2017-2019 DROUGHT - Functional diversity and response to drought in tropical forests (AO CEBA, ANR-10-LABX-25-01)  
Responsable Damien Bonal (EEF, Kourou)
- 2014-2018 NEBEDIV - Le rôle des ennemis naturels dans la diversité beta des arbres tropicaux (ANR-13-BSV7-0009)  
Responsable Christopher Baraloto (ICTB-FIU Miami, USA)
- 2014-2015 TREBEDIV - Collaborative training for the study of beta-diversity in tropical forests (Programme Guyamazon AIRD)  
Responsables Christopher Baraloto (ICTB-FIU Miami) Beto Vicentini (INPA Manaus)
- 2012-2014 METABAR - Metacode-barre ADN pour une nouvelle génération de suivi de la biodiversité (ANR-11-BSV7-0020)  
Responsable Pierre Taberlet (LECA Grenoble)
- 2012 FUNGUY - La diversité des Champignons de Guyane (AO CEBA, ANR-10-LABX-25-01)  
Responsable Mélanie Roy (EDB Toulouse)
- 2011-2013 GUYASIM - Un simulateur, basé sur les dernières avancées scientifiques, pour explorer l'impact des scénarios de développement de la Guyane sur les services des écosystèmes forestiers (PO FEDER Région Guyane)  
Responsable Vivien Rossi (EcoFoG, Kourou)
- 2008-2010 Energiravi – Estimation de la Richesse Génétique des Ressources amazoniennes du vivant (PO FEDER Région Guyane)  
Responsable Ivan Scotti (EcoFoG, Kourou)
- 2008-2011 StoichioDIVERSITY - A stoichiometric approach to biodiversity and biochemical cycles in the Amazonian forest (Programme Amazonie CNRS)  
Responsable Stephan Hättenschwiler (CEFE Montpellier)

2007-2009 E-TRICEL - Exploration de la biodiversité enzymatique pour la complémentarité du sécrétome de *Trichoderma reesei* afin d'améliorer l'hydrolyse des lignocelluloses (ANR-07-BIOE-006)  
Responsable Pedro Coutinho (CNRS Aix-Marseille)

#### 4. Collaborations

##### Collaborations nationales

- IAM Nancy                      Marc Buée ; Claude Husson ; Benoit Marçais
- BIOGECO Bordeaux        Corinne Vacher
- EDB Toulouse                Jérôme Chave ; Mélanie Roy ; Amaia Iribar ; Jérôme Murienne
- LECA Grenoble              Pierre Taberlet ; Wilfried Thuiller ; Eric Coissac
- IBENS Paris                  Lucie Zinger
- AMAP Montpellier        Céline Leroy ; Julien Engel
- ISYEB Paris                  Marc-André Selosse ; Bart Buyck

##### Collaborations internationales

- Department of Biological Sciences, FIU, Miami, USA                      Christopher Baraloto ; Oscar Valver-Barrantes ; Jason Vlemminckx
- Department of Integrative Biology, University of California, Berkeley, USA                      Paul Fine
- Université d'Anvers, Belgique                      Erik Verbruggen
- Department of Biological Sciences, Humboldt State University, USA                      Terry Henkel
- Lab Micologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Brésil                      Marie-Alice Neves
- INPA, Manaus, Brésil                      Alberto Vicentini

#### 5. Encadrement d'étudiants

##### Etudiants en Doctorat

- 2016-2020 Irene Rojas, Underground connections : how fungal networks influence tropical rainforests, Université Anvers, Belgique,  
co-encadrement avec Erik Verbruggen (Université d'Anvers, Belgique)
- 2016-2019 Jean Legeay, Ecology of Phytophthora in neotropical forests: relationships between tree beta-diversity and microbes across south-american rainforests, Université de Nancy,  
co-encadrante avec Marc Buée, Benoit Marçais, Claude Husson (IAM, Nancy)
- 2009-2011 Sandra Barantal, Diversité des litières et cycles biogéochimiques en forêt tropicale humide, Université de Montpellier 2,  
co-encadrante avec Stephan Hättenschwiler et Nathalie Fromin (CEFE, Montpellier)

### Etudiants en Master

- 2018 Dinia Cartry, Diversité taxonomique et fonctionnelle du microbiote de la canopée en forêt tropicale et rôle dans la tolérance des arbres à la sécheresse, M2 BEE Biodiversité et Fonctionnement des écosystèmes Terrestres, co-encadrement avec Corinne Vacher (BIOGECO Bordeaux)
- 2018 Louise Authier, Root diversity across Amazonian tree lineages and forests, M2 BEE Biodiversité Végétale et Gestion des Ecosystèmes Tropicaux, Montpellier Co-encadrement avec Christopher Baraloto et Oscar Valverde (FUI, Miami, USA)
- 2017 Louise Authier, Root traits variation across lowland forests of French Guiana, M1 BEE Biodiversité Végétale et Gestion des Ecosystèmes Tropicaux, Montpellier Co-encadrement avec Christopher Baraloto et Oscar Valverde (FUI, Miami, USA)
- 2010 Louise Brousseau, Fungal communities and decomposition in a tropical rainforest, testing environmental factors as drivers of diversity in communities, M2 FMET, Bordeaux
- 2010 Jean Marchal, Limites nutritives de la décomposition de litières en FTH, M2 FAGE, Nancy
- 2008 Olivier Cazeaux, Caractérisation génétique de la biodiversité des champignons basidiomycètes de Guyane, M2 pro Biotechnologie fongique, Bordeaux
- 2007 Julien Sainzelle, Caractérisation des communautés bactériennes et fongiques de décomposeurs de litières, M2 BBB Montpellier

### Etudiants en césure et Master

- 2010 Anne-Flore Bonvalot, Bilan de carbone dans les sols: premières estimations et relations avec les habitats forestiers (Paracou), stage de recherche Ecole Polytechnique

### Etudiants autres

- 2019 Antoine Le Sausse, Initiation à la recherche, Ecole d'Infirmier Anesthésiste, Guadeloupe
- 2019 Belisaire Roselyne, découvert du travail de pépiniériste, Lycée Agricole Matiti
- 2018 Christophe Brasseur, Mesures de densité stomatiques, Licence SVT, Cayenne
- 2017 Belinda Bollet, découverte du travail de pépiniériste, Lycée Agricole Matiti
- 2008 Samantha Baloup, Caractérisation de la communauté de champignons décomposeurs, Licence Biologie Géologie Santé, Cayenne

## 6. *Autres activités*

### Jury de thèse

- 2018 Mélanie Fichaux. Détermination des facteurs de la structure des communautés de fourmis amazoniennes le long de différents gradients géographiques et environnementaux,  
Directeurs de thèse : Jérôme Orivel et Christopher Baraloto, Université de Guyane
- 2017 Caroline Birer. Le microbiote bactérien cuticulaire des fourmis de Guyane : pouvoir antibiotique et écologie des communautés,  
directeurs de thèse : Christophe Duplais, Gregory Genta-Jouve et Lucie Zinger, Université de Guyane
- 2014 Johan Pansu. Impacts des activités anthropiques sur la biodiversité : une approche spatiale et temporelle par analyse de l'ADN environnemental,  
directeurs de thèse : Pierre Taberlet et Philippe Choler, Université de Grenoble

### Comité de thèse

- 2017 Mélanie Fichaux, Assemblages des communautés de fourmis de la litière en Guyane, Université Guyane,  
directeurs : Christopher Baraloto (FUI, Miami, USA) et Jérôme Orivel (EcoFoG)
- 2017 Tania Fort, Ecologie fonctionnelle des communautés microbiennes des parties aériennes des arbres forestiers, Université de Bordeaux,  
directrices Corinne Vacher (BIOGECO) et Lisa Wingate (ISPA)
- 2015 Caroline Birer, Le microbiote bactérien cuticulaire des fourmis de Guyane : pouvoir antibiotique et écologie des communautés, Université de Guyane,  
directeur Christophe Duplais (UMR EcoFoG)
- 2015 Yannick Eveno, Endophytes foliaires chez les Palmiers : diversité des métabolites secondaires, Université de Toulouse,  
directeur Didier Stien (

Révisions d'articles pour PlosOne, Molecular Ecology, Ecological Indicators, Journal of Vegetation Science, Fungal Ecology

Membre du réseau INRA Phytobiome

Membre du réseau 'South American Mycorrhizal Research Network'

(<https://southmycorrhizas.org>)

Membre du Conseil Scientifique Régional du Patrimoine Naturel (CSRPN) de Guyane

Membre du Conseil Scientifique du Centre d'Etude de la Biodiversité Amazonienne (CEBA)

Responsable de l'axe Patrons et Assemblages des Communautés, co responsable Alain Rousteau (13 chercheurs, 6 personnels techniques, 2 doctorants)

Responsable scientifique du Dispositif Technique des Serres, avec Clément Stahl (INRA)

Membre du Comité de Direction d'EcoFoG

Membre du Conseil de Laboratoire d'EcoFoG

Référent Europe H2020 auprès du département EFPA et CNRS-INEE pour EcoFoG

## Publications

### 1. *Publications dans des revues internationales à comité de lecture*

1. Vleminckx J, **Schimann H**, et al (2019). Coordinated Beta-Diversity Across Five Taxonomic Groups in Amazonian Rainforests, Scientific Reports SREP-19-10441, accepted
2. Zinger L, Taberlet P, **Schimann H** et al (2019). Body size determines soil community assembly in a tropical forest. - Mol Ecol 28 (3) : 528-543. doi.org/10.1111/mec.14919 – IF 6.131
3. Gruhn G, Dumez S, Moreau P-A, Roy M, Morreale O, **Schimann H**, Courtecuisse R (2017). The genus *Resinicium* in French Guiana and the West Indies: a morphological and molecular survey, revealing *Resinicium grandisporum* sp. nov. Cryptogamie, Mycologie 38 (4): 1-15. doi/10.7872/crym/v38.iss4.2017.1 – IF 2.00
4. Roy M, Vasco-Palacios A, Geml J, et al. (2017) The (re)discovery of ectomycorrhizal symbioses in Neotropical ecosystems sketched in Florianópolis. New Phytologist 214:920–923. doi: 10.1111/nph.14531 – IF 7.33
5. **Schimann H**, Bach C, Lengellé J, et al. (2017) Diversity and structure of fungal communities in Neotropical rainforest soils: the effect of host recurrence. Microbial Ecology 73:310–320. doi: 10.1007/s00248-016-0839-0 – IF 3.63
6. Roy M, **Schimann H**, Braga-Neto R, et al. (2016) Diversity and Distribution of Ectomycorrhizal Fungi from Amazonian Lowland White-sand Forests in Brazil and French Guiana. Biotropica 48:90–100. doi: 10.1111/btp.12297 – IF 2.281
7. Zinger L, Chave J, Coissac E, et al. (2016) Extracellular DNA extraction is a fast, cheap and reliable alternative for multi-taxa surveys based on soil DNA. Soil Biology and Biochemistry 96:16–19. doi: 10.1016/j.soilbio.2016.01.008 – IF 4.85
8. Barantal S, **Schimann H**, Fromin N, Hättenschwiler S. (2014) C, N and P fertilization in an Amazonian rainforest supports stoichiometric dissimilarity as a driver of litter diversity effects on decomposition. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 281:20141682–20141682. doi: 10.1098/rspb.2014.1682 – IF 4.94
9. Fanin N, Hättenschwiler S, **Schimann H**, Fromin N. (2014) Interactive effects of C, N and P fertilization on soil microbial community structure and function in an Amazonian rain forest. Funct Ecology 29:140–150. doi: 10.1111/1365-2435.12329 – IF 5.63
10. Henkel TW, Wilson AW, Aime MC, et al. (2014) Cantharellaceae of Guyana II: New species of *Craterellus*, new South American distribution records for *Cantharellus guyanensis* and *Craterellus excelsus*, and a key to the Neotropical taxa. Mycologia 106:307–324. doi: 10.3852/106.2.307 – IF 2.55
11. Roggy JC, **Schimann H**, Sabatier D, et al. (2014) Complementary N Uptake Strategies between Tree Species in Tropical Rainforest. International Scholarly Research Notices 2014:1–6. doi: 10.1155/2014/427194

12. Opik M, Zobel M, Cantero JJ, *et al.* (2013) Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 23:411–430. doi: 10.1007/s00572-013-0482-2 – IF 3.04
13. Fanin N, Barantal S, Fromin N, *et al.* (2012) Distinct Microbial Limitations in Litter and Underlying Soil Revealed by Carbon and Nutrient Fertilization in a Tropical Rainforest. *PLoS ONE* 7:e49990–11. doi: 10.1371/journal.pone.0049990 – IF 2.76
14. **Schimann H**, Petit-Jean C, Guitet S, *et al.* (2012) Microbial bioindicators of soil functioning after disturbance: The case of gold mining in tropical rainforests of French Guiana. *Ecological Indicators* 20:34–41. doi: 10.1016/j.ecolind.2012.01.021 – IF 3.98
15. Barantal S, **Schimann H**, Fromin N, Hättenschwiler S. (2012) Nutrient and Carbon Limitation on Decomposition in an Amazonian Moist Forest. *Ecosystems* 15:1039–1052. doi: 10.1007/s10021-012-9564-9 – IF 4.03
16. Coste S, Roggy JC, **Schimann H**, *et al.* (2011) A cost-benefit analysis of acclimation to low irradiance in tropical rainforest tree seedlings: leaf life span and payback time for leaf deployment. *Journal of Experimental Botany* 62:3941–3955. doi: 10.1093/jxb/err092 – IF 5.35
17. Fanin N, Hättenschwiler S, Barantal S, **Schimann H**, Fromin N. (2011) Does variability in litter quality determine soil microbial respiration in an Amazonian rainforest? *Soil Biology and Biochemistry* 43:1014–1022. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.01.018 – IF 4.92
18. Barantal S, Roy J, Fromin N, **Schimann H**, Hättenschwiler S. (2011) Long-term presence of tree species but not chemical diversity affect litter mixture effects on decomposition in a neotropical rainforest. *Oecologia* 167:241–252. doi: 10.1007/s00442-011-1966-4 – IF 3.12
19. Coste S, Baraloto C, Leroy C, *et al.* (2010) Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Ann For Sci* 67:607–607. doi: 10.1051/forest/2010020 – IF 2.10
20. **Schimann H**, Ponton S, Hättenschwiler S, *et al.* (2008) Differing nitrogen use strategies of two tropical rainforest late successional tree species in French Guiana: Evidence from <sup>15</sup>N natural abundance and microbial activities. *Soil Biology and Biochemistry* 40:487–494. doi: 10.1016/j.soilbio.2007.09.011 – IF 4.85
21. **Schimann H**, Joffre R, Roggy J-C, *et al.* (2007) Evaluation of the recovery of microbial functions during soil restoration using near-infrared spectroscopy. *Applied Soil Ecology* 37:223–232. doi: 10.1016/j.apsoil.2007.07.001 – IF 2.78
22. Maron P-A, **Schimann H**, Ranjard L, *et al.* (2006) Evaluation of quantitative and qualitative recovery of bacterial communities from different soil types by density gradient centrifugation. *European Journal of Soil Biology* 42:65–73. doi: 10.1016/j.ejsobi.2005.08.003 – IF 2.44

## 2. *Articles soumis*

**Schimann, H**, Vleminckx, J, Baraloto, C, Engel, J, Jaouen, G, Louisanna, E, Manzi, S, Sagne, A & Roy, M. Tree communities and soil properties shape fungal community assembly in neotropical forests., *Biotropica*, BTR-18-337, submitted

Jaouen G, Sagne A, Buyck B, Decock C, Louisanna E, Manzi S, Baraloto C, Roy M, **Schimann H**. Fungi of French Guiana : an online dataset to gather taxonomic, environmental and molecular data. *Scientific Data*, SDATA-19-00271, submitted

Sommeria-Klein G, Zinger L, Coissac E, Iribar A, **Schimann H**, Taberlet P, Chave J. Topic modelling reveals spatial structure in a DNA-based biodiversity survey, *American Naturalist*, submitted

Legeay J, Husson C, Boudier B, Louisanne E, Baraloto C, **Schimann H**, Marçais B, Buée M. Low diversity of the plant pathogen *Phytophthora* in neotropical biodiversity hotspots. *Microbial Ecology*, submitted

Authier L, Baraloto C, **Schimann H**, Valverde-Barrantes O. Anatomical and morphological relationships in root traits of tropical trees, in prep

## 3. *Ouvrages et chapitres d'ouvrages*

Gruhn Gérald, **Schimann Heidy**, Roy Mélanie. 2017. Description et phylogénie de *Hypochnicium microsporium*, une nouvelle espèce corticiôide néotropicale. *Bulletin de la Société Mycologique de France*, 130 (4) : 301-314

Mélanie Roy, **Heidy Schimann**, Marc Buée. 2014. Relations intimes entre plantes et champignons du sol. in *Ecologie Tropicale : de l'ombre à la lumière*, CNRS Recherche Midi Editeur, PM Forget, M Hossaert-McKey, O Poncy, 190p

## 4. *Contributions à l'enseignement*

Interface Sol-Plante, Symbioses mycorhiziennes, 6h annuelles, UE Ecologie Fonctionnelle du Master Ecologie des Forêts Tropicales

Les Champignons : diversité en forêt tropicale, 2h annuelles pour le module Forêt Tropicale Humide d'AgroParisTech, niveau master

Workshop Beta-diversité des forêts tropicales humides, TREBEDIV, 3-17 aout 2014, Manaus (Brésil): école chercheur à destination d'étudiants en master et thèse du Brésil, Pérou et USA, 25 étudiants

## 5. *Communications orales*

1. Vacher Corinne, Cartry Dînia, Fort Tania, Delzon Sylvain and **Schimann Heidy**. Relationships between canopy microbiota and drought resistance of trees in a tropical forest. Oral Communication. *Phytobiome Conference*, Montpellier (France), 4-6 Décembre 2018.

2. **Heidy Schimann**, Eliane Louisanna, Gaele Jaouen, Sophie Manzi, Audrey Sagne, Mélanie Roy. Use of Next Generation Sequencing to improve taxonomic fungal

identification : a case study in French Guiana. Oral Communication. VIII Congresso Brasileiro de Micologia, Florianopolis (Brésil), 3-6 Octobre 2016

3. Mélanie Roy, **Heidy Schimann**, Laura Fernandez, Jan Hackel, Sophie Manzi, Eliane Louisanne, Dawn Frame, Cony Decock. Diversity and host-specificity of ectomycorrhizal fungi from inselbergs of French Guiana. Oral Communication. VIII Congresso Brasileiro de Micologia, Florianopolis (Brésil), 3-6 Octobre 2016
4. Mélanie Roy, **Heidy Schimann**, Laura Fernandez, Jan Hackel, Sophie Manzi, Eliane Louisanne, Dawn Frame, Cony Decock. High Diversity and High Specificity of ectomycorrhizal fungi communities associated with trees from low canopy forests in French Guiana. Oral Communication. ATBC annual meeting, Montpellier (France), 18-23 Juin 2016
5. **Heidy Schimann**, Gaëlle Jaouen, Eliane Louisanna, Sophie Manzi, Audrey Sagne, Mélanie Roy. Fungi of French Guiana : diversity and distribution based on mycological surveys. Poster. ATBC annual meeting, Montpellier (France), 18-23 Juin 2016
6. Lucie Zinger, Pierre Taberlet, Aurélie Bonin, Frédéric Boyer, Eric Coissac, Amaia Iribar, Maxime Réjou-Méchain, Delphine Rioux, Vincent Schilling, **Heidy Schimann**, Guilhem Sommeria-Klein, Wilfried Thuiller, Blaise Tymen, Jérôme Viers, Cyril Zouiten, Jérôme Chave. Determinants of Small-Scale Patterns of Soil Diversity in a Tropical Forest. Poster. ATBC annual meeting, Montpellier (France), 18-23 Juin 2016
7. Lucie Zinger, Jérôme Muriënne, Mélanie Roy, **Heidy Schimann**, Jérôme Chave and the CEBA consortium. Advances and Prospects of DNA metabarcoding in French Guiana. 3ème Colloque de Génomique Environnementale Montpellier (France) , 26-28 Octobre 2015
8. Lucie Zinger, Eric Coissac, **Heidy Schimann**. Advances and Prospects in Metabarcoding. Oral Communication. 4ème Réunion Annuelle du CEBA, 8-9 Octobre 2015, Cayenne (France)
9. Mélanie Roy, Jan Hackel, L Fernandez, Sophie Manzi, Dawn Frame, Cony Decock, **Heidy Schimann** &al. Ectomycorrhizal plants in the Neotropics. Oral communication. The 8th International Conference on Mycorrhiza, Flagstaff (USA), 3-7 Aout 2015
10. Christopher Baraloto, Julien Engel, Paul V. A. Fine, Greg Lamarre, Jerome Orivel, Kabir Peay, **Heidy Schimann**. Coordinated turnover of amazonian tree, arthropod and fungal communities across geographic and environmental gradients. Oral communication. ATBC annual meeting, Cairns (Australie), July 20-24 2014
11. Pierre Taberlet, Eric Coissac, Aurélie Bonin, Ludovic Gielly, Delphine Rioux, Amaia Iribar, Maxime Réjou-Méchain, Lucie Zinger, **Heidy Schimann**, Jérôme Chave. Power and limitations of DNA metabarcoding for biodiversity monitoring in the tropics. Oral communication. ATBC annual meeting, Cairns (Australie), July 20-24 2014
12. Jan Hackel, Pierre-Arthur Moreau, Régis Courtecuisse, Terry Henkel, Steven L. Miller, Eske de Crop, Annemieke Verbeken, Maria A. Neves, Felipe Wartchow, Mariana Sà, Jean-Louis Cheype, Eliane Louisanna, **Heidy Schimann**, Sigisfredo Garnica, Gregory M. Mueller, Robert Lücking, Bart Buyck, Sophie Manzi, Monique Gardes, Mélanie Roy. Origins and diversification of neotropical taxa in a cosmopolitan lineage of ectomycorrhizal fungi (Basidiomycota: Russulaceae). Poster. The 10th International Mycological Congress, Bangkok (Thailande), 3-8 August 2014

13. Mélanie Roy, Jan Hackel, Sophie Manzi, Eliane Louisanna, Amaia Iribar-pelozuelo, Anais Buffard, Dawn Frame, Monique Gardes, Terry Henkel, Cony Decock, Pierre-Arthur Moreau, Regis Courtecuisse, **Heidy Schimann**. Are ectomycorrhizal fungi so rare in the Neotropics? Diversity of ectomycorrhizal symbioses in French Guiana. 33rd New Phytologist Symposium Networks of Power and Influence: ecology and evolution of symbioses between plants and mycorrhizal fungi. Zurich (Suisse), May 14-16 2014
14. Taberlet P., Coissac E., Bonin A., Gielly L., Zinger L., Iribar A., Réjou-Méchain M., **Schimann H.**, Chave J. Mapping Biodiversity in a tropical forest using a DNA metabarcoding approach. Oral communication, 50th ATBC annual meeting, San José (Costa Rica), June 23-27 2013.
15. Zinger L., **Schimann H.**, Sagne A., Roy M., Pelozuelo A., Bonin A., Coissac E., Gielly L., Chave J., Taberlet P. Local distribution of Fungal communities in a tropical rain forest and its relation to plant cover. Oral communication, 50th ATBC annual meeting, San José (Costa Rica), June 23-27 2013.
16. **Schimann H.**, Bach C., Lengelle J., Louisanna E., Murat C., Buée M. Host preference of fungal communities in a tropical forest: evidences obtained with 454 pyrosequencing of fungal ITS. Second DNA Metabarcoding Spring School, Heraklion (Crète), 13-17 May 2013
17. Hättenschwiler S., Fanin N., Barantal S., Nahmani J., Coq S., **Schimann H.**, Fromin N. Carbon quality as a control on décomposition in tropical rainforests. Oral communication, 97th ESA Annual Meeting, Portland (USA), August 5-12 2012.
18. Chave J., **Schimann H.**, Taberlet P. Spatial structure of the plant community at Nouragues, French Guiana : a preliminary insights from a metabarcoding survey. Oral communication, 49th ATBC Annual Meeting, Bonito-MS (Brésil), June 19-22 2012.
19. Fanin, N., Barantal, S., Fromin, N., **Schimann, H.**, Hättenschwiler, S. Microbial resource limitation in tropical rainforest litter of variable C :N :P stoichiometry. Oral communication, 96th ESA Annual Meeting, Austin (USA), August 7-12 2011.
20. Marchal, J., Barantal, S., **Schimann, H.** Nutrients limitation of decomposition in a tropical rainforest of French Guiana. Poster, Ecology of Soil Microorganisms, Praha (Rep Tchèque), April 26-May 1st 2011.
21. Brousseau L., **Schimann, H.**, Barantal,S., Hättenschwiler, S. Relationships between stoichiometric diversity of litters, nutritional constraints and fungal communities decomposition in tropical forest. Oral communication, 13th Annual Meeting of the International Society of Microbial Ecology, Seattle (USA), August 23-27 2010.
22. Barantal, S., Fromin, N., **Schimann, H.**, Hättenschwiler, S. Does substrate stoichiometry control décomposition of tropical leaf litter ? Oral communication, 95th ESA Annual Meeting, Pittsburg (USA), August 1-6 2010.
23. Barantal, S., Fromin, N., **Schimann, H.**, Hättenschwiler, S. Influence of litter diversity on décomposition in Amazonian rainforest (French Guiana). Oral communication, Annual Meeting of the Association for Tropical Biology & Conservation, Marburg (Germany) July 27-30 2009.

24. **Schimann H.**, Ranjard., Roggy J-C., A-M. Domenach., Lensi R. Impact of mercury on soil microbial functioning and its capacity to resist a second perturbation. Poster, 11th Annual Meeting of the International Society of Microbial Ecology, Vienna (Austria), August 2006.

## 6. *Vulgarisation scientifique et conférences*

- Les enjeux de la Biodiversité en forêt tropicale humide, ou comment explorer la Guyane, Conférence Direction Interarmées du Service de Santé, 10 décembre 2018, Cayenne

- Dynamique de la Biodiversité, Conférence au 1<sup>er</sup> Forum de la Recherche et de l'Innovation en Guyane, 18 avril 2018, Collectivité Territoriale de Guyane

- « Inventaire », interview pour Latitude 5, le Magazine du CNES du Centre Spatial Guyanais (n°111 aout 2016) : entretien réalisé par Océane Laroche (CNES)

- « Objectif Mitaraka, Episode 8 : La Forêt revisitée » mars 2015 ([http://www.lemonde.fr/planete/visuel/2015/03/28/objectif-mitaraka-episode-8-la-foret-revisitee\\_4602143\\_3244.html](http://www.lemonde.fr/planete/visuel/2015/03/28/objectif-mitaraka-episode-8-la-foret-revisitee_4602143_3244.html)) : interview réalisée par Yann Chavance à propos de la mission Diadema réalisée dans les Monts Mitaraka avec la mission La Planète Revisitée ([www.laplaneterevisitee.org](http://www.laplaneterevisitee.org))

- « Relations intimes entre plantes et champignons du sol », 2014, par Mélanie Roy, Marc Buée et moi-même : contribution à l'ouvrage Ecologie Tropicale : de l'ombre à la lumière, CNRS Cherche Midi Editeur, PM Forget, M Hossaert-McKey, O Poncy, 190p

- « Connaissez-vous la Chanterelle de Guyane ? » : encart paru dans Une Saison en Guyane n°11 (avril 2014), par Mélanie Roy et Heidy Schimann

- « La vie cachée des Champignons » : Conférence Fête de la Science octobre 2013 à Kourou, co-présentation avec Mélanie Roy

## Activités de recherche

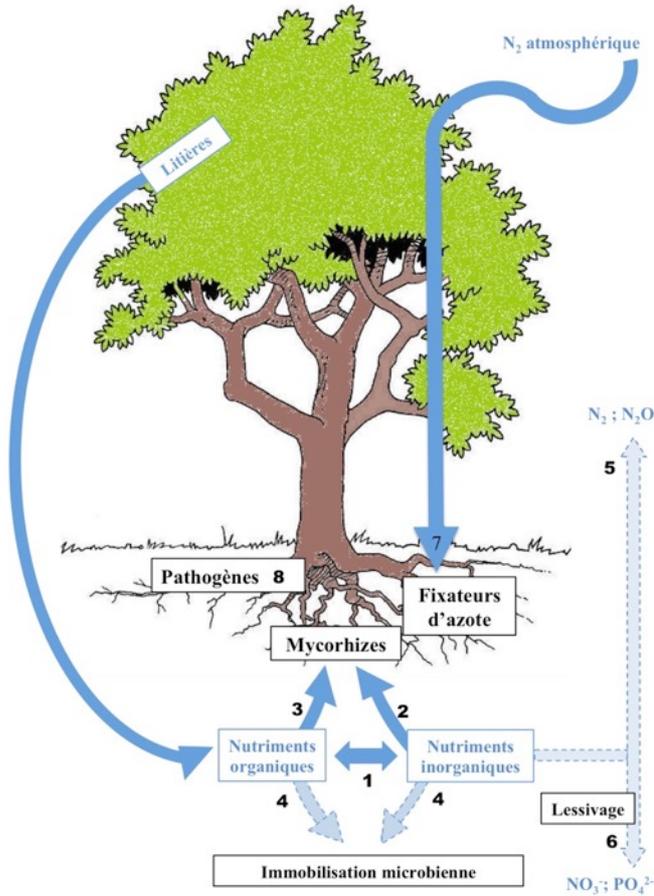
L'Écologie Microbienne aborde le même type de questions que l'Écologie en ayant pour modèles les micro-organismes. Cette discipline est longtemps restée une sous-discipline de la Microbiologie et bien distincte de l'Écologie générale. Cette distinction prend partiellement racine dans la réticence de certains écologues à utiliser des modèles microbiens (Jessup et al., 2004). Pourtant, la compréhension de certaines grandes règles de l'Écologie découle de l'étude des modèles microbiens, bien que la plupart des concepts théoriques dérivent d'expérimentations ou d'observations d'Animaux ou de Végétaux. Par exemple, la compréhension des relations proie-prédateur a beaucoup gagné de l'étude des interactions entre le bactériophage T4 et *Escherichia coli* (B. Bohannan & Lenski, 2000). Cette distinction trouve aussi ses origines dans l'histoire-même de la Microbiologie à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle, avec le développement des méthodes de culture pure de Koch, entre autres. A la suite de ces travaux, les idées développées par Beijerinck sont devenues prépondérantes : il propose alors que la plupart des 'germes' sont cosmopolites, et que leur présence ou leur absence pourrait être prédite et produite en créant les conditions environnementales appropriées, plutôt qu'être sujette à la contingence historique (être à un endroit donné à un moment donné, O'Malley, 2007). Il semble avoir été particulièrement convaincu par cette hypothèse à la suite de l'observation de la dispersion par les airs des poussières volcaniques depuis l'Indonésie jusqu'à la Hollande après l'éruption du Krakatoa en 1883. La prééminence des hypothèses de Beijerinck à la fin du XIX<sup>ème</sup> et au début du XX<sup>ème</sup> siècle a imposé l'idée, toujours prégnante, que la géographie ne pouvait pas expliquer la distribution des microorganismes - hypothèse renforcée par la publication des travaux de Baas-Becking en 1934 (de Wit & Bouvier, 2006). Ainsi s'est développée petit à petit la notion d'ubiquité des microorganismes à l'échelle de la planète du fait de leur nombre important et de leur dissémination facilitée par les vents, l'eau, les animaux. Les patrons biogéographiques microbiens observés malgré tout s'expliqueraient donc uniquement par les variations de l'environnement et non par des processus spécifiquement géographiques. La citation exacte de Baas-Becking (1934) est : '*Alles is overal maar het milieu selecteert*', c'est à dire 'tout est partout mais l'environnement sélectionne'. Le MAIS suggère une contradiction apparente entre des observations empiriques et le cosmopolitisme des microorganismes. Précisément, Baas-Becking propose que la vie microbienne est présente partout à l'échelle du globe, mais que dans un environnement donné la plupart des espèces microbiennes sont présentes de manière latente, en dessous d'un seuil de détection (de Wit & Bouvier, 2006). Ce principe de base sera ensuite corroboré par les successeurs de Beijerinck et Baas-Becking au sein de l'Ecole de Microbiologie de Delft, puis par Kluver qui précisera en 1956 : '*everything is everywhere, but the ecological factors, ..., will decide which germs will proliferate, which germs will maintain..., which germs will die off*' (O'Malley, 2007). Un certain nombre d'auteurs ont depuis fait évoluer ces notions et on sait maintenant que certaines espèces bactériennes, protistes, mycorrhiziennes ou de la faune du sol peuvent montrer des répartitions à l'échelle du globe restreintes du fait des variations climatiques ou pédologiques (Bates et al., 2012; Tedersoo et al., 2014a). La prégnance de cette notion d'ubiquité des microorganismes, en particulier dans les sols, a participé pendant longtemps à la faible prise en compte des communautés du sol dans les problématiques liées à la préservation de la biodiversité.

Pourtant les précurseurs de l'Écologie Microbienne avaient déjà énoncé des idées et concepts étonnamment modernes, en particulier concernant les théories écologiques sur l'assemblage des communautés microbiennes, la biogéographie des microorganismes, ou leur rôle crucial dans le fonctionnement des systèmes. Dès 1956, Kluver et van Niel avaient souligné et expliqué l'importance vitale de tenir compte des 'microbes' pour mieux appréhender le vivant : '*Less than three full centuries have passed since microbes were discovered. Until that time mankind lived in blissful ignorance of the essential role which microbes play in the subsistence of the human*

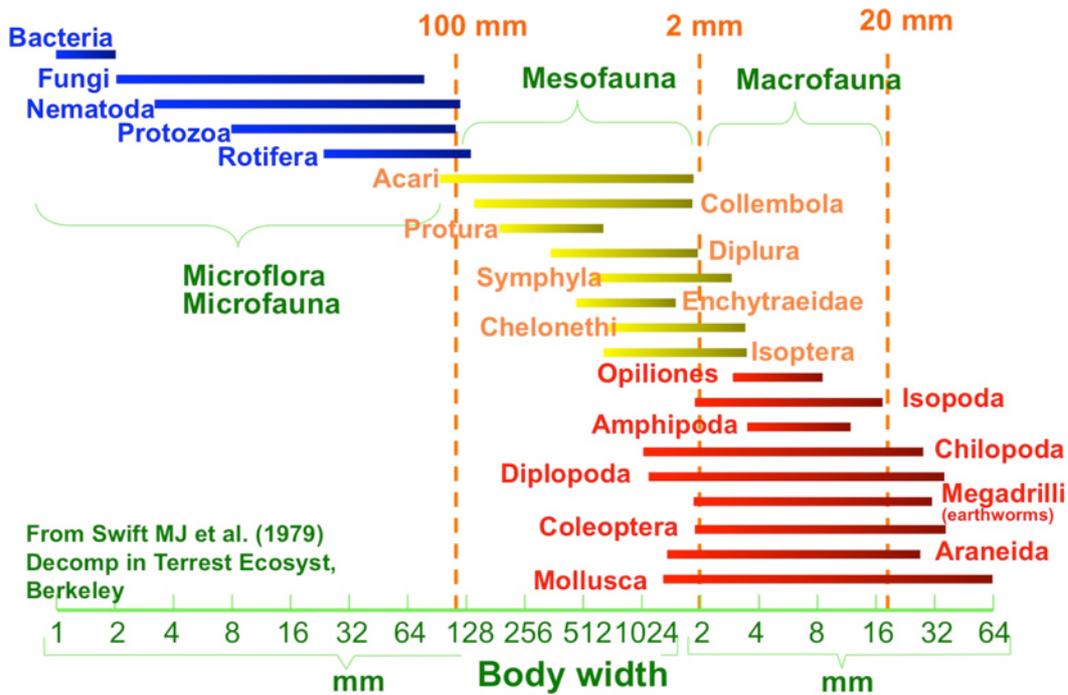
*race on earth....Nowadays most scientists are vaguely aware that something would go wrong if somebody were to succeed in exterminating the microbe world.* Le rôle clé des microorganismes du sol dans le fonctionnement et le maintien des écosystèmes a depuis été réaffirmé dans de très nombreuses études identifiant leur rôle dans les grands cycles biogéochimiques ou la formation des sols ; de même qu'ont été souligné leur nombre et leur diversité extraordinaire (Mora et al., 2011). On considère dorénavant que 80 à 90% des processus du sol résultent de réactions initiées par des microorganismes capables de porter à peu près l'ensemble des réactions biologiques connues (Coleman et al, 2004). Un volet important de l'Écologie Microbienne porte donc assez logiquement sur les microorganismes du sol, leur fonctionnement et leurs interactions avec les autres organismes de l'écosystème. Depuis les années 80, le rôle clé des interactions trophiques du sol dans le maintien des processus d'un écosystème a ainsi été mis en avant (Bardgett, 2002; Bardgett and van der Putten, 2014) ; et de nombreuses revues ont synthétisé et schématisé ces interactions ainsi que les processus impliqués (van der Heijden et al., 2008, entre autres , Figure 1).

Parfois présenté comme la « troisième frontière biotique » après les grands fonds océaniques ou la canopée des forêts tropicales, le sol contient une diversité énorme portée par une large gamme d'organismes, de tailles et de formes variables, aussi bien procaryotes qu'eucaryotes (Figure 2). Cette biodiversité reste encore assez mal décrite avec des descriptions taxonomiques et fonctionnelles très variables selon les groupes. On estime qu'un cm<sup>3</sup> de sol contient entre 100 et 9000 espèces de Bactéries (Dykhuisen, 1998) dont seules environ 4000 sont actuellement décrites (Coleman, 2012) . Quant aux champignons, leur diversité est évaluée entre 5 et 6 millions d'espèces sur Terre (Lee Taylor and Sinsabaugh, 2015) dont 133000 espèces décrites (Catalog of Life, 28 juillet 2016), c'est à dire entre 200 et 235 espèces par gramme de sol. Face aux menaces qui pèsent sur la biodiversité (Maxwell et al., 2016), aux changements climatiques attendus ainsi qu'aux changements majeurs d'usage des terres, l'amélioration des connaissances des organismes du sol, la description des espèces mais aussi les mécanismes écologiques et évolutifs qui façonnent ces communautés biologiques complexes, représente un enjeu crucial afin de parvenir à terme à prédire le potentiel adaptatif des écosystèmes.

Dans ce contexte, mes thématiques de recherche portent sur les communautés de microorganismes, leurs rôles fonctionnels et diversités dans un écosystème forestier tropical. Dans la suite de ce document, je présenterai les deux grands volets qui ont structuré mon travail ces dernières années : i) Fonctions microbiennes du sol et cycles des nutriments ; ii) Modèle microbien et assemblages de communautés. L'ensemble de ces travaux ont été menés en forêt tropicale en Guyane Française au sein de l'UMR Ecologie des Forêts de Guyane et *via* un certain nombre de projets de recherche collaboratifs.



**Figure 1 :** Schéma montrant l'impact des microorganismes du sol sur l'acquisition des nutriments et la productivité des plantes dans des systèmes naturels. La litière est décomposée par une large gamme de bactéries et champignons (1) mettant à disposition les nutriments pour une absorption par les mycorhizes (2) et les racines des plantes, ou les immobilisant dans la biomasse microbienne et la matière organique récalcitrante (4). Les champignons ectomycorhiziens et éricoïdes ont aussi accès aux nutriments organiques et les donnent à leur plante hôte (3). Certaines plantes peuvent directement des nutriments organiques. Les nutriments peuvent aussi être perdu par la dénitrification de l'ammonium en gaz diazote ou en oxydes d'azote (5), ou lorsque les bactéries nitrifiantes ou les Archées facilitent le lessivage en transformant l'ammonium en nitrate (6). Les bactéries fixatrices (libres ou symbiotiques) transforment l'azote atmosphérique en ammonium, le rendant disponibles pour les plantes. Enfin, les pathogènes microbiens attaquent les plantes, réduisant leur productivité (8). Adapté de Heijden et al. 2008.



**Figure 2 :** Schéma illustrant la gamme de variation des organismes du sol

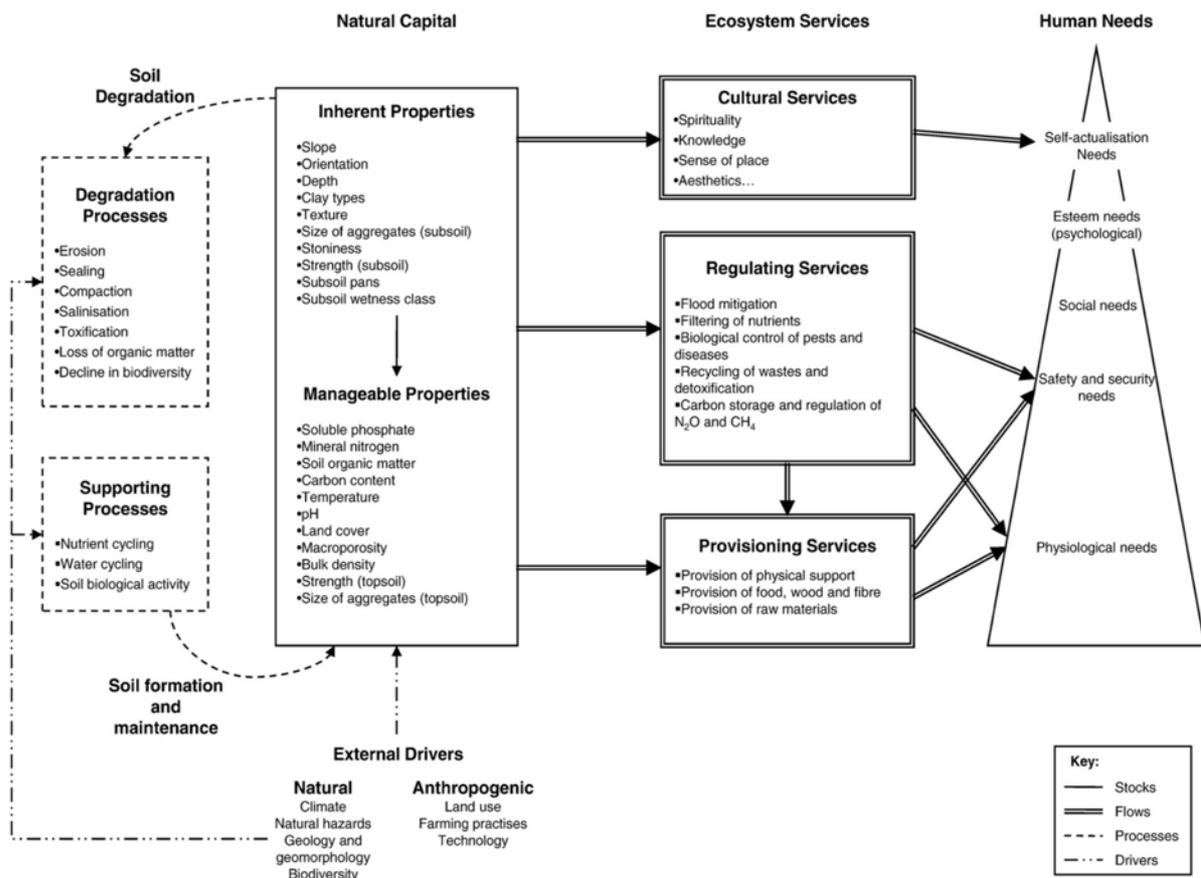
## 1. Fonctions microbiennes du sol et cycles des nutriments

La prise de conscience des impacts majeurs engendrés par les activités humaines sur les écosystèmes qui a suivi la Conférence de Rio en 1992 a abouti à la notion de services délivrés par les écosystèmes aux sociétés humaines. Ce concept est devenu un modèle majeur permettant de relier le fonctionnement des écosystèmes au bien-être des sociétés humaines. Les premières références faisant allusion au concept de fonctions et services des écosystèmes ou encore à leur valeur économique datent du milieu des années 60's avec, entre autres, les travaux d'Odum qui en 1967 propose une méthode d'évaluation basée '*the total amount of energy of one kind used directly and indirectly*' d'abord tentée sur des agrosystèmes et des marais (Odum & Odum, 2000) ; ou encore Heliwell qui, en 1969, parle de '*recognizable benefits afforded by wildlife*'. En 1997, Costanza définit les biens et services : '*ecosystems goods (such as food) and services (such as waste assimilation) represent the benefits human populations derive, directly or indirectly, from ecosystems functions*', définition qui présente l'avantage d'inclure aussi les anthroposystèmes. Devant le nombre important de publications et d'études sur le sujet, plusieurs moyens de catégorisation ont été proposés afin de classer les services des écosystèmes. Par exemple, Moberg & Folke (1999) évoquent des groupements descriptifs tels que des services biotiques, biochimiques ou culturels. Dans leur étude sur les récifs coralliens, les auteurs distinguent les biens de ces systèmes - ressources renouvelables du type produits de la mer, exploitation de matériaux de ces récifs pour la construction - des services rendus par ces formations – maintien des structures, maintien des habitats, de la biodiversité, assimilation de déchets. D'autres auteurs proposent des groupements organisationnels (Norberg, 1999), ou des groupements fonctionnels avec une approche intégrative qui traduit l'extrême complexité des processus et structures à l'œuvre en un nombre plus limité de fonctions écosystémiques susceptibles de fournir des biens et services d'intérêt (de Groot et al., 2002). Finalement en 2005, le Millenium Ecosystem Assessment effectue un travail de synthèse gigantesque et propose un cadre de travail conceptuel afin de documenter, analyser et comprendre les effets des changements environnementaux sur les écosystèmes et le bien-être des sociétés humaines. Les auteurs distinguent les services de provision (produits des écosystèmes), les services de régulation (bénéfices obtenus par la régulation des processus), les services culturels (bénéfices immatériels) et les services de support (nécessaires à la production de l'ensemble des autres services).

Le sol est le compartiment sur lequel se porte le plus d'inquiétudes quant à sa capacité à poursuivre le maintien d'un certain nombre de services étant donné l'ampleur des dégradations mondiales constatées. Une des principales causes anthropiques de dégradation des sols est le changement d'usage des terres, en particulier à des fins agricoles. Environ 70 % des prairies, 50% des savanes, 45% des forêts tempérées et 27% du biome tropical ont déjà été coupés ou convertis en terres agricoles (Foley et al., 2011), c'est à dire plus de 50% des milieux terrestres à l'échelle de la planète (Smith et al., 2015). La situation est particulièrement préoccupante dans les zones tropicales dans lesquelles on estime à 80% les nouvelles aires arables provenant de la déforestation (Foley et al., 2007), avec une perte nette de 5.2 million d'hectares par an (FAO, 2010). Ces changements d'usage induisent des modifications des propriétés des sols variées suivant le type et l'intensité des changements ou la zone climatique considérée. On constate par exemple une diminution marquée des carbones solubles et de l'azote dans les sols lors de la conversion de forêts en terres cultivées, engendrant une perte de fertilité et donc une diminution des rendements agricoles à long terme. Par ailleurs, le V<sup>ème</sup> rapport de IPCC (Intergovernmental Panel of Climate Change, [www.ipcc.ch](http://www.ipcc.ch), Ciais et al 2014) estime à 56% les émissions des gaz à effets de serre provenant du secteur agricole, précisément du relargage dans l'atmosphère de CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> et N<sub>2</sub>O provenant de la transformation par les bactéries du sol des intrants ou extrants issus de la gestion des systèmes cultivés.

La reconnaissance des services de régulation et de support des sols a abouti à la définition de fonctions de support - fonctions écologiques clés au cœur de la pédogénèse et construisant les stocks physiques, biologiques et chimiques des sols – indispensables au maintien des biens et

services des écosystèmes : les cycles biogéochimiques et l'activité biologique des sols (Bastida et al., 2008; Harris, 2009). Une littérature très abondante a été publiée depuis une trentaine d'années débattant des concepts de qualité des sols, maintien des services, indicateurs de qualité ou encore d'ingénierie écologique. Ces débats ont abouti à la définition de cadres d'analyse et à la notion récente de capital naturel des sols (Figure 3) résultant des processus de support pour sa formation et des processus de dégradation pour son tarissement (Dominati et al., 2010). La notion de capital naturel des sols représente ainsi un cadre très efficace pour analyser l'impact des changements d'usage sur le fonctionnement microbien des sols, impactés par des facteurs naturels et anthropiques, ouvrant enfin la 'black-box'.



**Figure 3** : Provisionnement des services des écosystèmes à partir du capital naturel des sols. d'après Dominati et al 2010

### i) Ingénierie écologique, restauration des sols et fonctions microbiennes

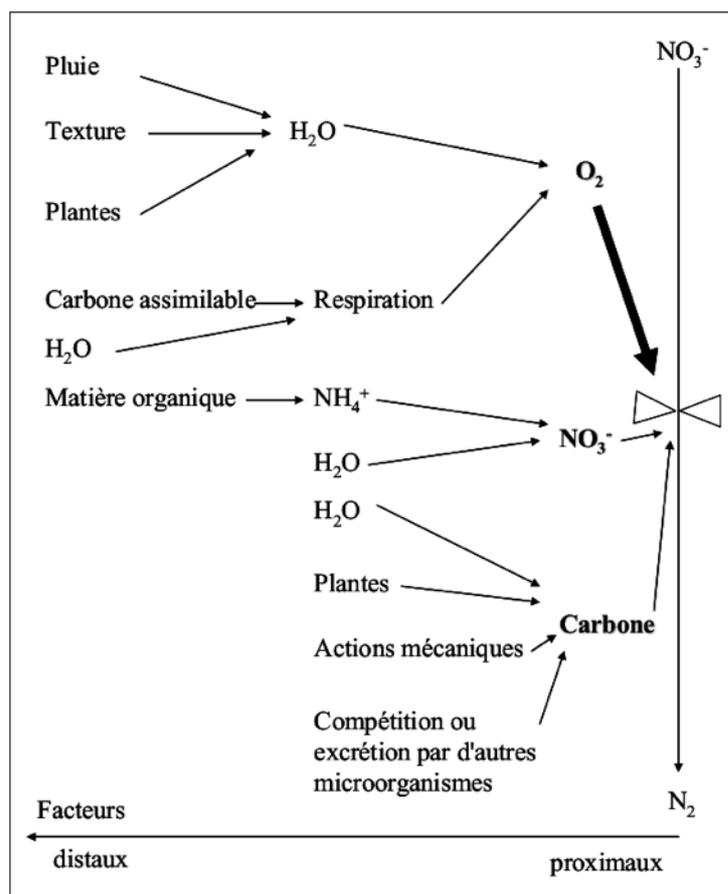
Les microorganismes du sol ont constitué l'objet d'étude majeur de ma thèse puis de mes premières années de recherche, tout au long desquelles ils ont été considérés selon un double point de vue : acteurs de biotransformations et bioindicateurs de l'état fonctionnel du sol, c'est-à-dire à l'interface de l'Écologie microbienne et de l'Ingénierie écologique. L'ingénierie écologique dérive tout naturellement de l'Écologie et, dès 2003, Charles la définit comme une '*intervention sur les écosystèmes à partir de la connaissance acquise de leur fonctionnement pour en modifier ou en réguler différents aspects en vue de finalités établies à l'avance*'. De ce fait, cette discipline établit une relation entre les sociétés et l'environnement. Elle s'appuie à la fois sur des avancées technologiques et méthodologiques et sur la propension des systèmes à s'adapter à des conditions particulières avec l'idée d'une performance maximale (Odum & Odum, 2003). Née de l'innovation et de l'ingéniosité des hommes afin d'améliorer la qualité de vie, elle est devenue

nécessaire lorsque la nature ne remplit plus les différents services que les sociétés humaines lui demandent (Gattie et al., 2003). Elle est donc fondamentalement liée aux notions de gestion et de réparation et répond indirectement à des demandes sociales et politiques de tous ordres (Charles, 2003). De nombreuses études ayant trait à la réhabilitation, la restauration, la conservation, mais aussi les connaissances dans les champs de l'écologie théorique et expérimentale, ont aidé à l'élaboration des bases conceptuelles de cette discipline. Cependant, les spécificités des systèmes écologiques, en particulier leur comportement dynamique, distinguent l'ingénierie écologique des autres domaines de l'ingénierie. En effet, elle se fonde sur trois champs de connaissances que sont l'identification du contexte environnemental, l'identification et la gestion des objectifs à atteindre afin qu'ils collent aux possibilités écologiques, et la vérification de la faisabilité des solutions proposées (Allen et al., 2003). En cela, l'ingénierie écologique ne représente qu'une étape supplémentaire dans l'histoire de l'intervention de l'homme sur la nature. Elle rejoint des pratiques séculaires et souvent empiriques qui ont conduit à l'anthropisation progressive des milieux naturels. Cependant son échelle d'action est beaucoup plus large que par le passé du fait de l'explosion des moyens techniques depuis la Révolution industrielle au XIX<sup>ème</sup> siècle. Cela aboutit à la notion d'anthroposystème définie en 2003 par Lévêque qui recentre l'objet d'étude sur les interactions entre la dynamique des systèmes (naturels ou non) et celle des sociétés humaines et leurs évolutions.

Comment définir alors la notion de '*santé de l'écosystème*' ? En effet, de manière inhérente, elle suppose l'emploi d'une référence dont les critères seront forcément définis à partir des services que nous désirons de l'écosystème lui-même. Ainsi, Slocombe (1998) distingue la notion de santé de celle de l'intégrité écologique : la santé d'un écosystème est basée sur les caractéristiques fonctionnelles et les connaissances de la structure de l'écosystème mais sous-entend la notion de stress ; alors que l'intégrité souligne le maintien de l'organisation du système et son potentiel évolutif. Karr & Dudley (1981) parlent d' '*intégrité*' lorsqu'un écosystème est apte à supporter et maintenir une communauté d'organismes équilibrée, intégrée, adaptative, ayant une composition et une organisation fonctionnelle comparable à celle d'un habitat naturel ; alors que Costanza et al. (1997) définissent un écosystème '*en bonne santé*' s'il est stable et durable, c'est-à-dire actif et capable de maintenir son organisation et autonomie dans le temps. Malgré les opinions divergentes, il n'en reste pas moins que la description et l'évaluation de l'état d'un système passe par l'emploi d'un ensemble d'indicateurs aptes à renseigner, caractériser, prédire le maintien et les modifications des systèmes. De nature biologique, physique, chimique, ou agronomique, agricole, sociologique, ces indicateurs doivent être une variable mesurable réduisant la complexité des systèmes et intégrant l'information (Merckle, 2000). Des critères de choix doivent donc être définis et Dale & Beyeler (2001) proposent ainsi : la facilité à être mesuré, la sensibilité au stress, la prédictibilité, la capacité à signifier un changement, la capacité à intégrer, la capacité à avoir une réponse connue, et la faible variabilité dans la réponse. Concernant les sols, Bloem et al. (2003) indiquent que les mesures de biomasse microbienne, de respiration, minéralisation de l'azote et de diversité microbienne constituent des indicateurs pertinents ; et Schloter et al. (2003) précisent que les indicateurs à prendre en compte doivent se référer aux processus microbiens de l'azote et du carbone, '*driving forces for C and N cycling*'. Ces paramètres intégratifs doivent refléter la capacité du système à assurer ses services dans leur ensemble et plus particulièrement le capital naturel des sols tel que défini par Dominati et al., (2010). Les mesures des processus microbiens du sol rassemblent ces critères du fait de leur rôle crucial dans les cycles biogéochimiques et les interactions avec les plantes. De plus, la diversité spécifique et métabolique énorme des microorganismes permet de distinguer de nombreuses communautés microbiennes fonctionnelles.

Lors de ma thèse, j'ai mis en évidence que la respiration et la dénitrification représentent des bioindicateurs particulièrement pertinents afin de déterminer le fonctionnement d'un sol. Ces deux fonctions microbiennes sont des processus respiratoires s'exprimant dans des conditions environnementales différentes (Figure 4). La respiration microbienne du sol concerne l'ensemble des micro-organismes du sol et est parfois considérée comme un *proxy* de la biomasse

microbienne totale active du sol (Anderson and Domsch, 1978). La dénitrification permet la conversion du nitrate du sol en oxyde nitreux et est un processus respiratoire facultatif se produisant en conditions anaérobies (Philipot et al., 2013). Ces deux processus sont portés par des communautés bactériennes abondantes, diversifiées, représentatives du système sol, et présentes dans des proportions très différentes dans le sol (Philipot and Hallin, 2005). Ces communautés bactériennes du sol répondent différemment aux éléments de perturbation, ce qui permet de décrire de manière fine les modifications du fonctionnement du sol, en particulier au cours d'une dynamique de restauration, ce que ne permettent pas des indicateurs classiquement utilisés tel que le ratio C/N.



**Figure 4 :** Schéma conceptuel des facteurs distaux et proximaux régulant la dénitrification dans les sols en forêts tropicales humides (d'après Firestone et al., 1989). Il permet de comprendre les nombreux paramètres environnementaux impliqués dans la régulation des taux de dénitrification. Le principal facteur est la teneur en O<sub>2</sub>. La teneur en H<sub>2</sub>O, contrôlée par les précipitations et l'évapotranspiration, va réguler la quantité d'O<sub>2</sub> disponible. De plus, l'eau a un effet mécanique à travers le contrôle de la diffusion de l'O<sub>2</sub> à travers les pores et les films d'eau dans le sol. La température a un effet à tous les niveaux de régulation, la dénitrification étant active dans les sols entre 2 et 50°C. Au niveau cellulaire, la disponibilité en O<sub>2</sub> est le premier régulateur en situation aérobie, alors que NO<sub>3</sub><sup>-</sup> régule en situation anaérobie. Le carbone peut aussi réguler en particulier dans des sols non limités en azote. L'ordre des facteurs distaux et proximaux peut varier selon les habitats.

Ce volet de mon travail a donné lieu à la publication de plusieurs papiers (Schimann et al., 2007; 2012), mais c'est le transfert de ces résultats qui a été particulièrement gratifiant. En effet, effectuée grâce à une bourse CIFRE, ma thèse s'est effectuée en collaboration avec l'ONF de Guyane dans le cadre d'un programme de Réhabilitation des Zones Dégradées<sup>1</sup>. L'ONF a poursuivi mes travaux par une phase de développement en proposant d'utiliser les bioindicateurs microbiens afin d'établir des diagnostics de l'état des sols lors de perturbations d'origine anthropiques de la forêt (exploitation forestière ou exploitation aurifère) en Guyane. Le fonctionnement des sols de l'ensemble des anciens sites d'exploitation aurifère (sites orphelins) a depuis été réalisé et a permis de déterminer les zones nécessitant un processus de restauration. L'ONF propose aussi d'établir des diagnostics des sols préalablement à l'exploitation de la forêt lors de programmes de déforestation pour du bois-énergie, actuellement en développement exponentiel en Guyane<sup>2</sup>. Les connaissances fondamentales acquises durant ma thèse ont été transférées à SOLICAZ (start-up innovante créée en 2009, [www.solicaz.fr](http://www.solicaz.fr)), spécialisée en

<sup>1</sup> CPER Etat-Région 2000-2006

<sup>2</sup> Projet FEDER Essais de récolte de bois-énergie dans des coupes de bois d'oeuvre

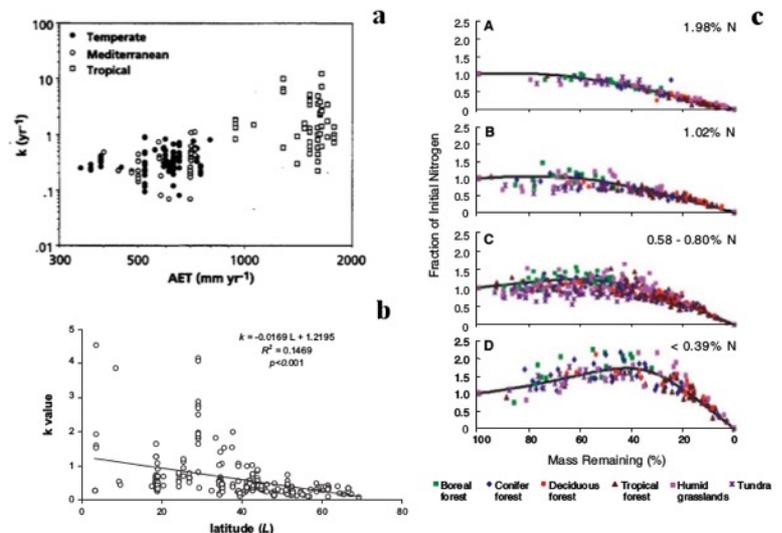
ingénierie écologique centrée sur les diagnostics de qualité des sols et qui propose un usage optimal des sols dans le contexte amazonien. Cette société, qui emploie aujourd'hui six personnes, a développé un panel d'indicateurs (microbiens mais aussi physico-chimiques) qui permet des diagnostics précis de l'état des sols et de leur devenir, et propose des itinéraires de restauration des sols.

## ii) Impact du cycle du carbone sur la décomposition et les communautés saprotrophes

Dans ce volet, je me suis attachée à étudier les interactions fonctionnelles entre les communautés microbiennes des litières et les communautés d'arbres.

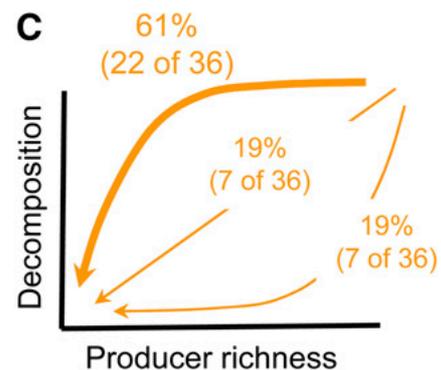
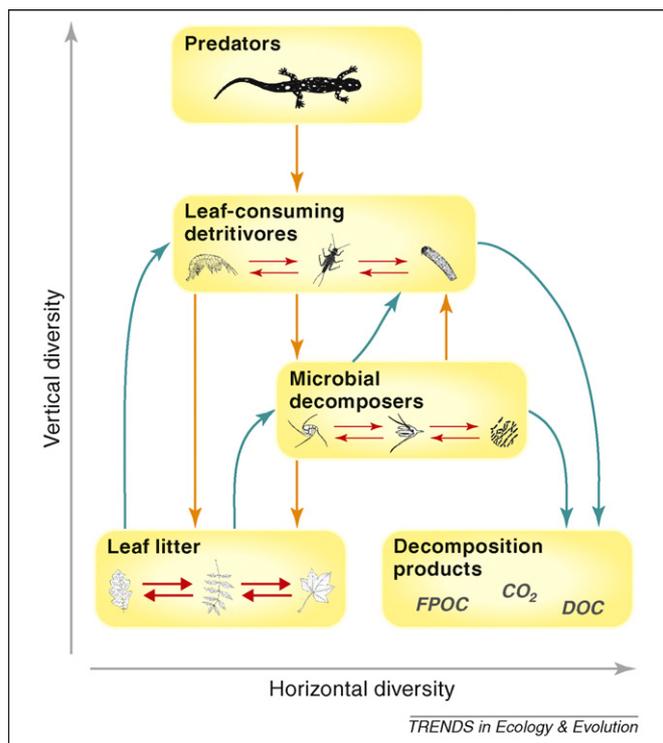
La décomposition est un processus clé dans la régulation des cycles du carbone et des nutriments des écosystèmes terrestres. En forêt, les litières de feuilles sont donc la source d'énergie et de nutriments dominantes pour les communautés hétérotrophes des sols. Ce processus peut se définir comme la conversion des produits de la photosynthèse en composés inorganiques et en matière organique stable. Il résulte de la fragmentation des feuilles puis la minéralisation et l'humification concomitantes des celluloses, lignines et autres molécules aboutissant au lessivage dans le sol des composés solubles. Ce processus complexe implique une très large gamme d'organismes allant de la méso et microfaune détritivore jusqu'aux micro-organismes. Les effets de l'environnement – à la fois à l'échelle locale et régionale, les caractéristiques physico-chimiques des litières elles-mêmes, et la composition des communautés de décomposeurs - ont été identifiés comme les facteurs principaux de la décomposition (Aerts, 1997; Cornelissen, 1996; Couteaux et al., 1995 ; Parton et al., 2007).

**Figure 5:** a) Relation entre constantes de décomposition ( $k$ ) et évapotranspiration (AET) pour des sites tempérés, méditerranéens et tropicaux, d'après Aerts 1996 ; b) Variation des constantes  $k$  en fonction de la latitude, d'après Zhang et al 2008 ; c) Fraction restant d'azote initial en fonction de la masse restante de litière de feuilles pour l'ensemble des biomes testés, d'après Parton et el 2007.



Dès 1997, Aerts démontre l'influence prépondérante du climat (l'évapotranspiration plutôt que la température ou les précipitations) à l'échelle globale sur la décomposition en analysant les constantes de décomposition ( $k$ -values) issues de données publiées et calculées selon le modèle proposé initialement par Olson en 1963 (Figure 5). Plus récemment, Zhang et al. (2008) expliquent 30% de la variation des taux de décomposition par des facteurs géographiques et climatiques (température) mais concluent que la qualité des litières est un facteur tout aussi prépondérant même à large échelle. En effet, il semble que la teneur en azote initiale contrôle l'immobilisation nette en azote et son relargage quel que soient le climat, les autres paramètres chimiques ou les caractéristiques des sites (Parton et al., 2007).

En forêt tropicale, la richesse spécifique élevée du peuplement arboré ainsi que la diversité des types fonctionnels (en particulier liés aux cycles du carbone et de l'azote) font que les litières se caractérisent par une composition chimique hétérogène (Hättenschwiler & Jørgensen, 2010). Les ressources hétérogènes produites par les mélanges de litière sont utilisées de manière sélective à la fois par les invertébrés et les décomposeurs microbiens. Pourtant les relations entre la diversité des litières et processus de décomposition restent peu claires, malgré l'importance des mécanismes sous-jacents. Dès 1997, Wardle et al. remettent en cause l'existence d'une relation linéaire entre diversité des litières et processus de décomposition. Depuis, un certain nombre d'autres études ont montré l'inverse : par exemple Cardinale et al. (2011) montrent à partir de métadonnées une relation positive mais décroissante entre richesse des producteurs primaires et décomposition (Figure 6).



**Figure 6** : à gauche, schéma conceptuel décrivant les relations entre les différents types et niveaux de diversité (d'après Gessner et al. 2005). En haut : Relations richesse des producteurs primaires – décomposition prédites selon trois hypothèses (d'après Cardinale et al. 2011)

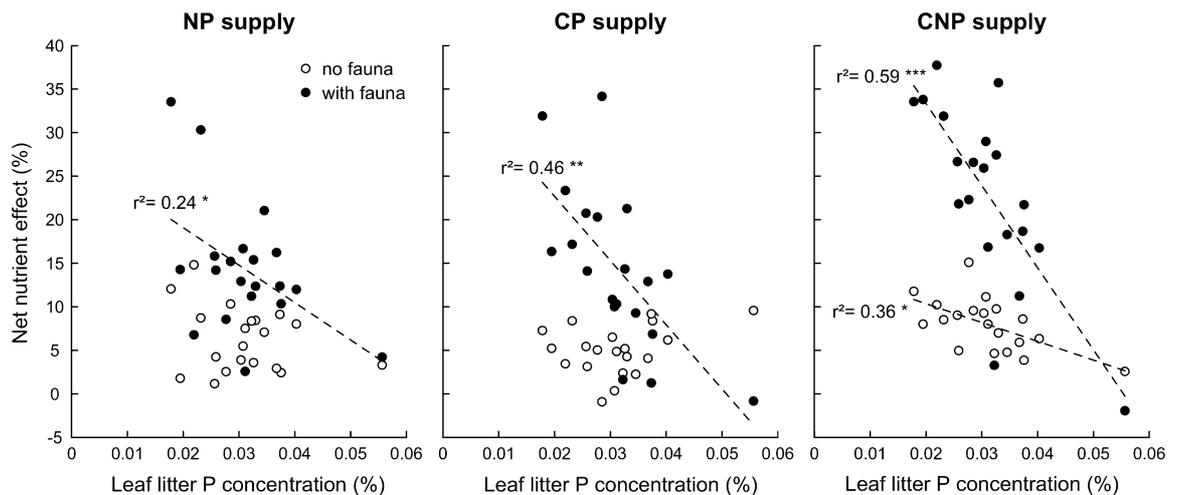
Les effets d'une biodiversité changeante sur des processus écosystémiques tels que la décomposition restent donc une question ouverte (Gessner et al., 2010), et en particulier en milieu tropical. Étudier ces effets impose d'analyser à la fois les effets de la diversité des litières de feuilles, mais aussi celle des décomposeurs microbiens à l'origine du processus ainsi que le processus lui-même. Pour cela, il est important de combiner des approches en écologie microbienne, des macroinvertébrés et des plantes, de la biogéochimie et de la modélisation afin d'analyser les contraintes imposées par la disponibilité des ressources clés (C, N, P) ainsi que les effets des interactions plantes-sol sur les cycles biogéochimiques<sup>3</sup>. Pour ce faire, un dispositif de fertilisation à grande échelle a été installé en forêt (sur le dispositif de Paracou, <http://paracou.cirad.fr/>) avec des amendements en carbone, azote et phosphore afin de décorréler les effets de chaque nutriment sur les différentes variables mesurées (biomasse de litières, caractéristiques chimiques du sol, biomasse des organismes du sol, suivi de plantules). Après une caractérisation de l'état initial, des fertilisations ont été effectuées durant deux années. Le rôle de la diversité des litières sur la décomposition et le fonctionnement microbien a été étudié à travers une thèse<sup>4</sup>. Les contraintes imposées par la disponibilité des ressources clefs et la diversité

<sup>3</sup> Projet CNRS Amazonie II Stoichiodyiversity, 2008-2011, coordonné par Stephan Hättenschwiler (CEFE, Montpellier)

<sup>4</sup> Sandra Barantal, Thèse SIBAGHE Montpellier II, directeur de thèse S. Hättenschwiler co-encadrement N. Fromin et moi-même

chimique des litières sur les cycles du carbone, du phosphore et de l'azote ont été étudiées en analysant (i) le comportement et l'activité de la macrofaune et (ii) les activités et la structure des communautés microbiennes impliquées.

Contrairement à l'hypothèse formulée initialement et montrant plutôt un contrôle majoritaire de la qualité du carbone (Coq et al., 2010; Hättenschwiler and Jørgensen, 2010), ainsi que la grande variabilité des ratios N:P foliaires (Hättenschwiler et al., 2008), les premières observations ont montré des effets interactifs des ressources sur la décomposition (Barantal et al., 2012, Figure 7). Ces résultats suggèrent des limitations nutritives multiples, identiques à celles mises en évidence par Elser et al. (2007), Harpole et al. (2011) et Vitousek et al. (2010) et contraires à la loi de Liebig (Sterner and Elser, 2002). La co-limitation NP mise en évidence est largement contrôlée par la disponibilité en P des feuilles et par leur stoechiométrie.



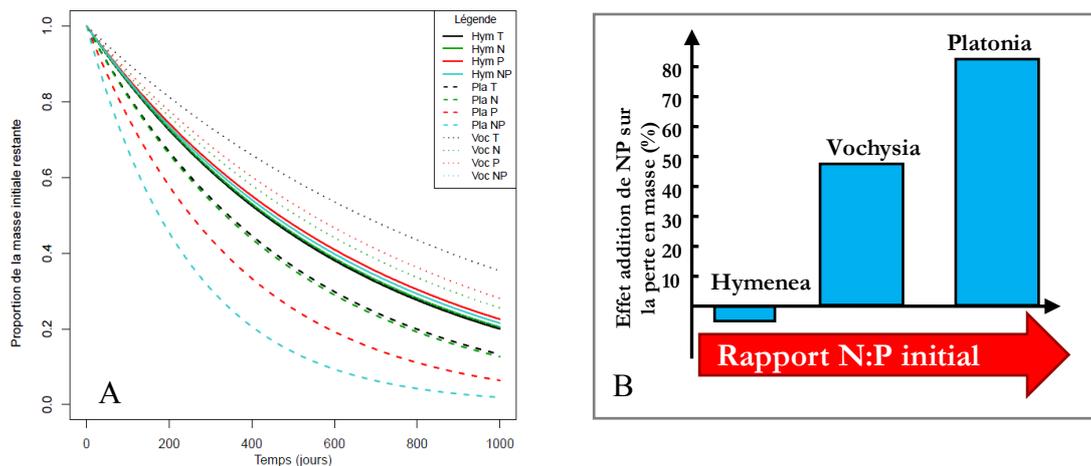
**Figure 7 :** Effets nets des nutriments (NP, CP, CNP) sur la perte de masse de litière en fonction des teneurs initiales en P du substrat en présence ou absence de faune du sol (d'après Barantal et al ; 2012).

Quels sont les mécanismes sous-jacents à cette co-limitation NP de la décomposition ? De manière constitutive, les éléments N et P sont contenus dans les feuilles dans des molécules différentes - la majeure partie de l'azote étant présente sous forme d'amide alors que le phosphore apparaît plutôt dans des mono ou di-ester (Caldwell, 2005) – ce qui entraîne la formation de gamme variée d'enzymes telles que des cellulases, peroxydases ou phosphatases par les champignons décomposeurs (Sinsabaugh, 2010). La dégradation de l'azote, distribué dans plusieurs classes de polymères, et son acquisition par les microorganismes sont moins directes que celle du phosphore qui dépend uniquement de la rupture d'une liaison ester par les phosphatases. Ainsi, les décomposeurs ajustent leur acquisition en carbone suivant les teneurs en azote du substrat considéré (Manzoni et al., 2008), alors que la disponibilité en phosphore, et donc les besoins en microorganismes, influence directement l'activité phosphatase (Olander & Vitousek, 2000; Vitousek et al., 2010). Dans ce contexte et au vu des résultats observés, l'hypothèse proposée est une co-limitation de la décomposition en deux temps : une dynamique d'abord limitée par l'azote avec du phosphore facilement accessible mais qui devient rapidement limitant du fait de la faible quantité présente dans les systèmes tropicaux (Vitousek et al., 2010). Cette hypothèse a été validée *via* une étude<sup>5</sup> en laboratoire des dynamiques temporelles de décomposition des litières sous ajout conjoint de N et P. Il apparaît que l'azote est limitant dans les premiers stades de décomposition alors que le phosphore ne devient limitant qu'à partir de quatre à cinq mois de décomposition (litières de *Platonia* et *Vochysia* respectivement). En utilisant un modèle classique de décomposition ( $M_t = M_0 * \exp(-kt)$  – Olsen 1963), nous avons mis en évidence, non seulement une variation des vitesses de décomposition dans le temps, selon les espèces de litières et de l'ajout d'éléments nutritifs, mais aussi que la provenance de la litière (effet espèce) a un effet plus

<sup>5</sup> Stage M2 FAGE Jean Marchal, 2010, Limitations nutritives de la décomposition des litières en forêt tropicale humide (Guyane française)

significatif que l'élément nutritif (ou la combinaison d'éléments) considéré (Figure 8). Cela indique que la nature et l'étendue des limitations sont fortement dépendantes des stœchiométries NP initiales des litières foliaires.

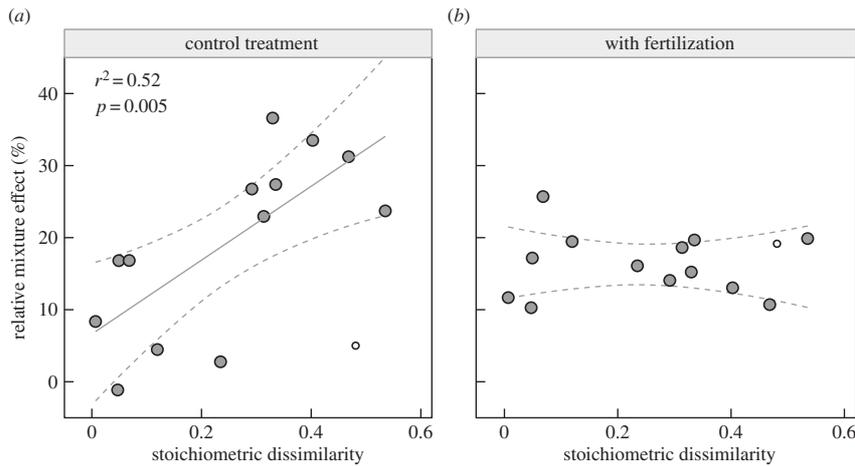
Comment cette contrainte se répercute-t-elle sur le fonctionnement de la communauté fongique ? Pour répondre, l'analyse des activités enzymatiques de dégradation apparaît pertinente. En effet, la décomposition des litières est largement conduite par les enzymes extracellulaires sécrétées par les microorganismes pour minéraliser carbone, azote et phosphore. Ainsi, on schématise de manière classique le processus de décomposition comme une boucle successione dans laquelle de fortes interactions s'établissent entre substrat, microorganismes et exoenzymes (Sinsabaugh et al., 2002).



**Figure 8** : a) Cinétique de décomposition de litières de feuilles de trois espèces (Hym = *Hymenea courbaril*, Pla = *Platonia insignis*, Voc= *Vochysia tomentosa*) pour trois traitements (N : ajouts d'azote, P : ajouts de phosphore, NP : ajouts d'azote et de phosphore, T : témoin) modélisé selon le modèle de Olsen (1963) :  $M_t = M_0 \exp(-kt)$ , où  $M_0$  et  $M_t$  sont les masses restantes initiales et au temps  $t$ ,  $k$  la constante de décomposition. B) Relation entre l'effet calculé de l'addition sur la décomposition et le rapport N:P initial des litières.

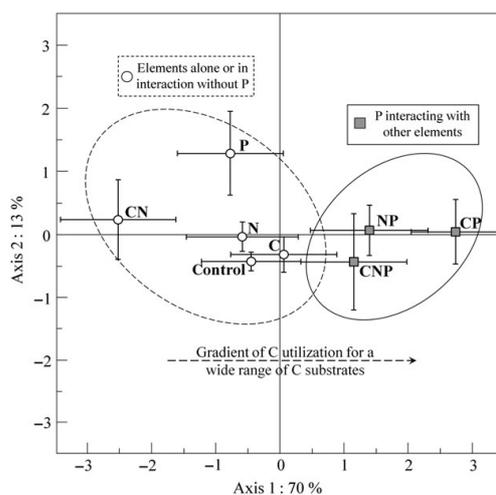
Les données d'activités enzymatiques relevées permettent d'analyser le fonctionnement des communautés fongiques puisqu'elles constituent une manière rapide et sensible de mesurer les changements de la qualité du substrat. La diversité fonctionnelle des communautés estimée selon Bending et al. (2004) confirme le rôle majeur de la stoechiométrie initiale des feuilles dans la litière mais aussi un investissement majoritaire dans une ou quelques enzymes (diminution des indices durant la décomposition) traduisant les changements de limitation au cours du temps et donc la nécessité de dégrader des composés plus récalcitrants.

Les effets de la diversité des litières sur la décomposition se traduisent par un effet non-additif synergique des mélanges de litières, largement favorisé par la faune détritvire et par une forte dissimilarité stœchiométrique dans les mélanges. Il semble qu'une plus grande hétérogénéité des ratios C:N:P dans les mélanges de litières de feuilles augmente les ressources carbonées, azotées et phosphorées pour la faune et donc accélère la décomposition (Figure 9, Barantal et al., 2014). La faune du sol influe de manière plus significative sur les processus microbiens de décomposition dans les écosystèmes tropicaux que sous des latitudes plus élevées (Wall et al., 2008). Ainsi, les herbivores invertébrés libèrent des quantités d'azote et de phosphore labiles qui, potentiellement, impactent la séquestration de carbone dans les sols (jusqu'à 681, 37 et 2.1 kg.ha<sup>-1</sup>.year<sup>-1</sup> de C, N et P respectivement dans une forêt amazonienne, Metcalfe et al., 2013). Ces résultats suggèrent une complémentarité des ressources émergeant des interactions à long terme entre les arbres et les organismes décomposeurs.



**Figure 9 :** Effet de la faune sur l'effet net de mélange de litières dans les traitements témoins (a) et fertilisés (b). La dissimilarité stoechiométrique est l'indice de Rao calculé à partir des ratios C:N, C:P et N:P initiaux de chaque espèce contenue dans le mélange de litières (d'après Barantal et al. 2014)

De manière parallèle, la qualité du carbone ainsi que les teneurs en P des feuilles de litières expliquent plus de 50% de la variabilité de la respiration microbienne du sol sous-jacent (Fanin et al., 2011), processus microbien co-limité par le carbone labile et les faibles teneurs en phosphore du sol (Fanin et al., 2012). Les limitations différentielles entre litières et sols semblent liées à des modifications de structure des communautés microbiennes, en particulier à des changements de ratios champignons:bactéries et de proportions copiotrophes et oligotrophes (Figure 10, Fanin et al., 2014).



**Figure 10 :** Analyse en composantes principales de profils CLPPs des communautés microbiennes du sol après fertilisation (C : ajout de carbone, N : ajout d'azote, P : ajout de phosphore, CP, NP, CN, CNP : ajouts des éléments combinés). Les plots fertilisés par une combinaison contenant du P et n'importe quel autre élément se distinguent des plots fertilisés par un seul élément ou une combinaison sans P.

Collectivement, ces résultats mettent en évidence un effet majeur des espèces d'arbres *via* les feuilles de litières et leurs mélanges sur le processus de décomposition. La diversité spécifique des arbres élevée en forêt tropicale, associée à une grande variabilité de la qualité chimique des mélanges de litières au sol, engendre une mosaïque de contraintes nutritionnelles qui module la distribution des nutriments disponibles pour les organismes décomposeurs. Cela induit un contrôle de la structure, de la stoechiométrie, de l'abondance et de l'activité des communautés microbiennes dans les litières mais aussi des communautés présentes dans le sol sous-jacent. L'importance de la contrainte stoechiométrique sur les microorganismes décomposeurs ainsi que l'implication importante de la faune détritiver sur les processus de décomposition confirment le rôle majeur des communautés végétales au sein des biomes tropicaux. Ils mettent en avant la nécessité absolue de mieux décrire – en termes de diversité spécifique et fonctionnelle - les différentes communautés de décomposeurs et de détritiveres associées au fonctionnement des

cycles du carbone et des nutriments, et donc au maintien des fonctions primordiales d'un écosystème forestier.

La caractérisation de la diversité fonctionnelle des communautés de décomposeurs, et celles des champignons saprotrophes des litières et du sol, peut aussi être analysée dans le contexte des impacts des changements globaux sur le fonctionnement des écosystèmes. Étant donné le rôle majeur de ce processus, il semble pertinent de définir un bioindicateur capable de rendre compte du processus de décomposition. Il doit être basé sur le fonctionnement des communautés saprotrophes *via* la mesure des enzymes de dégradation. En complétant ceux déjà existants liés aux cycles du carbone et de l'azote, un bioindicateur de ce type permettrait de mieux caractériser les modifications de fonctionnement du sol constatées lors de perturbations. Cependant, un tel travail demande au préalable de s'assurer que les activités enzymatiques ciblées constituent des proxys satisfaisants du fonctionnement des communautés saprotrophes. De plus, il s'agit de vérifier quelles sont les variabilités spatiales et temporelles de leur expression au sein des litières et des sols des différents écosystèmes forestiers. Par ailleurs une modification drastique du fonctionnement des sols suite à une perturbation et induisant une modification de la qualité de la matière organique doit se traduire par des modifications d'expressions de ces bioindicateurs.

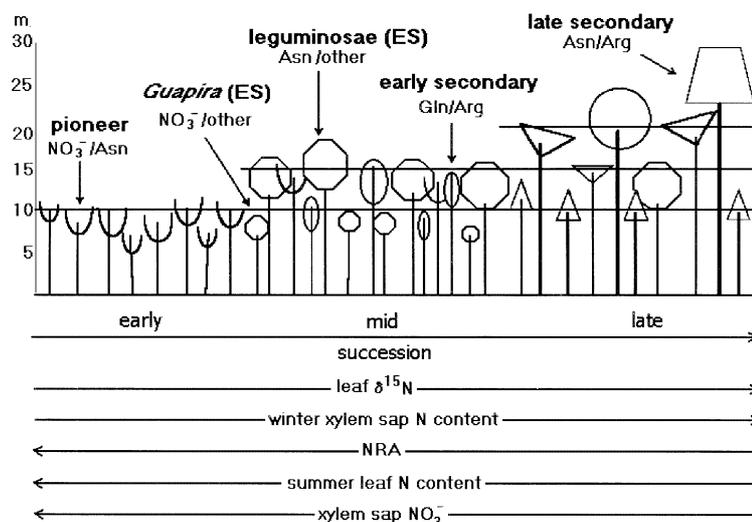
### *iii) Cycle de l'azote et stratégies d'acquisition par les arbres*

Toujours avec l'objectif de définir des indicateurs synthétiques pertinents permettant de comprendre le fonctionnement du cycle de l'azote dans un écosystème forestier, je me suis ensuite intéressée à l'utilisation des différentes formes d'azote des sols par les arbres.

Plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer la coexistence des espèces au sein des communautés locales (pour une revue Götzenberger et al., 2011). Ainsi, les modèles neutres d'assemblages soulignent l'importance des processus stochastiques et assument que la structure des communautés résulte de processus locaux aléatoires (Hubbell, 2005; Matthews and Whittaker, 2014). A l'opposé, le modèle de niche propose que des mécanismes tels que le filtrage environnemental, la différenciation fonctionnelle ou les interactions biotiques structurent fortement l'assemblage des communautés (HilleRisLambers et al., 2012). Il ne semble, cependant, qu'aucun de ces mécanismes ne soit exclusif pour expliquer la diversité et la distribution des espèces.

Dans des environnements limités en azote, ressource limitante clé de la productivité primaire nette, la complémentarité de niche favorise la coexistence lorsque les plantes limitent la compétition par des mécanismes spécialisés d'absorption de l'azote (Wittich et al., 2014). Dans les forêts tropicales, plusieurs études ont lié les stratégies d'acquisition de l'azote des arbres à leur statut successional, les espèces pionnières absorbant préférentiellement le nitrate et les espèces de fin de succession plutôt l'ammonium (Aidar et al., 2003; Fredeen et al., 1991; Stewart et al., 1988, Figure 11). Il semble pourtant que les espèces tropicales montrent un certain degré de flexibilité concernant la forme de l'azote absorbée, en particulier parce que les adaptations liées au partitionnement des formes d'azote sont plus faiblement soumises à une pression de sélection dans ces écosystèmes où l'azote n'est pas le premier élément limitant (Andersen et al., 2017; Andersen and Turner, 2013; Houlton and Sigman, 2007; Russo et al., 2013; Wittich et al., 2014). Au sein d'une communauté, l'utilisation des différentes formes minérales d'azote (nitrate ou ammonium) reflète une complémentarité fonctionnelle des arbres (Roggy et al., 1999a ; Roggy et al. 1999b ; Pornon et al., 2007). En effet, les deux processus microbiens clés, la dénitrification (réduction du nitrate en diazote) et la nitrification (transformation de l'ammoniaque en nitrite puis en nitrate), présentent une répartition spatiale hétérogène ce qui induit une variabilité spatiale des teneurs en nitrate ou ammonium (Wang et al., 2010). Ainsi, certains auteurs (Vitousek et al. 1998) proposent que le taux de nitrification serait plutôt élevé dans les sols de début de succession, alors que l'ammonification dominerait dans les sols de fin de succession dans la plupart des forêts tropicales. Cependant, les modifications des taux de nitrification ou des teneurs en azote dans les sols pourraient simplement être expliquées par des changements de productivité nette puisque celle-ci,

de même que les taux d'absorption de l'azote par les plantes, tend à être plus élevée dans les premiers stades de la succession puis à diminuer au cours de la succession (Wardle 2002).

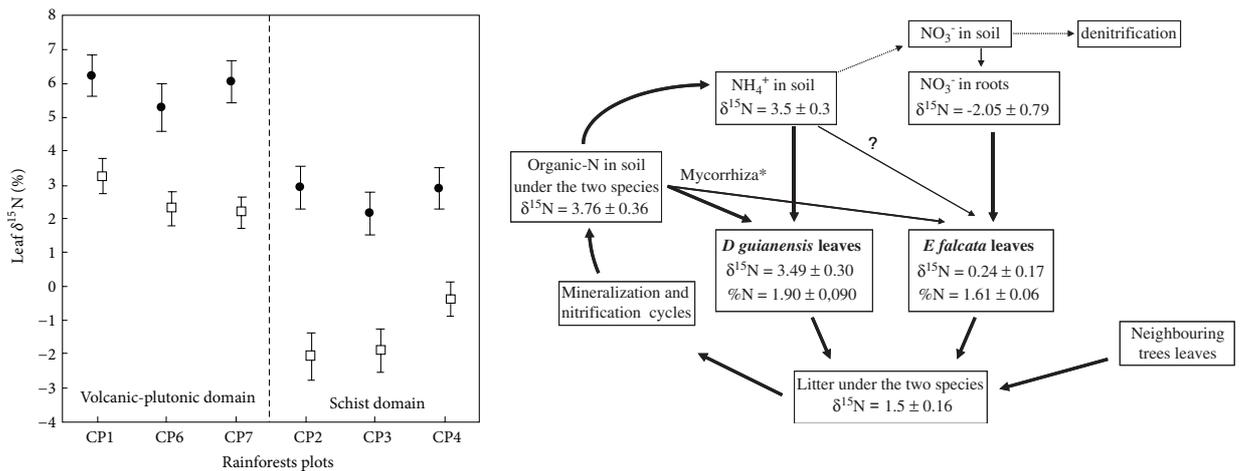


**Figure 11:** Diagramme conceptuel de la succession forestière proposé par Aidar et al (2003). Il montre les composés azotés transportés par les guildes ayant des stratégies de régénération différentes.

En Guyane, certains travaux suggèrent, sur la base de signatures isotopiques foliaires, des nutritons azotées différentes parmi des espèces d'arbres co-occurentes (Guehl et al. 1998, Roggy et al., 1999a). Cette hypothèse a été vérifiée en étudiant deux espèces représentatives, abondantes, non-fixatrices et co-occurentes de la forêt guyanaise, *Eperua falcata* Aublet [Fabaceae/Caesalpinioideae] et *Dicorynia guianensis* Amshoff [Fabaceae/Caesalpinioideae] (Schimann et al 2008). Contrairement aux feuilles des litières dont les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  sont très homogènes du fait de la dispersion latérale et au mélange de feuilles au sol (Guehl et al. 1998), les feuilles de canopée présentent des signatures contrastées qui suggèrent une assimilation préférentielle d'ammonium pour une espèce et de nitrate pour l'autre. Ceci est aussi corroboré par les signatures isotopiques de l'ammonium et de nitrate effectuées dans les sols confirmant des observations antérieures (Roggy et al. 1999a ; Roggy et al. 1999 ; Guehl et al. 1998). De plus, d'autres mécanismes – la séparation spatiale de la nitrification et de la dénitrification, une colonisation des litières par les racines (Figure 12) - combinés à l'exsudation par les racines de flavonoïdes inhibant la dénitrification dans la rhizosphère d'*E. falcata* uniquement (Michalet et al., 2013) - suggèrent que les deux espèces ont des stratégies d'acquisition de l'azote bien différentes. Complémentaires, elles se retrouvent aussi dans des habitats dont les sols ont des origines pédologique différentes et ayant des teneurs en azote très contrastées (Roggy et al., 2014). L'ensemble de ces résultats permet de dresser un schéma conceptuel détaillant les différentes stratégies d'utilisation de l'azote (Figure 12).

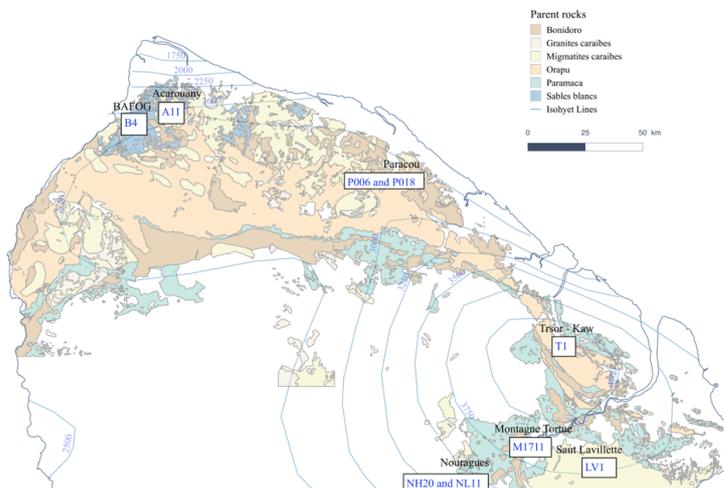
La stratégie nutritionnelle complémentaire observée chez *D. guianensis* et *E. falcata* est-elle aussi présente chez d'autres espèces d'arbres coexistant dans un même habitat. Si cela est le cas, qu'est-ce-que cela signifie en termes de fonctionnement des communautés d'arbres ? Si l'on s'attend à des changements de composition en espèces du fait de tolérances individuelles variables aux conditions environnementales changeantes, ces changements de composition entraînent-ils par conséquent la coexistence d'espèces ayant des stratégies d'acquisition d'azote complémentaires du fait d'un partitionnement des sources d'azote disponibles ? Pour répondre à ces questions, nous nous sommes appuyés sur le jeu de données rassemblé au cours du projet BRIDGE<sup>6</sup>: les mesures de  $\delta^{15}\text{N}$  et teneur en azote foliaires de plus de 13448 feuilles échantillonnées sur 4672 arbres représentant 66 espèces représentatives le long d'un gradient de précipitation sur un ensemble de 9 parcelles de 1ha (Figure 13).

<sup>6</sup> Bridging Information on Tree Diversity in French Guiana, ANR 2006, <http://bridge.ecofog.gf/>, coord. J. Chave et C. Baraloto

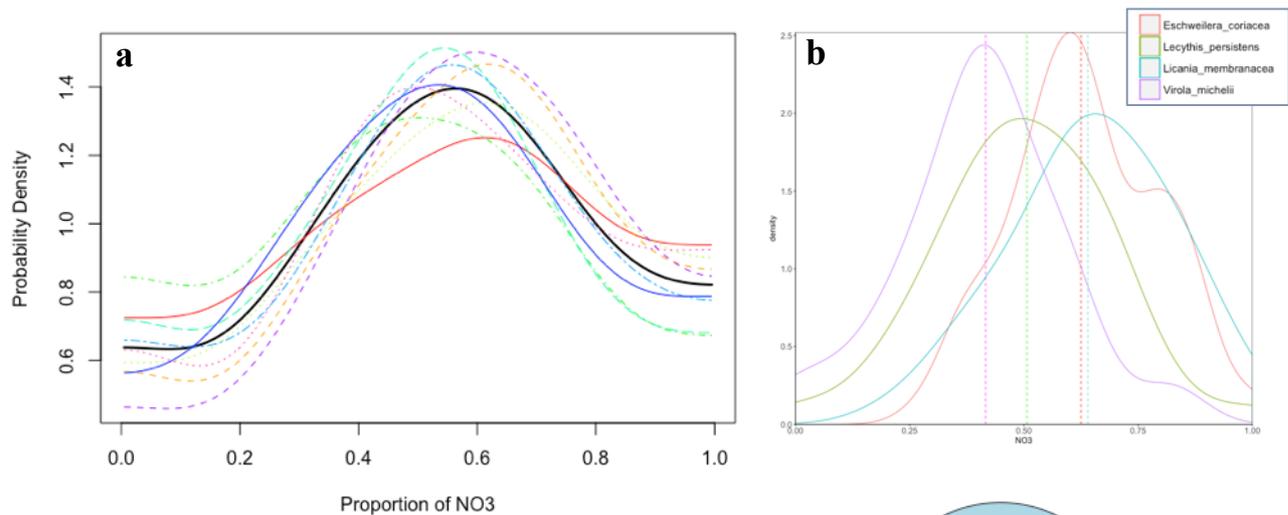


**Figure 12** : à gauche : abondance naturelle des feuilles en  $^{15}\text{N}$  ( $\delta^{15}\text{N}$  ‰, means  $\pm$  SE) de *Dicorynia guianensis* (points noirs) et *Eperua falcata* (carrés blancs) dans les parcelles de forêts développées sur 2 domaines géomorphologiques différents en Guyane Française. Six parcelles de 1 ha : domaine volcano-sédimentaire (CP1, CP6, CP7) contenant 0.83% N et domaine schiste (CP2, CP3, CP4) contenant 0.51% N. à droite : schéma conceptuel détaillant les stratégies d'utilisation de l'azote de *D. guianensis* et *E. falcata* en relation avec le cycle de l'azote dans une forêt tropicale humide. \* from Bereau and Garbaye (1994)

Pour chaque individu, la proportion du contenu foliaire en azote provenant de l'ammonium et celle provenant du nitrate a été calculée, en utilisant les signatures isotopiques des feuilles et du nitrate et de l'ammonium du sol (Roggy et al. 1999 et Roggy et al. soumis pour le détail de la méthode de calcul). Les hypothèses étaient : i) dans les communautés d'arbres, les espèces coexistent en partitionnant les sources d'azote dans des niches relativement spécialisées, ii) des modifications graduelles de l'environnement induisent des modifications dans la composition en espèces des communautés, principalement du fait de remplacement au sein d'un type fonctionnel. Les résultats montrent que la majorité des individus et des espèces sont capables d'utiliser les 2 sources d'azote du sol : en moyenne, 54% de l'azote dans les arbres provient du nitrate et 46% de l'ammonium (Figure 14a), confirmant la grande flexibilité des espèces concernant leur nutrition azotée (Houlton & Sigman 2007, Russo et al 2013). Cette flexibilité permet aux individus d'absorber la forme d'azote la plus abondante dans leur rhizosphère (Mayor et al. 2014).



**Figure 13** : Carte positionnant les parcelles échantillonnées en Guyane ainsi que le gradient de pluviométrie (représenté par les isoclines bleues) entre l'Est et l'Ouest ainsi que les différents substrats pédologiques

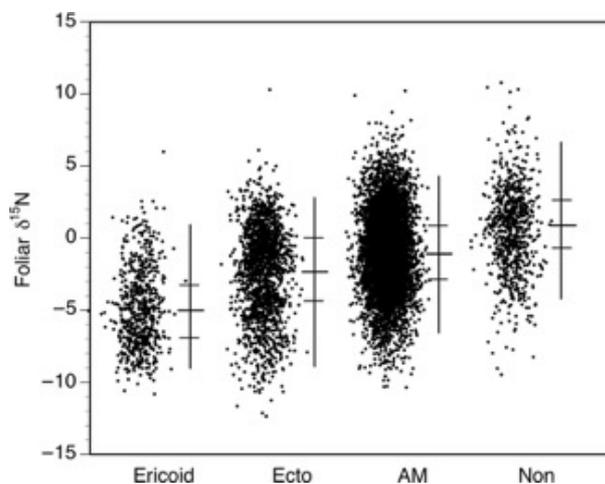


**Figure 14:** a) Proportion de Nitrate (NO<sub>3</sub>) utilisée par les arbres au sein de chaque parcelle ainsi que de l'assemblage total (courbe noire) estimée à partir des  $\delta^{15}\text{N}$  foliaires. La proportion d'ammonium est 1-[nitrate]; b) Source d'azote utilisée par les 4 espèces les plus abondantes, c) Proportion d'espèces utilisatrices d'ammonium (15), de nitrate (14) et des deux sources (410) sur l'ensemble du jeu de données. Utilisateur d'ammonium = 0-20%, util. de nitrate = 80-100%, util. mixte = 20-80%

Nos résultats contredisent en partie la théorie proposée par Aïdar (2003) ou Ribeiro et al (2013) qui suggèrent que la complémentarité des ressources se manifeste par des espèces absorbant préférentiellement de l'ammonium et d'autres du nitrate, permettant ainsi leur coexistence en diminuant la compétition pour cet élément. Dans les forêts que nous avons étudiées, seule une minorité des espèces s'avère utilisatrice préférentielle de nitrate ou d'ammonium, et on observe des différences marquées entre les espèces (Figure 14 b). Si l'on définit la niche pour la nutrition azotée non plus comme le fait, pour une espèce, d'absorber du nitrate ou de l'ammonium, mais comme la proportion de nitrate (et donc d'ammonium) qu'une espèce est capable d'absorber, alors nos résultats indiquent que toutes les niches sont remplies au sein des communautés. L'assemblage fonctionnel similaire – c'est-à-dire la distribution des proportions de nitrate et d'ammonium absorbés par les arbres (Figure 14a) – est maintenu le long des gradients environnementaux par un remplacement élevé des espèces entre les communautés. De plus, nous avons constaté une absence de relation entre le taux de croissance des arbres (Relative Growth Rate, qui renseigne sur le statut écologique des espèces) et la proportion de nitrate utilisée, ce qui indique aussi que le statut des espèces dans la succession n'est pas lié à la forme d'azote absorbée. Ce type d'approche avait jusqu'à présent été utilisée au niveau d'espèces modèles. Dans cette étude, de manière originale, nous l'utilisons afin d'interpréter les patrons de  $\delta^{15}\text{N}$  foliaires à l'échelle de la communauté, affinant ainsi la compréhension des stratégies nutritionnelles azotées dans des communautés d'arbres de forêts tropicales humides.

Certains outliers extrêmes ont été occasionnellement détectés (e.g. *Capparis maroniensis* [Brassicaceae], *Neea floribunda* [Nyctaginaceae]), et donc exclus parce que ces individus pourraient appartenir à des espèces ectomycorhiziennes. En effet, bien que peu fréquente dans ces écosystèmes néotropicaux, la symbiose ectomycorhizienne est présente sur des espèces de la famille des Polygonaceae ou des Nyctaginaceae (Béreau et al., 1997) mais aussi sur un certain nombre d'autres espèces (Roy et al., 2016 ; 2017 et observations personnelles). Les grandes variations des signatures isotopiques de l'azote observées dans les feuilles des espèces d'arbre non-fixatrices peuvent aussi s'expliquer par la présence de symbiose mycorhizienne (Hogberg

1997). Cette symbiose favorise l'accès des plantes à des formes d'azote peu disponibles, qui peuvent être appauvries (*e.g.* dans les litières) ou enrichies (*e.g.* horizons minéraux) en azote, comparées aux formes assimilables par des plantes non mycorhiziennes (Hobbie and Högberg, 2012). Les hyphes mycorhiziens ont un diamètre inférieur à celui des racines fines, leur permettant d'explorer plus efficacement le sol pour les nutriments et de nombreuses espèces forment des rhizomorphes (hyphes agrégés) pour accéder à des ressources à plus longues distances (Peay et al., 2011). Par ailleurs, certains champignons ectomycorhiziens sont capables de produire des enzymes de dégradation afin d'accéder à des formes d'azote organique (Read and Moreno, 2003), utilisant les molécules carbonées provenant de leur hôte afin de dégrader des molécules organiques récalcitrantes et complexes et libérant ainsi de l'azote (Lindahl and Tunlid, 2014a). Quelques rares études expérimentales ont analysé l'influence des champignons mycorhiziens sur le  $\delta^{15}\text{N}$  des plantes. Dans leur synthèse, Hobbie & Högberg (2012) proposent que la variabilité des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  observée à l'échelle de l'écosystème est le résultat des interactions entre plantes, champignons mycorhiziens et le sol. A une échelle large, le type d'association mycorhizienne explique environ le tiers de la variation des  $\delta^{15}\text{N}$  foliaires (Craine et al., 2009, Figure 15).



**Figure 15** : Distribution des  $\delta^{15}\text{N}$  foliaires (‰) entre les différents types d'association mycorhizienne des arbres, d'après Craine et al, 2009

Ces considérations amènent à revisiter l'ensemble de ces résultats, en particulier au vu des dernières observations de terrain : des fructifications fongiques de genres supposés ectomycorhiziens ont été récoltées sur l'ensemble du territoire guyanais et dans plusieurs habitats différents (voir chapitre ci-dessous). Cela implique que l'association ectomycorhizienne est plus présente qu'attendue dans les forêts guyanaises et dans différents habitats même si elle reste peu fréquente. En particulier, on suppose qu'elle pourrait être plus fréquente dans des habitats aux sols très oligotrophes et très drainants tels que des forêts sur sables blancs, des forêts sur inselbergs ou sur cuirasse granitique démantelée. On sait aussi que la majorité des arbres en Guyane présente une symbiose endomycorhizienne à arbuscules (Béreau and Garbaye, 1994). Le poids relatif des deux types de symbioses dans la nutrition des arbres reste mal évalué dans un environnement marqué par une forte saisonnalité ainsi qu'une hétérogénéité de l'habitat à l'échelle locale et régionale. Le type de mycorhization pourrait constituer un moyen supplémentaire pour les espèces végétales de réduire la compétition pour l'acquisition de l'azote. Les différentes formes d'azote absorbées entre les individus mais aussi entre les espèces que nous observons pourraient donc aussi refléter des différences fonctionnelles des symbiotes racinaires (Andersen et al., 2017 ; Read and Moreno, 2003). Les champignons endomycorhizien à arbuscule (AM) absorbent principalement des nutriments sous forme minérale (Read and Moreno, 2003) alors que les ectomycorhiziens (EM) sont capables de les absorber aussi sous forme organique (Lindahl and Tunlid, 2014b). Le réseau fongique EM favorise la survie des plantules dans des conditions limitantes et l'accès à la canopée (van der Heijden and Horton, 2009) ; de plus la barrière physique créée par le manteau de Hartig généré autour des racines est une protection supplémentaire contre

les pathogènes (Laliberté et al., 2014). De ce fait, les plantes EM développent des rétroactions positives alors que, chez les plantes AM, elles sont négatives ou neutres (Bennett et al., 2017; Teste et al., 2017). Pour mieux identifier les compromis fonctionnels entre les espèces et l'impact du mutualisme sur leur coexistence, Peay (2016) définit la niche mutualiste qui inclut non seulement les propriétés abiotiques de l'environnement (Hutchinson, 1957) et la compétition et la prédation entre espèces (Pulliam, 2000) mais aussi les interactions mutualistes. Dans ce contexte, Gerz et al. (2017) ont récemment montré non seulement que la symbiose mycorhizienne induit une différenciation de niche mais aussi que l'expansion de la niche réalisée des plantes dépend de leur capacité à croître avec ou sans champignons symbiotiques. Le mécanisme proposé pourrait être une dynamique énergétique cout-bénéfice mise en place par les plantes pour maintenir des champignons mycorhiziens dans leurs racines. Cette étude a été réalisée sur l'ensemble de la flore répertoriée aux Pays-Bas, c'est-à-dire à la fois des formes végétales multiples et en milieu tempéré. Il reste que cette approche pourrait être un moyen original d'analyser les différentes stratégies nutritionnelles pour expliquer la coexistence d'espèces présentes dans un milieu hyperdiverse tropical.

## 2. Modèle microbien et assemblages des communautés

L'Écologie des Communautés analyse les mécanismes qui régissent les assemblages de communautés dans l'espace et le temps. Robert H MacArthur a, le premier, donné une définition formalisée de l'Écologie des Communautés – « *any set of organisms currently living near each other and about which it is interesting to talk* »<sup>7</sup> - et ainsi permis de passer d'une science plutôt descriptive à des études plus mécanistiques. De Darwin - qui reconnaît l'importance des interactions biotiques<sup>8</sup> - à Hubbell qui énonce la Théorie Neutre de la Biodiversité<sup>9</sup>, les plus grandes théories ont été énoncées à partir d'observations et de données recueillies chez les Plantes et/ou les Animaux. Ce n'est que très récemment que l'Écologie Microbienne s'empare du sujet et que certains auteurs soulignent le fait que, malgré leur rôle crucial et leur biodiversité énorme, très peu d'études documentent les patrons de biodiversité spatiaux et temporels des communautés de microorganismes. Ainsi, Green & Bohannan (2006), en synthétisant les données disponibles à l'époque, concluent que certains patrons spatiaux de biodiversité – les relations distance-decay, aires-espèces et le ratio richesse locale:globale – semblent s'appliquer aussi aux communautés de microorganismes (en l'espèce il s'agissait des Bactéries, Archées et micro-Eucaryotes libres) et pourraient être universels. Toujours en 2006, Martiny et al. revisitent les études de biogéographie des microorganismes en faisant l'hypothèse que les règles régissant la biogéographie chez les microorganismes seraient similaires à celles des macroorganismes mais concluent que certaines de ces règles pourraient s'avérer spécifiques aux microorganismes. Par ailleurs, ces auteurs proposent un cadre conceptuel afin de décorréler les facteurs historiques et contemporains influant les patrons de biodiversité. Depuis, l'arrivée des approches moléculaires de séquençage massif, l'explosion de la quantité de données rendues publiques *via* les bases de données ainsi que des capacités de calcul ont révolutionné l'Écologie Microbienne et donc la manière dont il est possible dorénavant d'aborder ces questions. Face à cette nouvelle ère, il était devenu nécessaire de développer un cadre conceptuel définissant les règles d'assemblages des communautés microbiennes dans le contexte des théories de macroécologie, tout en reconnaissant les particularités des microorganismes. Nemergut et al. (2013) proposent de s'appuyer sur les concepts développés par Vellend (2010), en particulier parce qu'il reconnaît le rôle central de la diversification mais aussi qu'il tient compte de processus neutres et du concept de niche pour structurer les communautés. Ainsi, Vellend (2010), propose quatre processus majeurs pour expliquer les assemblages de communautés : la sélection (*a deterministic fitness difference*

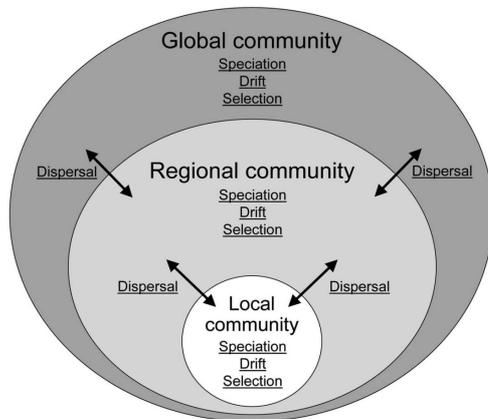
---

<sup>7</sup> The Theory of Island Biogeography, MacArthur RH and Wilson EO, 1967, Princeton University Press, Princeton, NJ

<sup>8</sup> On the Origin of Species, Darwin 1859

<sup>9</sup> The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography, Hubbell SP, 2003, Princeton University Press, Princeton, NJ

between individuals of different species'), la dérive ('random changes in species relative abundances'), la spéciation ('the creation of new species'), et la dispersion ('the movement of organisms across space'). Postulant que le plus grand défi de l'Écologie des Communautés est bien de faire le lien entre processus et patrons, il propose une théorie conceptuelle générale de la discipline (Figure 16).



**Figure 16** : Théorie générale d'Écologie des Communautés proposée par Vellend (2010) : « Species are added to communities *via* speciation and dispersal, and the relative abundances of these species are then shaped by drift and selection, as well as ongoing dispersal, to drive community dynamics. The precise way in which these processes interact to determine community dynamics varies tremendously from case to case, just as the processes that determine evolutionary change interact in ways that vary tremendously in each case. »

Au-delà d'une simple question de terminologie ou de chemins historiques différents suivis par l'Écologie et l'Écologie Microbienne, un certain nombre de caractères propres aux microorganismes fait qu'il est difficile de simplement leur transposer les grandes règles d'assemblages édictées pour des communautés d'organismes supérieurs. Ces différences peuvent amener à moduler l'influence de certains processus sur les communautés. Tout d'abord, leur petite taille facilite leur dispersion passive par le vent ou l'air. Darcy et al. (2011) et Finlay (2002) observent une distribution globale de bactéries du genre *Polaromonas* et de Diatomées qu'ils attribuent à la taille des organismes considérés. En 2011, Wilkinson et al. utilisent un modèle de circulation d'air atmosphérique et montrent que les microbes aériens les plus petits (< 20  $\mu\text{m}$ ) sont plus susceptibles d'être dispersés à grande échelle. De plus, pour un certain nombre de microorganismes, la dormance est un trait de résistance qui pourrait participer au maintien de la diversité microbienne. La dormance est une réponse à un stress environnemental et correspond à un état réversible d'activité métabolique réduite. Elle permet la coexistence d'espèces fonctionnellement redondantes et génère des banques de spores, permettant ainsi aux communautés microbiennes de répondre aux changements environnementaux *via* des recrutements rapides (Lennon & Jones, 2011). On estime à moins de 10% la part active d'une communauté microbienne, ce qui laisse un réservoir potentiel de diversité énorme. Par ailleurs, les microbes peuvent révéler une plasticité phénotypique très variée qui, couplée à des temps de génération très courts, autorise des réponses des communautés aux modifications environnementales à des échelles de temps impossibles pour les organismes plus grands. Finalement, le cadre conceptuel de Vellend offre le moyen d'apporter des perspectives plus mécanistes aux observations pléthoriques de patrons qui suggèrent des mécanismes variés structurant communautés dans le temps et l'espace. Ainsi, Powell et al. (2015) observent des différences claires de règles d'assemblages de communautés entre bactéries et champignons dans différents horizons de sol à l'échelle de l'Ecosse. En ciblant des groupes microbiens taxonomiquement et écologiquement divergents, ils démontrent des contributions variables de processus déterministes et stochastiques sur les assemblages de communautés. En particulier, ils expliquent la biogéographie des bactéries par le turnover de l'habitat alors que les communautés fongiques semblent beaucoup plus influencées par les limites de dispersion, malgré des différences de tailles de propagules (0.2-20  $\mu\text{m}$  chez les Bactéries, 5-50  $\mu\text{m}$  chez les Champignons) ou de capacité de résilience en réponse aux stress. Les caractéristiques écologiques propres à certains groupes de microorganismes peuvent conduire à des structurations fortes des communautés le long de gradients environnementaux à petite échelle (Peay et al., 2017) ou large échelle (Tedersoo et

al., 2014a). Les différentes stratégies écologiques ou encore les histoires évolutives des groupes de microorganismes doivent donc impérativement être prises en compte lors de généralisation de théories et concepts régulant l'assemblage des communautés.

### *i) Fungi of French Guiana : des spécimens et des séquences*

Après avoir exploré les aspects fonctionnels des communautés microbiennes, je me suis intéressée aux communautés de Champignons dans les sols et les litières de la forêt tropicale ainsi qu'à leurs interactions (*sensus lato*) avec les communautés d'arbres.

Sur le Plateau des Guyanes, les collections historiques de spécimens fongiques restent relativement rares. Elles débutèrent à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle avec la collecte de Leprieur autour de Cayenne et décrite ensuite par JPF Camille Montagne. Les 400 spécimens, toujours hébergés au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, sont notamment des Ascomycètes ainsi que des Hyménomycètes, dont les espèces emblématiques *Cantharellus guyanensis* Mont. et *Scleroderma sinnamariense* Mont. Côté brésilien, sur le Rio Negro, c'est Miles Joseph Berkeley qui rassemble les premières collections à la même période<sup>10</sup>. Plus tard, entre 1988 et 2005, Régis Courtecuisse (Univ. de Lille) a collecté et décrit plus de 700 spécimens et estime à plus de 50000 le nombre d'espèces potentielles en Guyane. Dans la région, existent aussi la collection de Pegler et Fiard aux Antilles (Pegler, 1983) qui consiste en plus de 400 espèces d'Hyménomycètes ; la collection de Henkel et al. au Guyana ([tropicalfungi.org](http://tropicalfungi.org)), à ce jour plus de 180 espèces majoritairement ectomycorhiziennes provenant des forêts monodominantes à *Dicymbe*, *Aldina* et *Pakaraimaea* (Henkel et al., 2012; 2002; Moyersoen, 2012). ; ou encore la collection de Singer près de Rio Négro en Amazonie (Singer, 1988; Singer and Aguiar, 1986) dans des forêts de sables blancs et dans le reste du Brésil (Baltazar et al., 2010; Sa and Wartchow, 2013; Sulzbacher et al., 2017; Trierveiler-Pereira and Baseia, 2009) ; mais aussi des collections plus sporadiques en Colombie et au Venezuela (Vasco-Palacios and Franco-Molano, 2013). Il reste donc un énorme travail de collecte, description et identification de la Fonge Guyanaise et du Plateau des Guyanes, et plus généralement en Amérique du Sud.

La compréhension des mécanismes d'assemblages des communautés de champignons dans un milieu tropical telle que je l'envisage passe par une première étape nécessaire et de longue haleine : la mise en place d'inventaires structurés permettant la documentation et la description des espèces de Champignons présentes dans différents types de milieux. Cela passe par l'établissement d'un lien efficace entre les espèces décrites et référencées dans Mycobank, Index Fungorum ou GBIF et les séquences déposées et accumulées dans les bases de données du type GenBank ou Unite. Cela nécessite le développement d'une méthodologie simple à implémenter qui permette de récolter des données de manière fiable et reproductible mais surtout la mise en place d'un réseau de collaboration avec des responsables de collections de Musées ainsi que des mycologues.

---

<sup>10</sup> Berkeley M.J. 1856. Decades of fungi. Decades LXI – LXII Rio Negro fungi. Hooker's Journal of Botany and Kew Garden Miscellany 8, 272-280  
Et

Berkeley M.J. & Cooke, M.C. 1876. The Fungi of Brazil, including those collected by J.W.H Trail, Esq., M.A., in 1874. Botanical Journal of the Linnean Society, vol 15, Issue 86, 363-398



**Figure 17** : Pages extraites de Montagne, Jean François Camille. “Cryptogamia Guyanensis Seu Plantarum Cellularium in Guyana Gallica Annis 1835-1849 a Cl. Leprieur Collectarum Enumeration Universalis.” *Annales Des Sciences Naturelles, Botanique* 3 (1855): 91–144.

<https://issuu.com/scduag/docs/gad11053>

Pour ce qui concerne les Champignons de Guyane, je me suis attachée à mettre en place des collaborations avec des mycologues taxonomistes afin de mener des inventaires à travers le territoire. La démarche a été de développer un protocole d’inventaire des fructifications fongiques – majoritairement Basidiomycètes et Ascomycètes – qui soit facile à mettre en œuvre, reproductible et qui permette d’obtenir à la fois des spécimens, leurs descriptions morphologiques, leurs ADN, ainsi que les métadonnées associées aux sites investigués. Succinctement, ce protocole s’appuie sur des parcelles botaniques d’inventaires classiques (c’est-à-dire généralement 1 hectare) dans lesquelles nous collectons dans 3 sous-parcelles de 40 m<sup>2</sup> toutes les fructifications rencontrées pendant un temps imparti afin de contrôler l’effort de collecte. Pour chaque collecte, les spécimens sont décrits sur le terrain en se basant sur la littérature (Pegler, 1983) ainsi que sur l’expertise de collègues présents. Après photographie *in situ*, un ensemble de données sont notées (hauteur, largeur du chapeau, présence de rhizomorphes, type de substrat, type de sol, topographie, géolocalisation de la parcelle), un sous-échantillon est prélevé pour analyse moléculaire, puis le spécimen est conservé sec. Avec l’expérience et l’accumulation des missions de terrain, nous avons mis au point un « labo de campagne » relativement simple à mobiliser permettant de réaliser les mesures et de conserver correctement les échantillons. Nous avons aussi développé une méthode informatique de prise de mesures et de caractéristiques morphologiques à l’aide de l’application Cybertracker ([www.cybertacker.org](http://www.cybertacker.org)) qui permet de limiter les erreurs de saisies et les pertes de données. Ce protocole a été appliqué lors de plusieurs missions d’inventaires sur l’ensemble de la Guyane et dans différents types de milieux<sup>11</sup>, et en collaboration avec Mélanie Roy<sup>12</sup>. Ainsi, en 2012, les Stations des Nouragues, de Paracou, la piste de Saint-Elie et Laussat (réseau Guyafor, [www.ecofog.gf](http://www.ecofog.gf)) ont été investiguées par une équipe de 12 mycologues et ont permis la collecte de plus de 900 spécimens, dont 110 genres différents. Par la suite, entre 2012 et 2016, d’autres missions ont permis d’accumuler des spécimens et des données dans plusieurs dizaines de sites sur la crique Limonade<sup>7</sup>, sur la Montagne de Kaw<sup>7</sup>, dans la réserve de la Trinité<sup>13</sup>, au mont Itoupé<sup>7</sup>, dans la zone du Centre Spatial Guyanais<sup>7</sup>, dans la réserve de l’Amana<sup>7</sup> et dans le massif du Mitaraka au sein des Monts Tumuc Humac<sup>14</sup> (Figure 18).

<sup>11</sup> projets Labex CEBA annuel FUNGUY (A short overview of Fungi diversity in French Guiana) 2013 et stratégique DIADEMA (Dissecting Amazonian Diversity by Enhancing a Multiple taxonomic-groups Approach) 2013-2015

<sup>12</sup> Laboratoire Evolution et Diversité Biologique – UMR 5174 – Toulouse

<sup>13</sup> Projet DIADEMA (Labex CEBA)

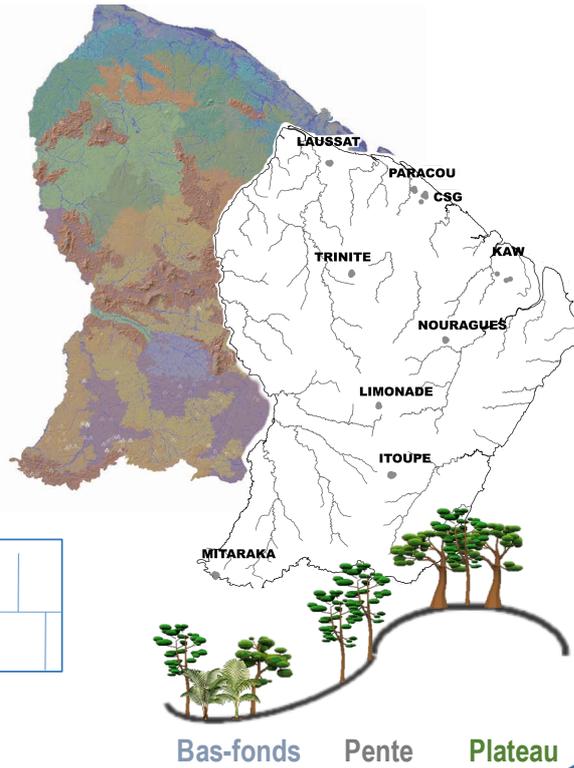
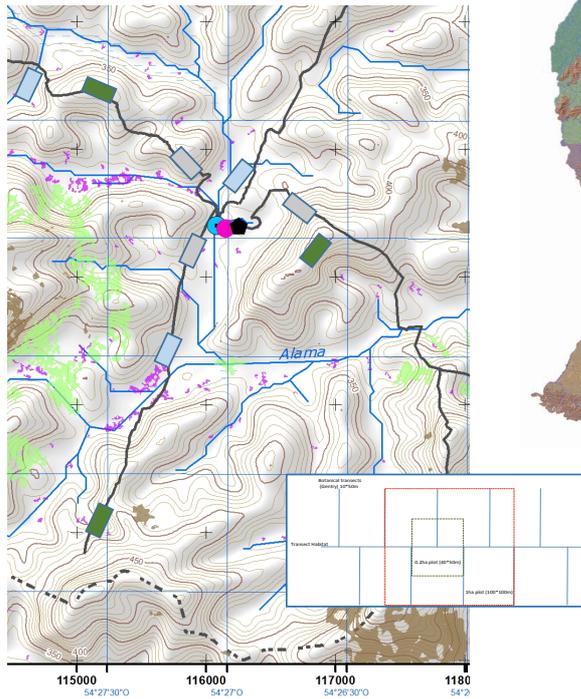
<sup>14</sup> Projet DIADEMA (Labex CEBA) et mission La Planète Revisitée en Guyane ([www.laplaneterevisitee.org](http://www.laplaneterevisitee.org))

L'identification morphologique et taxinomique de l'ensemble des spécimens est réalisée sur le terrain et complétée par une identification moléculaire (ADN ribosomiaux ITS et 28S) par confrontation des séquences aux bases de données. Les spécimens sont d'abord conservés au laboratoire puis intègrent les différents Herbiers avec lesquels nous collaborons (PC, CAY, LIP, MUCL). Les identifications sont confirmées ultérieurement à travers le réseau de taxonomistes avec lequel nous collaborons maintenant régulièrement : Régis Courtecuisse, Stéphane Welti et Pierre-Arthur Moreau (Université de Lille), Cony Decock (Université Catholique de Louvain, Belgique), Christian Lechat ([www.ascofrance.fr](http://www.ascofrance.fr)), Jacques Fournier, Gerald Grünh (ONF, Mende), Terry Henkel (Humbolt State University, California, USA), Bart Buyck (Département de Systématique et d' Evolution, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris), Annemieke Verbeken (Département de Biologie, Université de Gent, Belgique), Felipe Wartchow (Department of Systematics and Ecology, Universidade Federal da Paraíba, Joao Pessoa, Brazil), Marie Alice Neves (Laboratorio de Micologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianopolis, Brésil), Aida Vasco-Palacios (University of Antioquia, Medellin, Colombie).

Les données d'identification, géographiques, environnementales, ainsi que les séquences générées, sont rassemblées dans la base de données FUNGUY hébergée à EcoFoG et maintenant intégrée au GBIF (doi : 10.15468/ymvlrp, Jaouen et al submitted). Aujourd'hui, FUNGUY héberge les données de plus de 5219 spécimens (97 familles et 361 genres, 90% étant des Basidiomycètes). Ce travail de fourmis, fruit de collaborations intenses, de longues missions de terrain, sans compter le temps dédié à la gestion des spécimens et à la production des séquences au laboratoire, peut sembler ingrat. Pourtant, les données accumulées permettent maintenant de compléter la liste de espèces de Champignons de Guyane (*via* le référentiel taxonomique TAXREF de l'INPN, <https://inpn.mnhn.fr>) et de mieux connaître la distribution géographique de certaines espèces emblématiques telles que la Chanterelle de Guyane (Figure 19, Henkel et al., 2014) ou encore *Scleroderma duckei* sp.nov.(Baseia et al., 2016) ; et bien entendu la découverte de nouvelles espèces telles que *Hypochnicium microsporium* (Grühn et al., 2014) ou *Resinicium grandisporum* sp.nov. (Grühn et al, 2017). Cela confirme, s'il en était besoin, la nécessité de continuer ces collectes et de favoriser les projets permettant une collaboration entre écologistes et taxonomiste (Truong et al., 2017).

A l'échelle de la Guyane, il devient alors possible de mieux comprendre la distribution des espèces dans les types forestiers. Nous avons systématiquement ciblé des forêts de 'terra-firme' (plateaux sur sol plutôt argileux), des forêts de bas-fonds (bas de pente ou zones de flat sur sols inondés périodiquement) et des forêts de sables blancs (plateaux sur sables blancs et/ou sur cuirasse granitique démantelée, *sensus* Baraloto et al., 2011). Avec 28% seulement des spécimens identifiés à l'espèce mais 85% au niveau du genre, il apparaît que les zones de forêts de plateaux sur sols argileux sont les plus riches avec de grosses variations entre sites, certaines familles étant beaucoup plus abondantes que d'autres (Figure 20). Les Agaricales, Polyporales et Russulales représentent les 3 Ordres majoritaires avec 60%, 19% et 3% respectivement. Au sein des Agaricales, la famille des Marasmiaceae représente plus de 37% des collectes avec des genres bien représentés tels que *Marasmius* et *Marasmiellus* ou *Tetrapyrgos*, genres saprotrophes communs des forêts tropicales. Les membres de la famille des Tricholomataceae représentent 24% des spécimens, avec majoritairement des genres tels que *Mycena*, *Collybia* ou encore *Gerronema*. Chez les Agaricaceae, les genres les plus rencontrés sont *Lepiota*, *Leucoprinus* et *Leucoagaricus*. Plus rares, les genres ectomycorhiziens se rencontrent dans la majorité des sites visités, avec *Amanita*, *Russula*, *Cantharellus* ou *Cortinarius* (Schimann et al, submitted).

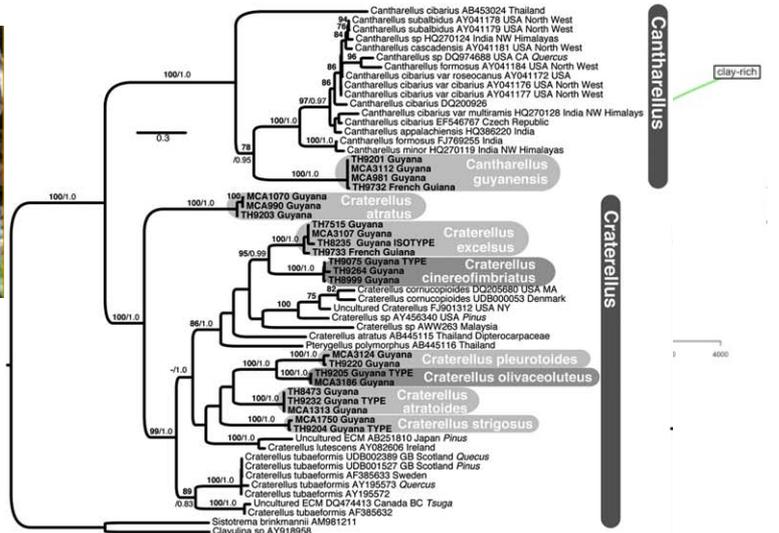
Nous avons examiné les données acquises pour des genres ectomycorhiziens dans un contexte amazonien en les comparant aux spécimens des Herbiers brésiliens. En effet, au fil des missions de terrain, nous avons constaté avec étonnement la collecte quasi systématique de spécimens associés à des genres connus pour être ectomycorhiziens.

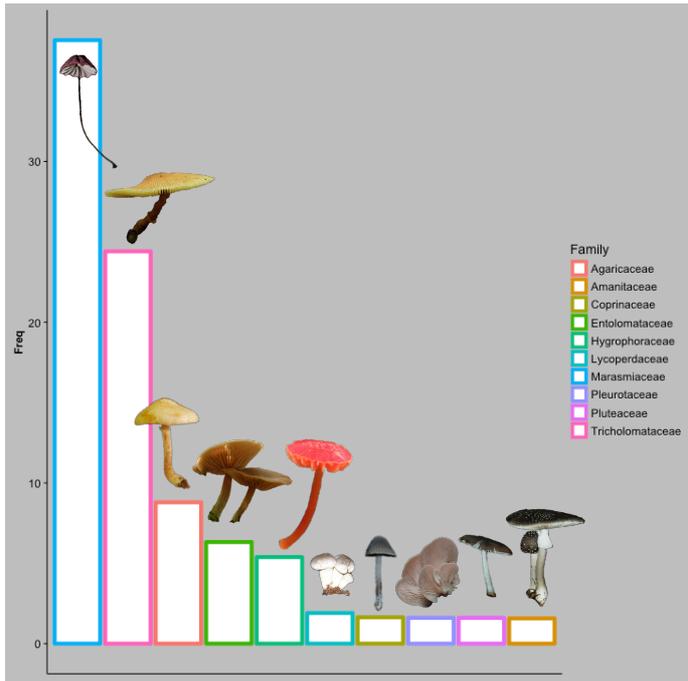


**Figure 18 :** Principales missions d'inventaires menées dans le cadre de Diadema. a) Échantillonnage stratifié le long de layons Habitats mis en place par l'ONCFS pour les suivis de populations d'animaux, avec catégorisation des parcelles selon leur topographie (bas-fond, plateau ou pente). b) Principaux sites investigués en Guyane. c) Exemples de mission et principaux partenaires.



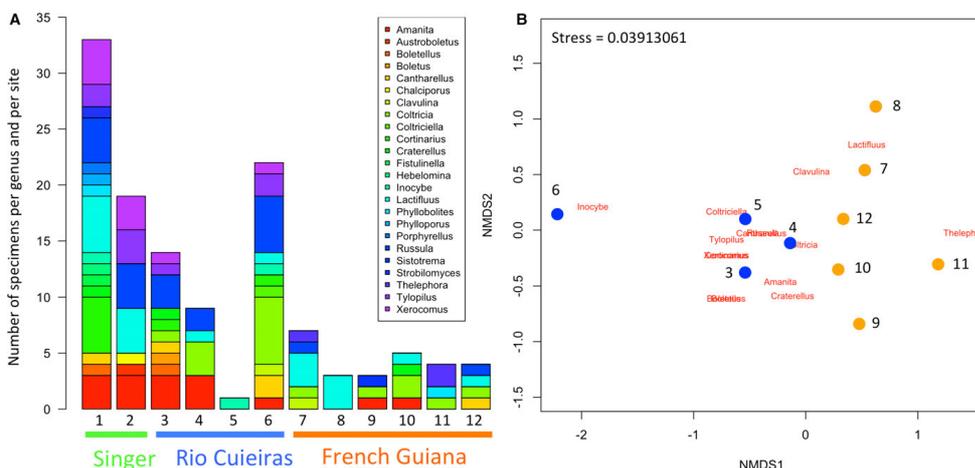
**Figure 19:** Phylogénie de l'ITS obtenue à partir d'une analyse RAXML de *Cantharellus* et *Craterellus* et montrant la séparation claire entre les deux genres au sein des Cantharellaceae





**Figure 20:** a) Proportions des principales familles d'Agaricales collectées en Guyane ; b) Effort d'échantillonnage pour les 9 sites principaux de collecte ; c) Courbes d'accumulation des spécimens par type de sol, tous sites confondus

En Guyane, les différences locales d'habitats sont principalement sous l'influence des types de sols et de la topographie ; la plupart étant des sols de type « terra-firme » avec une répartition fragmentaire de sables blancs et autres sols oligotrophes. Ces zones oligotrophes, de même que les inselbergs ou les collines à cuirasses démantelées se caractérisent par une flore relativement similaire, et notamment des espèces végétales connues pour être des hôtes ectomycorhiziens telles que des Nyctaginaceae ou des Myrtaceae. Cela semble suggérer que ces habitats seraient plus favorables aux champignons ectomycorhiziens. La littérature décrivait jusqu'alors une diversité ectomycorhizienne unimodale et centrée sur les zones tempérées (Tedersoo et al., 2012; Tedersoo and Nara, 2010) et une présence de cette symbiose plutôt rare sous les Néotropiques, ou seulement détectée dans quelques habitats, avec l'exception notable des forêts de sables blancs du Rio Negro vers Manaus au Brésil (Singer, 1988; Singer & Aguiar, 1986) ou encore des forêts monodominantes à *Dicymbe* du Guyana (Henkel et al., 2002; Smith et al., 2011; 2013). En nous basant sur les données d'herbier intégrées au Virtual Herbarium of Plants and Fungi du Brésil (<http://www.splink.org.br/>) et les données de FUNGUY en Guyane, nous avons mis en évidence une grande diversité et hétérogénéité des communautés ectomycorhiziennes dans les forêts de sables blancs ainsi qu'une distribution très large des genres ectomycorhiziens à travers tout le Brésil, quel que soit le type de sol.



**Figure 21 :** a) Morphotypes par genre et par plot collectés par Singer et al (1979, 1986), sur le Rio Cuieiras et en Guyane ; b) Ordination des plots du Rio Cuieiras (bleu) et de la Guyane (orange) sur la bases des inventaires

Malgré les limites de l'exercice, les données d'herbiers dessinent un premier schéma de la distribution des espèces à l'échelle amazonienne et corroborent les observations déjà publiées d'une symbiose ectomycorhizienne plutôt rare en Amazonie, avec des richesses très basses comparées à celles trouvées dans les Paléotropiques ou au Guyana. Cependant, nous avons montré clairement que les espèces de champignons ectomycorhiziens persistent aussi dans les forêts hyperdiverses de l'Amazonie, probablement associées à un certain nombre d'espèces d'arbres présentes dans ces forêts de terra-firme mais aussi de sables blancs (Figure 21, Roy et al., 2016).

Les collaborations mises en œuvre depuis quelques années se concrétisent *via* la formalisation de réseaux d'échanges et de travail, telle que l'initiative née à l'issue de la session "*To the roots of trees: growing awareness of ectomycorrhizal symbioses in the neotropics*" tenue pendant un Congrès de Mycologie<sup>15</sup> (Roy et al., 2017) et qui rassemble des écologues et des mycologues travaillant sur les espèces de champignons ectomycorhiziens sous les Néotropiques, ou encore le "South American Mycorrhizal Research Network" (Bueno et al., 2017). Ces échanges confirment que l'étude des Ectomycorhizes en Amérique du Sud est en plein boom, avec des taxonomistes décrivant des espèces, voire des genres nouveaux dans des systèmes tels que les forêts de sables blancs, les forêts côtières brésiliennes de la Mata Atlantica, dans les *restinga* (habitats arides séparant la Mata Atlantica de l'Amazonie) ou les dunes de sables. Ces études montrent une occurrence de clades ectomycorhiziens dans de nombreux sites et habitats disséminés dans les forêts basses néotropicales (Roy et al., 2016 pour une synthèse sur le Brésil, Sulzbacher et al., 2017 pour une revue sur les champignons hypogés dans les Néotropiques, ainsi que de récentes additions telles que Baseia et al., 2016; Grupe et al., 2017; Vasco-Palacios, 2016 en Colombie et au Brésil).

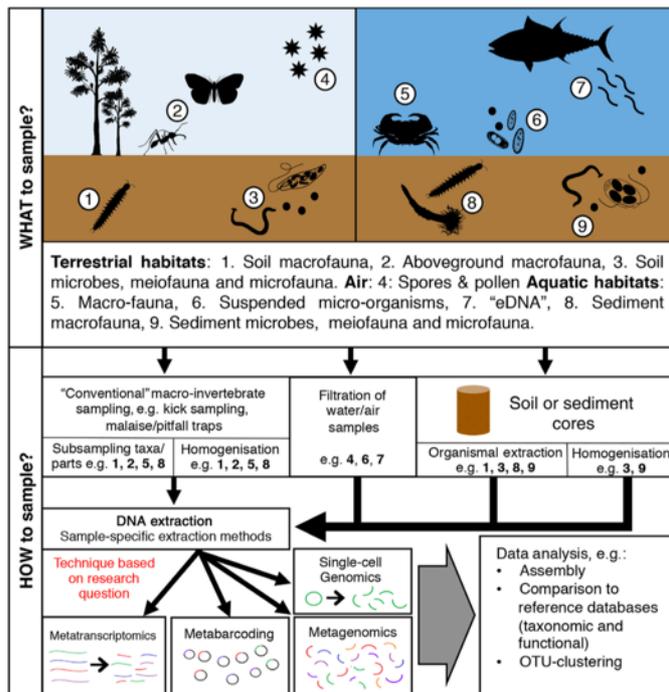
De manière parallèle, le barcoding de racines ectomycorhiziennes ou encore le métabarcoding du sol contribuent à décrire la distribution des espèces ectomycorhiziennes, mais dépendent de manière cruciale des séquences de référence renseignées dans les bases de données publiques, dans lesquelles les séquences provenant de spécimens néotropicaux restent encore trop peu nombreuses. Pourtant, les spécimens conservés en Herbiers, et pour lesquels nous avons une identification robuste, constituent une source de données énorme qui permettrait de compléter les bases de données de référence pour les Néotropiques (Geml et al., 2014; Vasco-Palacios, 2016). Le jeu de données réuni pour la Guyane, et qui continue à être alimenté, contribue de manière significative à décrire les Champignons du Plateau des Guyanes.

## **ii) Quantifier la diversité des espèces et des communautés**

Le rôle des champignons dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers n'est plus à démontrer. Pourtant, l'étude de l'écologie de ces organismes a longtemps souffert de leurs caractéristiques propres : ils existent dans les écosystèmes sous forme de mycélium (réseau agrégé d'hyphes ou filaments microscopiques de 1 à 5 microns), de spores (premier moyen de dispersion, elles peuvent être asexuées, sexuées, haploïdes, diploïdes, avec une variété de formes et de tailles, dormantes ou pas, dispersées en abondance) ou de fructifications (structures macroscopiques d'hyphes, plutôt éphémères, produisant les spores mais uniquement produites par un minorité d'espèces). Historiquement, la taxonomie des champignons a commencé par l'étude et la description des fructifications, les champignons « vrais » communément ramassés et consommés en Europe ou ailleurs dans le monde, pour lesquels des caractères morphologiques et microscopiques ont été décrits. Cependant, ces structures reproductrices ne représentent qu'une partie infime de l'énorme diversité en espèces, présentent souvent des espèces cryptiques, et ne sont pas produites de manière régulière, ce qui rend difficile leur utilisation pour répondre à des questions écologiques. L'avènement des méthodes moléculaires en Ecologie Microbienne a levé en partie ces barrières et permis d'aborder la discrimination des individus sur la base de matériel végétatif, en particulier depuis le développement d'amorces spécifiques (Gardes and Bruns, 1993),

<sup>15</sup> VII Congresso Brasileiro de Micologia, 3-6 oct 2016, Florianopolis, Brésil

permettant l'amplification directe par PCR (Polymerase Chain Reaction) d'ADN fongique issu de substrats complexes. Ces outils moléculaires ont très largement alimenté le débat de la définition d'espèces chez les microorganismes et les champignons, en particulier avec la détermination d'espèces moléculaires uniquement définies sur la base de variation de leur séquence ADN (Hibbett & Taylor, 2013; Peay et al., 2008). En 2012, l'espace interne transcrit de l'ADN ribosomique ou ITS (Internal Transcribed Spacer) a été désigné comme le barcode officiel pour les Champignons, offrant une délimitation taxonomique à l'échelle de l'espèce malgré des biais reconnus (Schoch et al., 2012). Ces biais sont, entre autres, des succès d'amplification variables qui engendrent une sous-représentation en particulier chez certaines lignées basales ou chez les Glomeromycètes. Malgré tout, l'ITS (ITS1 et/ou ITS2) est dorénavant devenu la région de l'ADN la plus communément étudiée dans des études écologiques ciblant les Champignons. La démocratisation des méthodes moléculaires associée à la reconnaissance de ce barcode et l'augmentation exponentielle des séquences disponibles sur les bases de données publiques a permis une nouvelle estimation du nombre d'espèces de Champignons existant sur Terre. Celles-ci oscillent entre 712000 espèces, minimum conservateur proposé par (Schmit and G. M. Mueller, 2006), 1.5 million selon (Hawksworth, 2001) et 3.5 et 5.1 millions selon (O'Brien et al., 2005). Par comparaison, à ce jour, 135110 espèces appartenant au règne des Champignons ont été décrites selon le Catalogue of Life ([www.catalogueoflife.org](http://www.catalogueoflife.org) en date du 29.03.2019, Kirk PM personal comment), majoritairement des Basidiomycètes et des Ascomycètes. Basées sur un ratio espèces de champignons/espèces de plantes puis sur des séquençages massifs d'ADN, ces estimations ont récemment été mises en balance par le travail de Taylor et al. (2014) qui extrapolent le nombre d'espèces de champignons à 6 millions sur la base d'un ratio champignon/plante de 17/1 observé en zone boréale. L'universalité de ce ratio est remis en question par Tedersoo et al. (2014a) et Prober et al. (2014), et les estimations globales ignorent les environnements marins ou animaux. Dans les régions tropicales du globe, comme pour d'autres types d'organismes, on s'attend à une diversité plus élevée que dans d'autres biomes pour certaines guildes fonctionnelles telles que les endophytes foliaires (Arnold and Lutzoni, 2007), mais à un gradient latitudinal de diversité spécifique inverse pour d'autres groupes tels que les champignons ectomycorhiziens (Tedersoo and Nara, 2010). Les données de séquences standardisées massivement obtenues permettent d'analyser des communautés et des organismes jusqu'alors inaccessibles, par exemple les microorganismes non cultivables. Ainsi, l'utilisation du séquençage à haut-débit s'est progressivement élargie du monde microbien au macro-communautés, notamment en ciblant des habitats, des échelles spatiales et du matériel génétique plus variés. Maintenant regroupées sous le terme de metabarcoding (Taberlet et al., 2012), ces méthodes permettent aujourd'hui de caractériser des communautés entières. Ce faisant, ces méthodes, dites 'transformative technologies' (Baird & Hajibabaei, 2012), autorisent l'analyse des interactions biotiques et abiotiques entre les communautés et donc de mieux quantifier et comprendre les processus en jeu lors de l'assemblage des communautés (Creer et al., 2016). Cependant, ces méthodes comportent elles aussi des contraintes et des limites qu'il est important de bien connaître sauf à risquer de mauvaises interprétations des données. Pléthore d'articles ont été rédigés ces dernières années pour mieux quantifier les biais, sélectionner les marqueurs, proposer de bonnes pratiques ou des pipelines d'analyse tels que Bálint et al. (2014), Hart et al. (2015), Tedersoo et al., (2015b). Il ne s'agit pas ici de faire une synthèse complète mais plutôt de pointer les décisions impliquées ainsi que les conséquences sur le jeu de données lors de l'échantillonnage, de l'extraction de l'ADN, la méthode de séquençage, les critères de filtres appliqués sur les séquences (Figure 22). Les estimations de diversité utilisant le metabarcoding reposent sur des comptes d'OTUs (Operational Taxonomic Unit), l'unité taxonomique de mesure la plus communément utilisée et qui désigne un regroupement d'organismes sur la base de la similarité de la séquence d'ADN d'un gène donné (Blaxter et al., 2005).



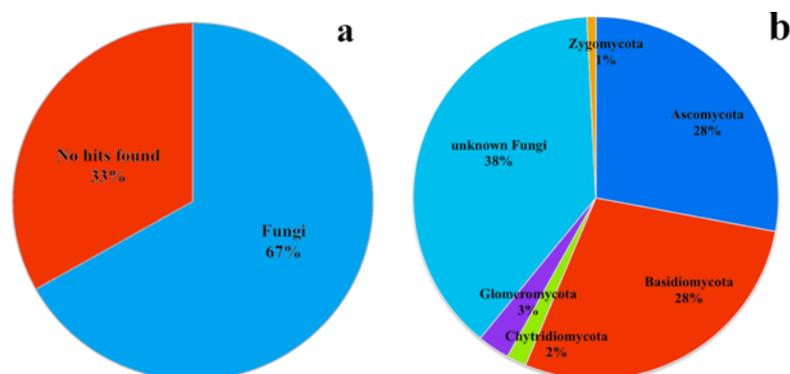
**Figure 22 :** Schéma décrivant les décisions prises lors du processus d'analyse d'écologie moléculaire. Les échantillons peuvent être collectés dans différents environnements suivant les techniques appropriées. L'ADN est ensuite préparé et utilisé pour répondre à des questions en Ecologie : le metabarcoding répond à « qui est là », la métagénomique et la métatranscriptomique à « comment ça fonctionne ». d'après Creer et al, 2016.

Chez les Champignons, l'utilisation d'un marqueur unique tel que l'ITS a, bien entendu, été remise en cause par certains auteurs (Gazis et al., 2011). Le débat porte en particulier sur les 97% de similarité entre séquences universellement utilisés pour délimiter les OTUs. Ce niveau de similarité découle à l'origine de niveaux de ré-association ADN-ADN définis pour discriminer des séquences d'ADN 16S bactériens (Stackebrandt and Goebel, 1994). En 2007, Smith et al. utilisent un seuil de 3% de similarité de séquences d'ITS pour indiquer la conspécificité de séquences de champignons ectomycorhiziens de Chêne, seuil qui intègre un taux d'erreurs de 0.2 à 1.2% généré par la PCR, le clonage et une certaine hétérogénéité de l'ITS estimée à 1.5% pour certaines espèces. Par ailleurs, il apparaît que le taux de divergence infraspécifique de l'ITS peut varier de 0.2% chez *Aspergillus fumigatus* à 24.2% chez *Xylaria hypoxylon*, c'est à dire en moyenne de 2.51% pour l'ensemble du règne des Fungi et 3.33% chez les Basidiomycota (Hughes et al., 2009). Depuis, un certain nombre d'études, dont par exemple Buée et al. (2009), Jumpponen & Jones (2009), Öpik et al., (2009) qui ont respectivement caractérisé des communautés fongiques du sol, de la phyllosphère ou des racines, ont utilisé un seuil de 3% et le séquençage massif de l'ITS est maintenant une méthode classiquement utilisée pour analyser des communautés fongiques.

Dans ce contexte, je me suis demandé dans quelle mesure les communautés d'arbres en forêt tropicale humide pouvaient moduler les communautés fongiques dans les litières et les sols sous-jacents (Schimann et al., 2017). Particulièrement, j'ai analysé les effets de la couverture de l'arbre sur les communautés fongiques par comparaison avec une distribution stochastique. L'étude ciblait spécifiquement les Champignons non biotrophiques avec l'hypothèse que les modifications des propriétés du sol et de l'environnement induites par l'espèce d'arbre – c'est dire la composition chimique de ses feuilles de litière et le sol de surface – étaient l'un des facteurs principaux expliquant la structure des communautés fongiques présentes. Cette analyse a été rendue possible grâce à l'échantillonnage de sols et de litières au pied d'arbres de 6 espèces plantés depuis plus de 30 ans en plots monospécifiques ainsi que d'échantillons prélevés au pied d'individus des mêmes espèces trouvés en forêt naturelle dans le dispositif de Paracou.

En dehors des résultats concernant l'impact des arbres que je développerai dans le paragraphe suivant, l'analyse de ce jeu de données montre à quel point les communautés fongiques en milieu tropical restent méconnues. En effet, 33% des OTUs espèces-équivalents définis restent non assignés, c'est à dire qu'il est impossible de confirmer leur appartenance au règne des Fungi malgré la spécificité des marqueurs utilisés. Comparés au 28.4% trouvés par Barnes et al. (2016),

ces résultats suggèrent que l'Amérique du Sud pourrait héberger beaucoup plus d'espèces qu'attendu. Cela souligne non seulement la limite de spécificité probable des marqueurs, ou encore les manques dans les bases de données, mais surtout l'ampleur du travail de description qu'il reste à accomplir, puisque 16,5 % seulement des séquences ont été assignées au niveau du Genre (Figure 23, Schimann et al., 2017).



**Figure 23 :** Proportions de séquences identifiées au niveau du Règne (a) et de la Classe (b) dans les communautés fongiques du sol et litières (d'après Schimann et al 2016)

De fait, de nouveaux genres (*Guyanagarika*, *Binderoboletus* et *Guyanaporus*) ont été encore très récemment détectés au Guyana (Henkel et al., 2017 ; Sánchez-García et al., 2016). Dans les Andes, Truong et al. (2017) révèlent que 70% des séquences issues de fructifications n'existent pas dans la base de données UNITE (unite.ut.ee), signalant les manques importants de séquences provenant de spécimens néotropicaux dans les bases de données. Cela souligne l'importance de continuer à documenter la diversité fongique en combinant des inventaires traditionnels – permettant d'accumuler des connaissances sur les milieux, l'écologie des espèces, de collectionner et de séquencer des spécimens – aux inventaires moléculaires afin de révéler une diversité non accessible ou de repérer des habitats potentiellement très divers. Ces deux approches doivent permettre à terme une meilleure description des espèces de Champignons et de leur distribution dans les écosystèmes. Cela est particulièrement vrai pour les forêts néotropicales dont de larges portions du territoire restent encore sous-explorées pour ce qui concerne les Champignons.

Dans cette étude, parmi les OTUs les plus abondants, figurent des OTUs uniquement assignés au niveau du Règne, ce qui suggère un rôle écologique important de ces séquences environnementales inconnues. Enormément de séquences environnementales inconnues sont documentées et référencées et ne sont liées à aucune culture ou spécimen. Ainsi, le '*Soil Clone Group 1*' est une lignée de champignons uniquement connue par des séquences environnementales, présente dans plus d'une cinquantaine d'études des champignons du sol et dont le placement taxonomique est resté longtemps incertain. Menkis et al. (2014) et Rosling et al. (2011) ont décrit la classe des Archaeorhizomycètes qui rassemble ces séquences et comprenant des espèces ubiquistes filamenteuses et cryptiques, aux capacités saprotrophes et présentes dans les racines et la rhizosphère. Par ailleurs, l'étude de Tedersoo et al. (2014a) a révélé que, parmi les 1.4 million de séquences analysées dans plus de 365 sites, environ un tiers ne se retrouvent pas dans les bases de données (au seuil de 97%), ce qui signifie potentiellement autant de nouvelles espèces. Si elle a déjà modifié en profondeur les standards de la taxonomie des Champignons en adoptant un système unique de nomenclature réuni dans l' '*International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants*' (ICN), la communauté de mycologues doit maintenant développer les standards d'une classification qui intègre les données moléculaires (Hibbett et al., 2009; Hibbett & Taylor, 2013), voire être capable de nommer une espèce sur la base unique de ses séquences (Hibbett, 2016). La découverte de ces séquences environnementales révolutionne notre compréhension de l'arbre phylogénétique des Champignons et pourrait tout aussi bien être une

ressource insoupçonnée de données à destination des taxonomistes afin de décrire de nouvelles espèces ou encore mieux comprendre leur rôle écologique.

### *iii) Des communautés dans leurs environnements :*

Une fois mieux appréhendée l'énorme diversité en espèces des communautés de champignons dans les sols et les litières à l'échelle de la Guyane, il est possible de formuler certaines hypothèses quant aux relations entre les communautés fongiques et leurs environnements et les communautés de plantes en milieu tropical.

Ma première approche a été d'étudier ces questions avec le fantastique jeu de données accumulé dans FUNGUY. La structuration locale des communautés à partir d'un pool régional reste aujourd'hui une question ouverte malgré de nombreux travaux. Depuis Chesson (2000), pléthores de travaux ont analysé cette question, dont la plupart s'intéressant aux communautés d'arbres, afin de comprendre quels sont les processus qui créent et maintiennent la diversité ainsi que les liens entre la diversité locale et régionale. A l'échelle globale, la diversité  $\beta$ , c'est à dire le remplacement des espèces entre communautés, semble augmenter avec la diversité  $\alpha$  (Soininen et al., 2007) ce qui pourrait refléter des processus locaux d'assemblages de communautés différents entre régions biogéographiques (limites de dispersion, filtres environnementaux ou d'habitats, processus stochastiques) ou des processus à plus larges échelles qui génèrent des différences de tailles des pools régionaux d'espèces (diversité  $\gamma$ , Kraft et al., 2011). Par exemple, Myers et al. (2012) montrent que malgré des structures similaires, deux forêts du Missouri et de Colombie différaient surtout par les processus mis en jeu dans les assemblages des communautés d'arbres, suggérant une importance différente de ces mécanismes entre ces types forestiers divergents. Malgré tout, relativement peu d'études ont analysé ces processus sur d'autres organismes que les arbres (mais lire Nguyen et al., 2016 ; Tedersoo et al., 2015a). Le projet DIADEMA est né de cette observation ainsi que de la constatation qu'il reste difficile de définir un pool régional d'espèces et d'assembler des jeux de données le long de gradients environnementaux et géographiques appropriés (Baraloto et al., 2012). L'objectif du projet était donc de mener une analyse comparative des règles d'assemblages de huit groupes d'espèces en forêt tropicale afin de tester si la contribution de différents processus aux assemblages des communautés locaux varie entre type d'organismes ayant des traits d'histoire de vie divergents. Le projet ciblait les poissons et leurs parasites, les plantes, la grande faune, différents groupes d'insectes et les champignons. De plus, les données accumulées permettent de tester des assemblages coordonnés entre groupes : par exemple, la spécificité d'hôte et les limites de dispersion des pathogènes permettent de prédire la structure des communautés pathogènes en lien avec les plantes (Bagchi et al., 2014; Connell, 1978; Janzen, 1970; Mangan et al., 2010). On s'attend à trouver une relation positive entre la diversité des plantes, des champignons du sol et de certains groupes d'insectes, de même que pour certains groupes de champignons mutualistes (Peay et al., 2007).

Les forêts humides amazoniennes hébergent une mosaïque d'habitats différents (Da Silva et al., 2005): les forêts de 'terra-firme' (sol argileux typique), les forêts périodiquement inondées ou celles de sables blancs abritent des communautés d'arbres dont la composition fonctionnelle diffère (Fortunel et al., 2013a). Le Plateau des Guyanes, auquel appartient la Guyane, se situe sur un craton exposé datant du Protérozoïque et se caractérise par des sols très érodés et très peu fertiles (Hoorn et al, 2010). Le relief y présente une diversité géomorphologique importante qui a fortement structuré le pool régional d'espèces végétales (Guitet et al., 2018). De plus, les variations de propriétés physico-chimiques et hydrologiques des sols entre les hauts de collines et les bas-fonds modèlent aussi fortement les communautés végétales (Ferry et al 2010). La tolérance à la saturation en eau prolongée est le principal facteur expliquant la distribution des espèces à une échelle spatiale fine (Allié et al., 2015). Les connaissances accumulées sur ce territoire offrent donc un cadre idéal pour étudier les règles d'assemblages des communautés de champignons le long de ces gradients environnementaux. Nous avons ainsi rassemblé les données de 35 parcelles réparties sur quatre sites d'étude (Crique Limonade, La Trinité, Mont Itoupé et Miraraka) et trois

habitats se distinguant principalement par la topographie et le drainage de l'eau: plateau, pente et bas-fonds selon la terminologie de Guitet et al. (2013). L'objectif de cette étude<sup>16</sup> a été de quantifier la contribution relative des communautés d'arbres et des propriétés du sol sur la richesse et la composition des communautés de macromycètes.

Site	Topography	Numbers of 2ha-plots	Number of fruiting-bodies	Number of trees	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Annual precipitation (mm)	Date of sampling
Itoupe	hilltop (4) slope (5)	9	521	2567	3°1'12"N	53°6'O	300-800	2000	Nov-14
Limonade	hilltop (3), slope (3), seasonally flooded bottomland (4)	10	796	3226	3°33'36"N	53°12'O	100-280	2250	Oct-13
Mitaraka	hilltop (3), slope (3), seasonally flooded bottomland (3)	9	654	2569	2°13'12"N	54°27'36"O	300-600	1750	Mar-05
Trinité	hilltop(4), seasonally flooded bottomland (2)	6	588	1485	4°24'36"N	53°24'47"O	100-460	2584	Apr-16

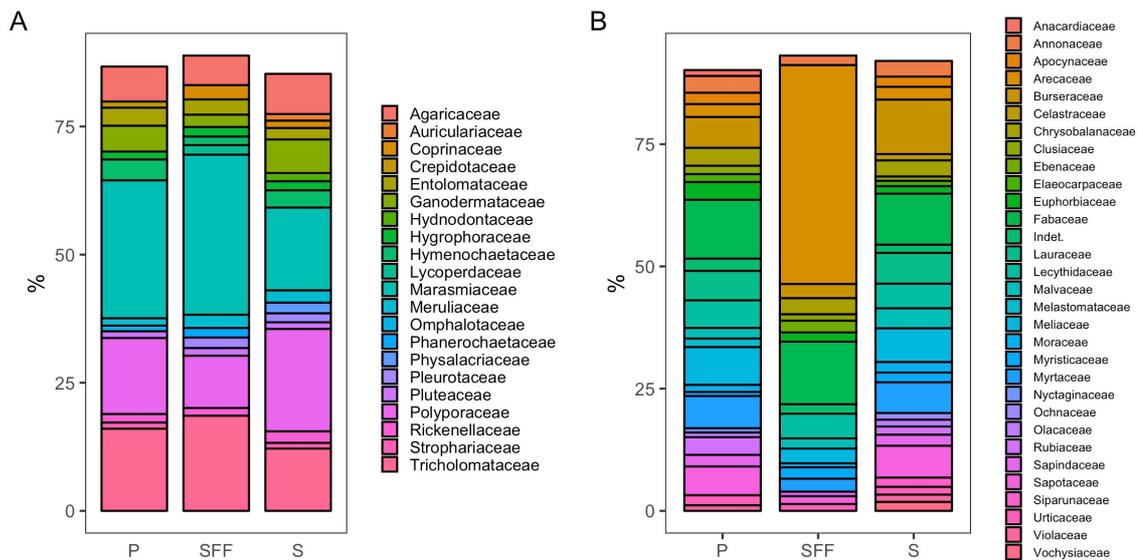
**Tableau 1** : Données utilisées pour cette étude.

L'échantillonnage pour les quatre sites de cette étude représente plus de 2400 spécimens de Basidiomycètes, dont 90% sont identifiés au niveau du genre et seulement 26% au niveau de l'espèces. Plus de 161 genres appartenant à 63 familles ont été trouvés et largement distribués entre les habitats forestiers ciblés (Figure 24). Les familles les plus abondantes en Guyane sont aussi abondantes dans le reste de l'Amazonie et un quart des genres collectés l'ont aussi été en Amazonie Colombienne {VascoPalacios:tn}. Si l'ensemble des genres rassemblés se retrouvent dans d'autres forêts néotropicales, par exemple les forêts de Légumineuses du Guyana {Henkel:2012cp}, les espèces pourraient différer comme suggérer par Roy et al (2016). Environ 3% des spécimens, représentant 13 genres, appartiennent à des genres connus pour être ectomycorhiziens.

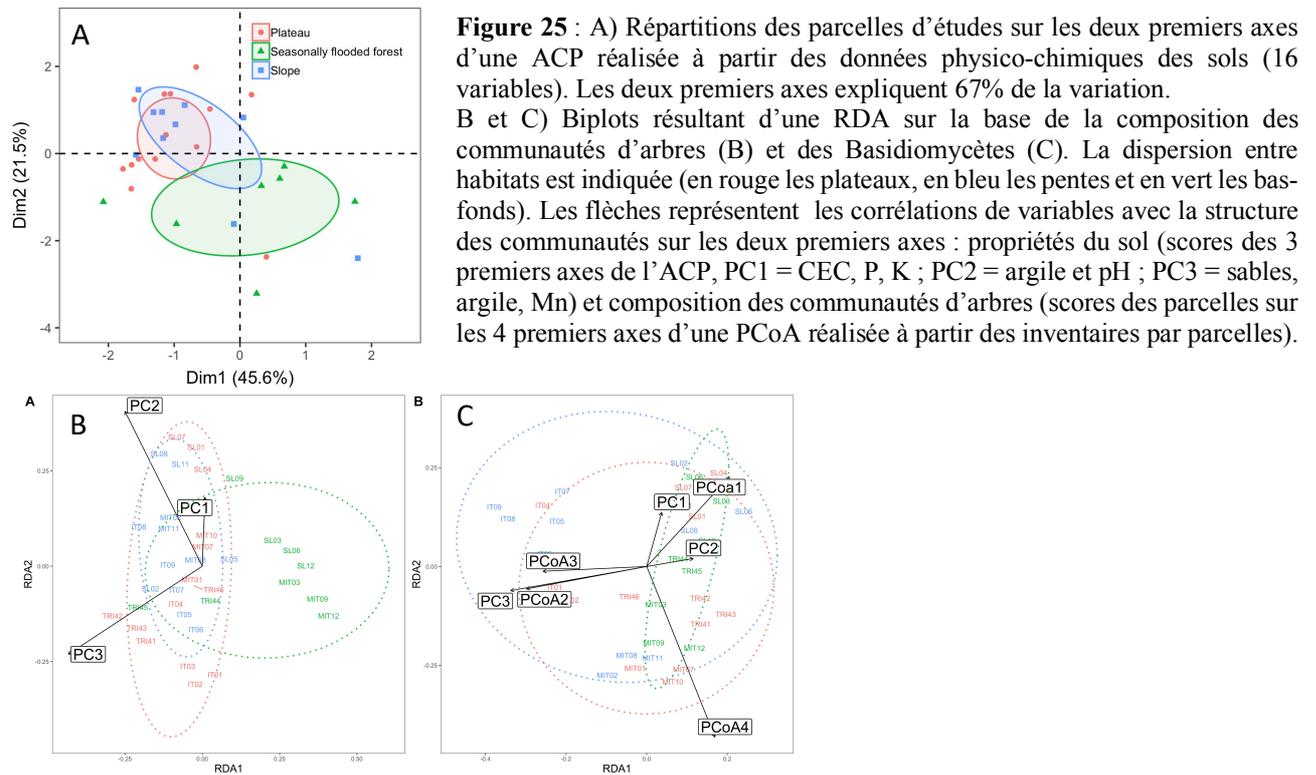
L'analyse des données physico-chimiques des sols a confirmé des différences notables entre les trois habitats forestiers, avec en particulier des sols de bas-fonds beaucoup plus hétérogènes que dans les deux autres habitats qui sont relativement similaires (Figure 25a). Les bas-fonds diffèrent en particulier de fait de teneurs en Phosphore nettement plus importantes et de teneurs en argiles nettement plus faibles que dans les sols de plateau ou de pente. La topographie locale et le lessivage des plateaux bien drainés en direction des bas-fonds explique ces différences de nutriments (Allié et al. 2015, Ferry et al. 2010) mais aussi le relargage de phosphore dans les sols de bas-fonds via la réduction du Fer et d'autres métaux tels que l'Aluminium favorisé par un pH bas (Baldwin et al 2000). Cela entraîne des changements majeurs dans la composition des communautés d'arbres (terSteege et al., 2006, Condit et al., 2013). En particulier, nous observons beaucoup plus de représentants de la famille des Areaceae dans les bas-fonds, alors que d'autres familles sont plus abondantes sur les pentes ou les plateaux (Figure 24b). Par ailleurs, on sait maintenant que certaines familles de plantes présentent des préférences d'habitats marquées, en particulier les espèces de bas-fonds (Allié et al. 2015), accentuant les différences de composition entre habitats (Figure 25b).

Dans la lignée de Waldrop et al. (2006), il apparait que les communautés de plantes structurent sont un des principaux facteurs structurants les communautés de Basidiomycètes au niveau local. Plus précisément, c'est bien la composition des communautés d'arbres et non leur richesse qui a un effet, contrairement à certaines études précédentes (Schmit et al., 2005, Peay et al., 2013, Dassen et al., 2017). Ces relations plantes-champignons sont expliquées soit par des effets ascendants structurants des réseaux d'interactions multitrophiques (Scherber et al., 2010) ; soit par des effets en cascade des organismes du sol à travers les niveaux trophiques (Schuldt et al., 2017).

<sup>16</sup> Schimann et al. Tree communities and soil properties influence fungal community assembly in neotropical forests. *Biotropica*, submitted



**Figure 24 :** Proportions des principales familles de Basidiomycètes (A) et de Plantes (B) collectées par habitat forestier (P = Plateau, SFF = bas-fonds, S = Pente).



**Figure 25 :** A) Répartitions des parcelles d'études sur les deux premiers axes d'une ACP réalisée à partir des données physico-chimiques des sols (16 variables). Les deux premiers axes expliquent 67% de la variation. B et C) Biplots résultant d'une RDA sur la base de la composition des communautés d'arbres (B) et des Basidiomycètes (C). La dispersion entre habitats est indiquée (en rouge les plateaux, en bleu les pentes et en vert les bas-fonds). Les flèches représentent les corrélations de variables avec la structure des communautés sur les deux premiers axes : propriétés du sol (scores des 3 premiers axes de l'ACP, PC1 = CEC, P, K ; PC2 = argile et pH ; PC3 = sables, argile, Mn) et composition des communautés d'arbres (scores des parcelles sur les 4 premiers axes d'une PCoA réalisée à partir des inventaires par parcelles).

Quel que soit le sens de la flèche, les communautés de plantes et de champignons sont fortement liées, probablement en partie du fait d'effets sélectifs associés à des connections biotrophiques (Gilbert et al., 2008, Gao et al., 2013, Kembel et al., 2014) ; ou du fait d'une sélection de saprotrophes par la disponibilité des litières (Waldrop et al 2006). Ces effets peuvent aussi résulter de préférences d'habitats développées par certains Basidiomycètes, comme cela a été montré dans les forêts amazoniennes de Colombie entre des forêts de plateaux et des bas-fonds (Lopez-Quintero et al., 2012). Notre étude confirme que les Basidiomycètes suivent ce gradient, partiellement corrélé avec des changements dans les communautés d'arbres. En particulier, nous avons constaté que les forêts de pentes hébergeaient plus de taxa ectomycorhiziens, mais aussi une plus grande abondance de plantes de la famille des Nyctaginaceae, hôtes potentiels (Tedersoo et

al. 2009). Les forêts de pentes sont plus rarement étudiées mais pourraient être des niches importantes pour des Basidiomycètes mal adaptés à l'hydromorphie. Ces disparités pourraient être étudiées de manière plus approfondie à l'aide des données stockées dans FUNGUY sur l'ensemble de la Guyane.

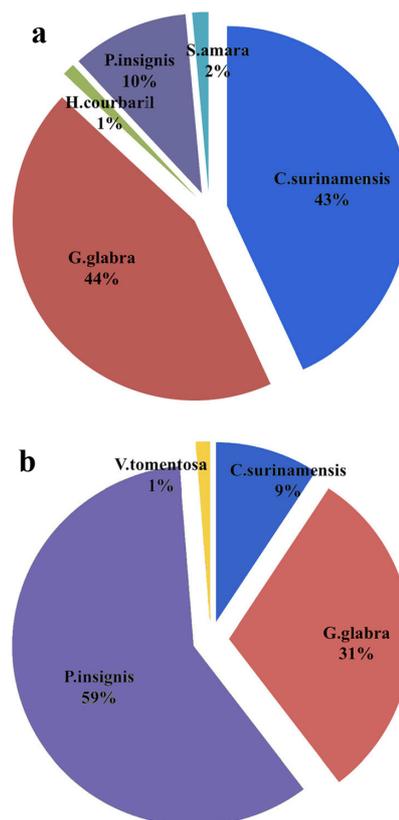
La nature des données amène à modérer l'ensemble de ces résultats. Les fructifications ne représentent qu'une partie de la diversité en Champignons. Par ailleurs, les analyses ont été effectuées au niveau du genre. Enfin, l'accès limité aux sites visités n'a pas permis de tenir compte d'éventuelles variations saisonnières (Braga-Neto et al., 2007; Munguia et al., 2005). En répliquant jusqu'à quatre parcelles par topographie et par site, nous avons limité les variations temporelles pour les sites mais pas entre les sites. Le fait que nous observions des différences les habitats forestiers laisse penser que les communautés sont bien différentes et probablement moins variables selon les saisons qu'attendu. Cependant, alors qu'elles ont été bien étudiées en régions tempérées (par exemple Alday et al., 2017), les variations saisonnières des fructifications fongiques ont été beaucoup moins étudiées que dans les régions tropicales : dans les forêts soudanaises, Yorou et al. (2001) décrivent la variabilité temporelle des communautés et mentionnent une période de fructification favorable aux champignons, de même que Munguia et al. (2005) au Mexique. Plus près de la Guyane, Braga-Neto et al. (2007) montrent que la pluviométrie favorise la production des fructifications. Dans notre cas, les inventaires ont été réalisés après une période de pluie, réduisant ainsi probablement les variations temporelles et favorisant surtout la croissance d'espèces à courte durée de vie telles que les *Mycena* spp. Enfin, en focalisant sur les macromycètes, nous passons à côté de l'énorme diversité, peu connue, que représentent les micromycètes dans les sols tropicaux (Barnes et al. 2016). Pourtant, il reste absolument nécessaire de continuer à documenter la diversité fongique en associant le barcoding des collections d'herbiers à des inventaires massifs (Halme et al., 2012, Barnes et al., 2016), en particulier dans les forêts néotropicales qui restent sous-explorées (Truong et al., 2017, Blackwell et al., 2018).

Le métabarcoding est une alternative intéressante pour accéder à une part plus complète de la diversité des communautés de champignons pour en analyser les facteurs structurants. Ainsi, en utilisant cette méthodologie, nous avons mis en évidence un effet significatif de l'identité de l'espèce d'arbre et de la "niche environnementale" (être dans la litière ou être dans le sol) sur les communautés fongiques non biotrophes présentes à leur pied (Schimann et al., 2017, figure 26, tableau). En particulier, plus de 32% de la variation entre les communautés est expliquée par l'identité de l'arbre en plantation. Cette structuration non aléatoire des communautés dans les sols et litières s'explique par l'effet cumulé de plus de 30 ans (âge de la plantation monospécifique), des chimies des litières très contrastées s'accompagnant d'un lessivage des nutriments dans les sols sous-jacents. Cet effet se maintient en forêt naturelle mais de façon moins marquée : la très grande hétérogénéité chimique des litières à une échelle très locale (Hättenschwiler et al., 2008) réduit l'effet particulier d'une espèce d'arbre sur la structure des communautés à ses pieds. De manière intéressante, cet effet de l'identité de l'arbre est observé sur des communautés non biotrophes de Dikarya (ciblée du fait de la spécificité du marqueur utilisé). Nous n'avons pas spécifiquement étudié les champignons endomycorhiziens, connus pour être majoritaires dans les racines des arbres de Guyane (Béreau and Garbaye, 1994), et nos résultats suggèrent un effet de récurrence de l'hôte (host-recurrence effect) et de possibles coadaptations entre des champignons non-mycorhiziens et des espèces tropicales d'arbres. Il est connu, par ailleurs, que la variation des communautés fongiques de la phyllosphère est très fortement associée à l'hôte végétal (Kembel and R. C. Mueller, 2014a). Cela explique partiellement la composition des communautés observée après la sénescence des feuilles et la similarité importante entre communautés de décomposeurs et de la phyllosphère (Fukami et al., 2010; Kerekes et al., 2013).

Explorer les relations entre la diversité aérienne et souterraine ('*above- and below-ground biodiversity relationships*') reste une thématique de recherche majeure du fait du rôle majeur des microorganismes sur la productivité des plantes (van der Heijden et al., 2008) ou le fonctionnement des écosystèmes (Bardgett and van der Putten, 2014); et en particulier comprendre la nature de la relation entre les plantes et les communautés fongiques.

	<i>df</i>	SS	MS	<i>F</i> value	R2	<i>P</i> value
P16 natural forest						
sl	1	0.648	0.648	1.820	0.039	<b>0.001</b>
tree_sp	3	2.972	0.990	2.780	0.179	<b>0.022</b>
geo	1	0.408	0.408	1.145	0.024	0.207
sl:tree_sp	3	1.473	0.491	1.377	0.088	<b>0.007</b>
sl:geo	1	0.421	0.421	1.183	0.025	0.153
tree_sp:geo	3	1.061	0.353	0.992	0.064	0.483
sl:tree_sp:geo	3	1.031	0.343	0.964	0.062	0.598
Residuals	24	8.553	0.356		0.516	
Total	39	16.571			1.000	

**Figure 26** : tableau) PERMANOVA testant les différents effets sur la dissimilarité des communautés en forêt naturelle. sl : niche (sol ou litière), tree\_sp : identité de l'arbre, geo: distance entre échantillons. a,b) Proportions de *Cryptococcus podzolicus* (Marasmiaceae), 4<sup>ème</sup> OTU le plus abondant, au pied des arbres en plantation (a) et en forêt naturelle (b).



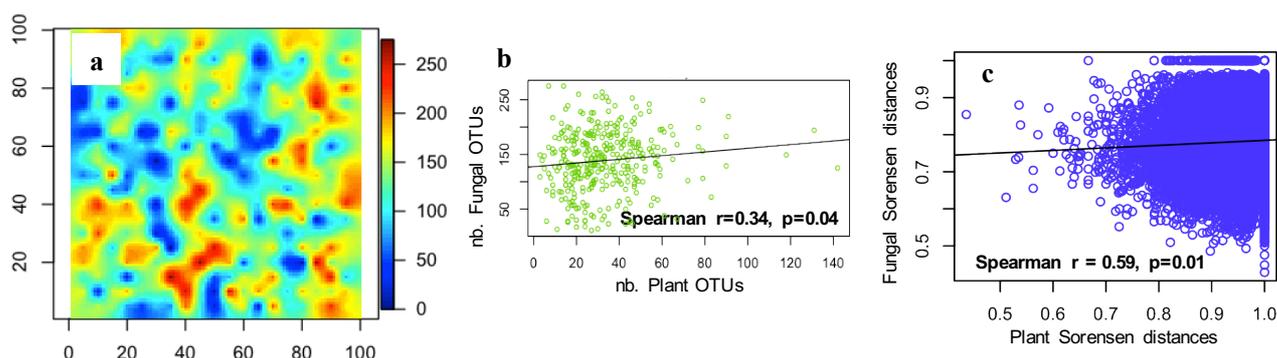
Cette relation a d'abord été abordée pour l'ensemble des microorganismes du sol. Ainsi, la richesse des espèces végétales prédit assez mal la richesse en espèces bactériennes du sol, alors que des variables environnementales telles que le pH du sol ou la matière organique sont des prédicteurs plus significatifs (Fierer and Jackson, 2006; Prober et al., 2014; Lauber et al., 2009). Pour ce qui concerne spécifiquement les champignons du sol, les choses apparaissent moins claires. A large échelle, les facteurs abiotiques – les précipitations annuelles moyennes – sont plus structurants que la richesse des plantes (Tedersoo et al., 2014a) alors que d'autres études démontrent une relation positive entre les champignons ectomycorhiziens et les plantes (Gao et al., 2014), ou encore entre les communautés de pathogènes et les plantes (Liu et al., 2011). Finalement, dans une étude comparant les communautés du sol de deux forêts en Estonie et Finlande, Tedersoo et al. (2015a) concluent que les effets des ressources du sol et des espèces végétales sont largement contexte-dépendant. Il apparaît finalement que la nature de cette relation et le type de facteurs structurants dépendent beaucoup de la guildes trophique à laquelle appartiennent les communautés fongiques considérées (Nguyen et al., 2016; Peay et al., 2013).

Nous avons testé cette hypothèse sur une parcelle de 1ha de forêt tropicale de la station de recherche des Nouragues<sup>17</sup> par une approche de métabarcoding et avec une grille d'échantillonnage de 10m<sup>18</sup>. A l'échelle de la parcelle, la richesse des communautés est très variable, spatialement structurée (figure 27a), et s'accompagne d'un turn-over important au sein des communautés. Nous observons bien une corrélation faible entre la richesse (en nombre d'OTUs) des plantes et celle des champignons (figure 27b), qui diffère de celle trouvée par (Peay et al., 2013) dans une forêt du Pérou. Cependant les deux études diffèrent par un certain nombre de points: la méthode de séquençage, la réplication des parcelles et le type d'inventaire des plantes (inventaire des arbres ou approche moléculaire) qui expliquent probablement en partie la différence de résultats. Nous avons

<sup>17</sup> <http://www.nouragues.cnrs.fr/>

<sup>18</sup> Projet ANR METABAR 'DNA metabarcoding for next generation biodiversity monitoring' en collaboration avec Pierre Taberlet et Eric Coissac (LECA Grenoble), Jérôme Chave (EDB Toulouse) et Lucie Zinger (IBENS Paris).

réitéré l'analyse en focalisant sur certains clades de champignons choisis selon la stratégie trophique qu'ils développent pour obtenir trois grands groupes : les Agaricomycètes plutôt saprotrophes/ectomycorhiziens ; les Sordariomycètes plutôt endophytes/pathogènes ; les Glomeromycètes endomycorhiziens. Les patrons de diversité  $\alpha$  n'étaient pas uniformes à l'échelle de la parcelle mais non corrélés à la richesse des plantes. De manière étonnante, seul le turn-over des communautés d'Agaricomycètes montre une corrélation faible avec celui des communautés de plantes (figure 27c), en contradiction encore une fois avec les études citées plus haut. Cependant, cette analyse présente un certain nombre de limites qui empêche de généraliser ces résultats: pas de réplication de la parcelle, un marqueur plante (gh: chloroplast DNA trnL (UAA) intron: P6 loop) qui s'est révélé par la suite peu discriminant à l'espèce en milieu tropical, un marqueur ITS fongique qui sous-estime probablement les Glomeromycètes.



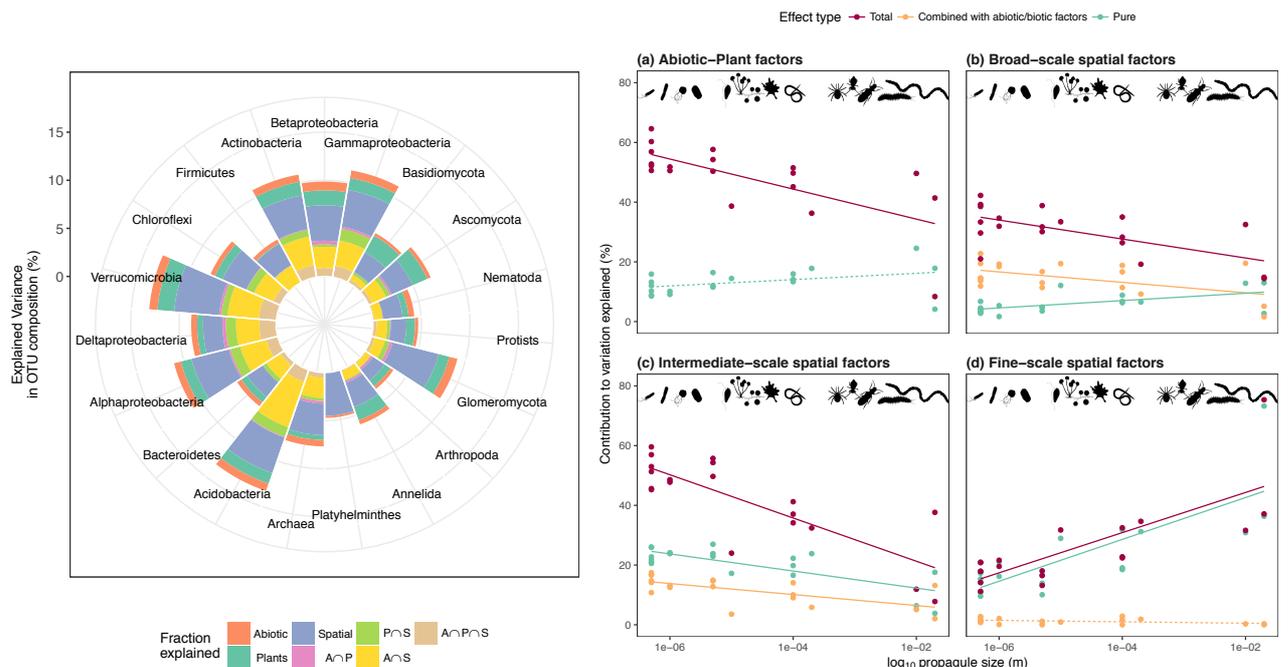
**Figure 27:** a) Distribution de la richesse des communautés fongiques à l'échelle de la parcelle, b) Relation entre la richesse des plantes et celle des champignons, c) Relation entre dissimilarité des communautés de plantes et celle des communautés des Agaricomycètes. Zinger *et al.* ATBC Costa Rica 2013.

Ensuite, nous avons analysé les processus gouvernant les assemblages de communautés du sol à l'aide d'un inventaire complet de la biodiversité réalisé par métabarcoding associé à une caractérisation précise des conditions biotiques et abiotiques locales dans une parcelle de 12ha de forêt (Zinger *et al.*, 2018). Dans cette étude<sup>19</sup>, nous avons évalué l'importance relative des processus neutres et de niches dans la structuration des communautés, et analysé comment la taille des organismes influençait ces effets. Si les processus déterminant les communautés sont maintenant mieux connus (Vellend, 2010), leur contribution relative le long des échelles spatiales et des clades d'organismes reste mal évaluée (Ricklefs, 2004), et en particulier concernant les communautés du sol. Dans cet environnement complexe, des patrons macroécologiques concernant la faune, les nématodes, les bactéries et les champignons ont été décrits dans plusieurs biomes et habitats (Bardgett and van der Putten, 2014; Tedersoo *et al.*, 2014a; Wu *et al.*, 2011) et varient suivant les conditions environnementales, la couverture végétale ou des interactions mutualistes/pathogènes. Ces études se sont majoritairement focalisées sur un seul groupe taxonomique à la fois alors que les organismes du sol présentent de grandes différences de traits d'histoires de vie, en particulier leur taille qui peut varier d'une magnitude de 6 ordres (Bardgett and van der Putten, 2014). Pourtant, la taille des organismes renseigne sur la manière dont ils perçoivent l'espace (Ettema and Wardle, 2002) et sur leur statuts trophiques (Briones, 2014). De nombreux traits d'histoire de vie sont corrélés avec la taille des organismes (Woodward *et al.*, 2005), trait central lorsqu'il s'agit de modéliser des réseaux d'interactions entre espèces. La dispersion des microorganismes, passive, se réalise à travers de larges échelles spatiales, générant un pool d'espèces plutôt homogène avec des communautés locales d'abord structurées par les conditions environnementales (Bahram *et al.*, 2015; Hanson *et al.*, 2012). Au contraire, les

<sup>19</sup> Projet ANR METABAR 'DNA metabarcoding for next generation biodiversity monitoring' en collaboration avec Pierre Taberlet et Eric Coissac (LECA Grenoble), Jérôme Chave (EDB Toulouse) et Lucie Zinger (IBENS Paris).

organismes constituant la méso et macrofaune du sol ont une dispersion limitée, des temps de reproduction plus longs et ne perçoivent probablement pas les changements environnementaux à petite échelle (Ettema and Wardle, 2002; Woodward et al., 2005). Par conséquent, ils devraient donc montrer des patrons d'agrégation spatiale indépendamment des conditions environnementales (Bie et al., 2012). De ce fait, les différences de taille d'organismes pourraient avoir des conséquences majeures sur la mise à l'échelle spatiale de la biodiversité du sol et les cycles biogéochimiques qu'elle maintient (Bardgett and van der Putten, 2014). Dans notre étude, les paramètres environnementaux n'expliquent qu'une faible partie de la variation de composition des communautés du sol (Figure 28 gauche) malgré l'effort particulier pour les caractériser prenant en compte à la fois l'hétérogénéité spatiale et la diversité chimique des sols. Le premier facteur identifié est la plante dominante localement, c'est à dire un 'tree identity effect' (Tedersoo et al., 2015a), puis les teneurs en Aluminium et les métaux associés, et enfin la topographie, liée à l'humidité du sol. Les quantité, qualité et chimie des litières d'espèces végétales néotropicales sont connues pour varier énormément (Hättenschwiler et al., 2008), de même que leurs exsudats racinaires (Michalet et al., 2013). L'Aluminium et les métaux associés sont connus pour leurs propriétés toxiques et leurs capacités à immobiliser les nutriments (Fujii, 2014). Enfin, les vers de terre ou le clade anaérobique des Deltaproteobacteria sont sensibles à l'humidité du sol (Martiny et al., 2015).

S'il est évident que, malgré nos efforts, toutes les prédicteurs environnementaux n'ont pas été pris en compte, il reste peu probable que les processus de niche aient été sous-estimés et ces résultats laissent entrevoir la prééminence de processus stochastiques dans l'assemblage des communautés à cette échelle, contredisant en cela d'autres études déjà publiées précédemment (Barberan, 2014; Hanson et al., 2012). La divergence de points de vue vient probablement aussi de la difficulté à observer les processus écologiques à l'échelle spatiale à laquelle ils se manifestent. En 1992, Levin pointe l'importance de l'échelle d'observation en vue de décrire des patrons, concluant qu'une communauté ou un écosystème pouvait se résumer en somme à une division arbitraire d'un continuum d'assemblages locaux d'espèces. De fait, le sol est un environnement complexe dans lequel une hiérarchie d'échelle s'établit (Bardgett and van der Putten, 2014; Ettema and Wardle, 2002). Les effets stochastiques observés dans cette parcelle de 12 ha résultent probablement d'une dérive écologique sans limite de dispersion. En effet, les gradients environnementaux présents ne suffisent pas à influencer l'assemblage des communautés à petite échelle pour les microeucaryotes (Bahram et al., 2015) ou les bactéries (Barberan et al., 2015). De plus, nous observons des distances de distribution des OTUs plutôt élevées (> 200m en moyenne), c'est à dire un taux de dispersion important, qui peut alors amoindrir les effets de l'environnement en augmentant les chances d'une espèce à occuper un point donné (Vellend, 2010). Enfin, des effets de priorité, probablement importants dans les environnements riches et fonctionnellement redondants (Chase and Myers, 2011), peuvent aussi exacerber la stochasticité des communautés du sol. Malgré tout, les patrons spatiaux entre les groupes taxonomiques montrent une cohérence puisque la part de variation de diversité ou de composition expliquée par les variables environnementales décroissent linéairement avec l'augmentation de la taille des organismes (Figure 28 droite). Les assemblages des communautés de bactéries sont plutôt la résultante d'effets de niche purs, la distribution des microeucaryotes étant moins bien expliquée du fait d'une limite de dispersion et des effets de priorité plus grands chez les Champignons (Powell et al., 2015). Ceux de la mésofaune, *i.e.* les arthropodes, les annélides et les vers, sont neutres et peu ou pas expliqués par l'environnement, la contribution des effets spatiaux purs à petite échelle étant plus importante pour ces groupes. Cela indique une limite de dispersion (Bie et al., 2012) et donc une agrégation spatiale de la mésofaune habituellement sous les 10m et correspondant par exemple à la distance horizontale annuelle de dispersion des vers (Bahram et al., 2015).



**Figure 28** : Gauche) Partition de variance de la composition en OTU de chaque groupe taxonomique; entre les effets de l'environnement (A), des plantes (P), spatiaux (S) et de leurs interactions. Droite) Variation de la composition en OTU expliquée par les variables environnementales selon la taille des propagules

Ces résultats, en droite ligne avec les prédictions de la macroécologie (Ricklefs, 2004) et des sciences du sol (Ettema and Wardle, 2002), sont une preuve empirique de règles de mise en l'échelle spatiale à travers le réseau trophique du sol. Ainsi, la taille des organismes se révèle être un paramètre discriminant en complément d'autres facteurs, tels que le mode de reproduction, la dormance, les interactions biotiques, le transport, pour expliquer des différences de distribution spatiale des organismes du sol. La taille des organismes est maintenant un paramètre majeur à prendre en compte pour modéliser les réseaux d'interactions des espèces (Brose et al., 2012), et, combinée avec des approches moléculaires, pourrait contribuer au développement de modèles prédictifs.

## Perspectives

De manière naturelle, mes perspectives de recherche s'inscrivent dans la poursuite de ce qui a été présenté précédemment au travers d'un certain nombre de projets déjà engagés. Succinctement, je continuerai le travail de description de la Fonge de Guyane en explorant d'autres milieux peu inventoriés ou soumis à des pressions anthropiques (1) et à étudier les communautés fongiques en focalisant sur les interactions qu'elles entretiennent avec les communautés d'arbres (2).

### 1. Fungi of French Guiana, la suite

A l'échelle du globe, le déclin de la biodiversité est dorénavant une réalité et les auteurs parlent d'une extinction massive ('*Earth sixth mass extinction*' Ceballos et al., 2017; Dirzo et al., 2014), conséquence de la conversion des habitats naturels, du dérèglement climatique, d'une surexploitation des ressources, de la surpopulation humaine et de son lot de pollutions associées. Une course contre la montre est maintenant engagée afin d'accumuler toujours plus de connaissances sur les espèces et leurs distributions afin de définir les enjeux de conservation mais aussi afin d'orienter au mieux les politiques publiques d'aménagement et de réhabilitation des territoires. La situation est plus encore dramatique pour des groupes d'organismes difficilement accessibles du fait de leur taille ou de leur rareté tels que les Bactéries, les Champignons ou les Insectes. Ces taxa sont rarement pris en compte dans les inventaires du fait de leur nature cryptique et éphémère. Ils sont pourtant soumis aux mêmes menaces que les animaux ou les plantes emblématiques régulièrement affichés dans les médias. Leur rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres n'est plus à démontrer et des initiatives ont été lancées par exemple en Europe, en Nouvelle Zélande ou au Japon pour mettre en place des politiques de conservation spécifiquement dédiées aux Champignons (Heilmann-Clausen et al., 2014).

Dans les régions néotropicales le problème majeur réside dans le trop peu de connaissances sur les espèces présentes, leur écologie et leur distribution, qui rend impossible leur prise en compte dans les projections d'extinctions générées par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (Régnier et al., 2015). La Guyane n'échappe pas à la situation et malgré les efforts de ces dernières années, le territoire reste encore largement une '*terra incognita*'. La flore ligneuse, une des plus documentées au cours des siècles d'expéditions naturalistes dans la région, liste aujourd'hui 4500 espèces sur le Plateau des Guyanes mais uniquement la moitié a été récoltée à ce jour. La liste des Insectes de Guyane comporte environ 15 000 espèces pour 100 000 estimées (Brulé and Touroult, 2014) et 1170 taxons sont recensés dans le référentiel de l'INPN (1<sup>er</sup> février 2019) pour 50 000 estimés. Régulièrement de nouveaux genres, tels que *Guyanagarika*, *Binderoboletus*, et *Guyanaporus* au Guyana (Sánchez-García et al., 2016), ou de nouvelles espèces (Baltazar et al., 2010; Gruhn et al., 2014; Sa and Wartchow, 2013; Trierveiler-Pereira and Baseia, 2009; Vasco-Palacios and Franco-Molano, 2013; Vasco-Palacios et al., 2018; Gruhn et al 2018) en Colombie, Guyane et Brésil continuent à être décrits.

Le travail réalisé jusqu'à présent s'est focalisé sur des habitats forestiers plutôt bien représentés et situés dans des zones plutôt préservées, il devient nécessaire de prendre en compte les habitats forestiers plus rares ou d'autres types d'habitats soumis à des pressions anthropiques. En Guyane, il s'agit particulièrement des zones côtières dans lesquelles se trouvent les forêts de sables blancs et les savanes, soumis à l'augmentation de l'urbanisation et des zones à vocation agricoles, ainsi que les sites d'intérêt pour la région (ZNIEFF, Zones Clés de Biodiversité). Les forêts de sables blancs sont présentes à travers tout le bassin amazonien, couvrant de quelques hectares à plusieurs milliers de km<sup>2</sup>, généralement dans des zones ayant une pluviométrie supérieure à 2000 mm par an dont la caractéristique principale est de pousser sur un sol de sable quartzite blanc (Adeney et al., 2016). Sous cette définition large existent de fortes disparités de

formes végétales, d'origines et d'hydrologie (Adeney et al., 2016) ; mais aussi des compositions floristiques variées (Guevara et al., 2016), un taux d'endémisme élevé et une diversité fonctionnelle de la flore unique (Fine and Baraloto, 2016). De ce fait, ces forêts sont particulièrement vulnérables et se régénèrent très difficilement malgré une meilleure tolérance supposée à des événements de sécheresse poussés (Fortunel et al., 2013b). EN Guyane elles couvrent 0.1% du territoire. Les savanes néotropicales, composantes importantes de la végétation terrestre d'Amérique du Sud, dominant dans certaines régions telles que les Llanos au nord et le Cerrado du sud brésilien mais peuvent aussi être apparaître comme des patches isolés et entourés de forêts en Amazonie et sur la côte atlantique brésilienne. En Guyane, les savanes sont situées sur des plaines côtières anciennes et ne couvrent que 0.3% du territoire. A dominante herbacées parfois parsemées d'arbres et arbustes, elles hébergent environ 16% de la flore guyanaise (Cohen-Nabeiro et al., 2017). Le microrelief complexe ainsi que le sol permettent de distinguer plusieurs physionomies qui seraient propices à une diversification et pouvant constituer des zones de refuges pour des espèces rares (Stier, 2012). Enfin, les Zones naturelle d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF) et les Zones Clés de Biodiversité ('*Key Biodiversity Area*', KBA) sont aussi des sites d'intérêt. Les ZNIEFF ont pour objectif 'd'identifier et de décrire des zones présentant de forts potentiels biologiques et un bon état de conservation' (<https://inpn.mnhn.fr>) . Les KBA ont été définies par l'IUCN comme des 'sites contribuant considérablement à la persistance de la biodiversité mondiale' ([www.iucn.org](http://www.iucn.org)). Dans les deux cas, la délimitation de ces zones naturelles se fait sur un ensemble de critères écologiques, géomorphologiques, et patrimoniales ainsi que sur des inventaires d'espèces dites déterminantes ayant des seuils de menaces plus ou moins prégnants (Horellou et al., 2013; IUCN, 2016). Le critère de menace pour une espèce ou pour un écosystème repose sur une estimation de la proportion des populations de l'espèce ou de la surface de l'écosystème menacé. Dans les faits, la nécessité d'inventorier des espèces décrites rend difficile la prise en compte de taxa mal déterminés ou encore non décrits, ce qui est particulièrement le cas pour les Champignons et les Insectes en Guyane. Les données acquises sur la Fonge de Guyane au cours des dernières années et les publications récentes laissent penser que les forêts de sables blancs pourraient accueillir des communautés fongiques distinctes (Peay et al., 2013) mais aussi que des espèces ectomycorhiziennes pourraient préférentiellement se développer dans ces sols particulièrement oligotrophiques et soumis en Guyane à une saisonnalité marquée (Moyersoen et al., 2001, Roy et al. in prep.). Concernant les savanes, aucun inventaire ne recense les espèces présentes et tout reste à faire. Il est donc primordial de poursuivre le travail de collecte et de barcoding<sup>26</sup> en utilisant la même approche, c'est à dire un protocole d'échantillonnage stratifié et standardisé permettant ensuite des analyses comparatives. En parallèle de la nécessaire collaboration avec les taxonomistes du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, l'identification des spécimens est complétée par du barcoding (identification moléculaire). Les données récoltées ont vocation à alimenter les bases de données locales (FunGuy hébergée à Ecofog), nationale (INPN) et internationales (GBIF, GenBank, UNITE). Ce travail d'inventaire contribue à améliorer de manière significative les connaissances sur les espèces de champignons présentes sur le territoire, leurs distributions et écologies, *in fine* à mieux comprendre les facteurs structurant les communautés et donc à améliorer les modèles de dynamique de la biodiversité face aux changements globaux attendus dans la région. De plus, ces données sont essentielles pour mieux estimer la biodiversité régionale et aider les porteurs d'enjeux dans la délimitation des zones à protéger.

## 2. Règles d'assemblages et interactions biotiques

Des travaux synthétisés plus haut il ressort que, dans un milieu hyperdiverse tel que la forêt tropicale humide, des mécanismes différents s'appliquent pour réguler les assemblages et

---

<sup>26</sup> Projet BING (Biodiversité Négligée de Guyane : de la connaissance à la valorisation) PO-FEDER 2016-2019, coordonné par Jérôme Orivel (EcoFoG)

structurer les communautés fongiques (Nemergut et al., 2013). J'ai montré qu'à l'échelle locale, les communautés fongiques sont plutôt sous l'effet d'un processus de niche et structurées par des paramètres environnementaux tels que la topographie locale, le type de sol ou la chimie des litières (Schimann et al., 2017, chapitre 2-iii). De plus, nous avons mis en évidence que les processus neutres ou de niche contribuent différemment aux assemblages dans les sols selon le niveau trophique du fait d'une mise à l'échelle spatiale, révélant ainsi l'importance de la taille des organismes (Zinger et al., 2018). Dans cette étude, les gradients environnementaux analysés expliquaient très peu la distribution des champignons, probablement du fait d'effets de priorité et de limites de dispersion plus élevés (Powell et al., 2015). Le cadre conceptuel proposé par Nemergut et al. (2013) et Vellend (2010), de même que l'hétérogénéité des habitats associée à une grande diversité qu'offre la Guyane est une opportunité d'étudier les processus qui structurent ces communautés en considérant les limites de dispersion et les interactions biotiques.

Il est maintenant généralement admis que les dynamiques des communautés végétales sont aussi fortement influencées par les interactions entre les racines et les microorganismes pathogènes, symbiotiques et décomposeurs du sol (Bardgett and van der Putten, 2014). Ces effets se manifestent par de nombreux mécanismes positifs (Van der Heijden et al., 1998) ou négatifs (Bradford et al., 2002) qui vont influencer la performance des plantes, changer la disponibilité des nutriments dans les sols, la prédation, etc.. En résumé, les interactions biotiques peuvent changer les capacités des plantes à rivaliser, interagir, se reproduire, se défendre (Bardgett and van der Putten, 2014). Ces effets retour plante-sol ('*Plant-Soil Feedback*', PSF) vont par conséquent aussi influencer sur la composition et la productivité des communautés de plantes et donc le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Les effets de densité-dépendance négative de Janzen-Connell (Bagchi et al., 2014; 2010; Janzen, 1970; Mangan et al., 2010) permettent par exemple le maintien de la coexistence des espèces végétales *via* des effets retour négatifs sur les plantules conspécifiques. Ces questions sont abordées dans le projet NEBEDIV<sup>27</sup> auquel je participe. Il s'agit d'évaluer comment les interactions biotiques - abordées *via* les communautés d'insectes herbivores et les communautés fongiques des racines - façonnent la diversité locale et le turnover des communautés de plantes à l'échelle régionale. L'hypothèse proposée ('*the natural-enemy mediated  $\beta$ -diversity*') postule que deux mécanismes structurent les communautés de plantes à large échelle : i) la variation de structures de communautés des ennemis naturels (insectes et champignons), ii) des modifications de la spécificité d'hôte à travers des gradients environnementaux. Pour cela, un ensemble de parcelles permanentes ont été mises en place au Pérou, en Guyane et au Brésil qui incluent des répliqués des trois habitats principaux des forêts basses d'Amazonie - les forêts de sables blancs, les forêts de plateau et les forêts de bas-fonds - afin de découpler les effets géographiques et abiotiques à cette échelle. Dans ces parcelles, la structure des communautés de plantes, les paramètres abiotiques, les communautés fongiques du sol, les communautés d'insectes et leurs relations sont analysés ainsi que la part de la structure de la communauté de plantes expliquée par les ennemis naturels. Nous nous attendons à trouver une relation positive entre les diversités  $\alpha$  des arbres et des communautés fongiques du sol. Cette relation devrait se maintenir le long des habitats considérés et être plus importante pour les guildes biotrophes (pathogènes, mycorhizes). Une relation non significative suggérerait une faible spécificité d'hôte, plutôt rencontrée chez les champignons saprotrophes. En parallèle, les diversités  $\beta$  des communautés de plantes et champignons devraient être positivement corrélées, suggérant que la spécificité d'hôte influence la  $\beta$ -diversité. Afin d'estimer l'importance de la spécificité d'hôte chez les communautés de champignons dans les habitats ciblés ainsi que le rôle de la phylogénie de l'hôte dans l'établissement de cette spécificité, une dizaine de lignées de plantes a été ciblée pour lesquelles des espèces ou des morpho-espèces communes se trouvent dans les trois habitats et les trois régions. Pour ces lignées et dans chaque parcelle, des racines et les insectes présents sur des plantes juvéniles ont été échantillonnés et caractérisés par métabarcoding. Cela permettra d'estimer dans quelle mesure les champignons hébergés dans les racines (pathogènes et mycorhiziens) sont

---

<sup>27</sup> Projet ANR NEBEDIV (Le rôle des ennemis naturels dans la diversité beta des arbres tropicaux), coordonné par Christopher Baraloto (ICTB, Miami, Floride)

spécifiques de lignées de plantes ayant des distributions environnementales et géographiques larges. Au préalable, les données collectées sur les traits racinaires (longueur spécifique de racine (SRL), densité racinaire (RTD) ou diamètre moyen) ont été analysées à travers deux stages<sup>28</sup> et ont montré que le filtrage environnemental et la phylogénie de la plante sont des facteurs importants expliquant la variabilité interspécifique des traits racinaires. Ils montrent aussi une relation non linéaire entre les traits racinaires et l'anatomie des racines et indiquent un cadre multidimensionnel qui remet en cause le 'Root Economic Spectrum' proposé par Craine et al. (2001). De plus dans une analyse très préliminaire, il apparaît que la composition des communautés fongiques racinaires est en partie influencée par les traits racinaires liés à l'absorption. Ces résultats nous ont poussé à proposer un sujet de thèse<sup>29</sup> afin de comprendre la distribution des espèces d'arbres en fonction i) de l'accès aux ressources, ii) des stratégies d'acquisition de ces ressources et iii) des interactions plantes-microorganismes racinaires.

J'étudie aussi les effets du microbiome des plantes sur leur fonctionnement et les répercussions éventuelles sur l'écosystème, en particulier le rôle de la sécheresse<sup>30</sup>. Les modèles de changement globaux actuels prévoient que l'Amazonie devrait être soumise de plus en plus fréquemment à des événements de sécheresse intense (Cox et al., 2004). Il reste beaucoup d'incertitudes sur la réponse de la végétation, et des écosystèmes plus largement, face à ces modifications climatiques (Joetzjer et al., 2014; Powell et al., 2013). Bien que des différences de réponse à la sécheresse aient déjà été décrites et intégrées dans les modèles prédictifs, ces derniers se réfèrent à trop peu d'espèces. Il est donc nécessaire d'élargir le panel des espèces étudiées afin d'améliorer les connaissances sur la variabilité interspécifique des espèces végétales. Pour cela, le projet DROUGHT prévoit d'estimer les stratégies de réponse d'un grand nombre d'arbres, de lianes, et d'épiphytes (mécanismes physiologiques et morphologiques d'évitement ou de tolérance), d'identifier de potentiels compromis fonctionnels, et d'évaluer le rôle du microbiome de la phyllosphère dans les mécanismes mis en jeu par les plantes. La fitness des plantes est affectée par les relations symbiotiques transmises entre générations (Zilber-Rosenberg and Rosenberg, 2008), et la communauté microbienne diverse de l'hobionte (la plante et ses microorganismes associés) favorise ses adaptations et donc *in fine* son évolution. Plusieurs décennies de recherche ont démontré l'importance des mycorhizes dans la santé des plantes et leur rôle dans la nutrition et l'acquisition de l'eau (Augé, 2001). Des différences de comportement entre les différents types de mycorhizes ont été mises en évidence, avec en particulier des effets négatifs ou positifs des mycorhizes à arbuscules sur la résistance des plantes à la sécheresse, ce type de mycorhize explorant de moins longues distances à partir des racines que les ectomycorhizes (Agerer, 2001). Des expériences d'exclusion d'eau ont montré que la sécheresse modifie fortement les communautés d'ectomycorhizes (Valdès et al, 2006) et favorise certaines espèces (Richard et al, 2011). Par ailleurs, les tiges et les feuilles hébergent elles aussi une grande diversité d'espèces bactériennes et fongiques épiphytes et endophytes (Vorholt, 2012). Ces communautés sont intimement liées à leur plante hôte et influencent leur fitness (Kembel & Mueller, 2014b), limitent les attaques des pathogènes (Arnold et al., 2003), restreignent le recrutement des plantules (Álvarez-Loayza et al., 2011) et peuvent améliorer la tolérance à la sécheresse (Rodriguez et al., 2009), même si le mécanisme en jeu n'a été élucidé que dans peu de cas (Nagabhyru et al., 2013). Leur ubiquisme et les traces trouvées dans des fossiles suggèrent que les champignons endophytes pourraient être impliqués dans la colonisation des terres par les plantes (Rodriguez and Redman, 2008). Le dispositif de parcelles permanentes de Guyafor est idéal pour proposer des réponses puisqu'il est établi le long du gradient de pluviométrie et de sol contrasté existant en Guyane. De plus, nous bénéficions des inventaires forestiers associés aux différentes données environnementales accumulés à EcoFoG depuis quelques années. L'objectif sera de mieux comprendre quelles propriétés du microbiote peuvent être indicatrices de l'état hydrique de l'arbre mais aussi d'établir si certaines espèces d'arbres se révèlent plus tolérantes parce qu'elles

<sup>28</sup> Stages de M1 et M2 Louise Authier, Master BEE, Parcours Biodiversité Végétale et Gestion des Ecosystème Tropicaux, Montpellier, 2017,2018

<sup>29</sup> AO Thèse CEBA 2019. Co-encadrement H Schimann & C Baraloto

<sup>30</sup> Projet Stratégique du CEBA DROUGHT (Functional Diversity and response to drought in tropical forests) 2016-2019

hébergent des espèces bactériennes et fongiques particulières. Pour cela, une première étude s'est focalisée sur le site expérimental de Paracou où plus de 150 arbres appartenant à 32 espèces d'Angiospermes ont été échantillonnés. Sur les tiges feuillées récoltées, a été mesuré un ensemble de traits fonctionnels foliaires ainsi que des traits hydrauliques liés à la résistance à la sécheresse. En parallèle les communautés fongiques et bactériennes dans les tiges et les feuilles ont été caractérisées par métabarcoding. Les données produites ont été analysées au cours d'un stage de M2<sup>31</sup> et montrent des corrélations entre la composition du microbiote et certains traits fonctionnels mais aussi entre le microbiote des tiges et la tolérance à la cavitation. Les variations de ces corrélations seront étudiées sur des espèces d'arbres co-occurentes le long du gradient de sécheresse présent en Guyane.

L'objectif est aussi de quantifier les effets positifs, négatifs ou neutres du microbiote de la phyllosphère sur la physiologie des arbres en milieu tropical. La structuration particulière de la forêt tropicale – forte diversité de la chimie des feuilles (Hättenschwiler et al., 2008), un fort gradient de lumière et d'humidité depuis la canopée jusqu'au sol (Calder, 2001), des sols pauvres en azote – génère une stratification verticale des communautés microbiennes de la phyllosphère (Izuno et al., 2016) ainsi qu'un apport non négligeable d'azote aux arbres via les communautés de diazotrophes des feuilles fixant l'azote atmosphérique (Freiberg, 1998; Fűrnkranz et al., 2008; Moyes et al., 2016; Sengupta et al., 1981). Ces caractéristiques contrastées sont une bonne opportunité d'étudier les liens entre la structure des communautés microbiennes de la phyllosphère et leur fonctionnement le long des gradients au sein de la canopée<sup>32</sup>. Les données moléculaires générées associées à des mesures de traits fonctionnels des espèces végétales permettront aussi d'éclairer les liens de ces communautés avec leur hôte, en les considérant comme un trait fonctionnel potentiel (Compant et al., 2010) et en analysant comment elles arbitrent les autres traits de la plante (Friesen et al., 2011).

Le défi majeur de l'Écologie est maintenant d'arriver à prédire les conséquences écologiques des changements globaux – climat, changement d'usage, perturbations – afin de proposer des stratégies d'adaptation efficaces et d'atténuation (Díaz et al., 2015; Thuiller et al., 2013). Cela passe non seulement par l'estimation des changements des aires de distribution et des performances des espèces face aux modifications de leurs environnements mais surtout une bonne estimation des interactions entre les espèces. Les modifications des interactions engendrent probablement des effets en cascade dont les conséquences non-linéaires peuvent amener des changements irréversibles et rapides à large échelle (Scheffer et al., 2012). Jusqu'à récemment, les modèles de prédiction ne considéraient les interactions trophiques et la compétition interspécifique qu'à petite échelle mais estimer la direction et l'amplitude de l'impact des changements sur les interactions est tout autant crucial pour prédire les processus et le devenir des communautés (Laliberté & Tylianakis, 2012; Tylianakis et al., 2008). Les forêts sont des écosystèmes pertinents pour étudier ces questions du fait des fortes connexions entre les compartiments aériens et souterrains dont les interactions sont maintenant relativement bien décrites (Bardgett & van der Putten, 2014). Elles sont présentes sur l'ensemble du globe dans différents biomes sous des pressions anthropiques variées et ont été identifiées comme des points de bascule car soumises à des transitions critiques (Lenton et al., 2008). Cela permet de décrire les assemblages multi-trophiques et leurs interactions à des échelles biogéographiques et de comprendre leurs réponses face à l'isolement spatial et à des gradients environnementaux et anthropiques. Dans ce projet<sup>33</sup>, plus spécifiquement, les réseaux de co-occurrence de la biodiversité sont abordés *via* les trois grands domaines de la vie (Eucaryotes, Bactéries et Archées) caractérisés par du métabarcoding dans des parcelles forestières disséminées le long de gradients environnementaux et anthropiques en milieux tropical, tempéré et boréal. Les objectifs finaux sont de donner une description biogéographique de la robustesse des réseaux de co-occurrence de forêts face aux filtres climatiques, environnementaux et anthropiques régionaux. Dans ce projet ambitieux mais reposant

<sup>31</sup> Stage M2 BEC, Université de Bordeaux, 2018, Dinia Cartry. Co-encadrement Corinne Vacher et moi-même

<sup>32</sup> Projet annuel CEBA VERTIGE (VERTical stratification and functioning of the funGal and bactErial microbial communities in the canopy of a tropical rainforest)

<sup>33</sup> Projet ANR GLOBNETS (Global Biogeography of ecological networks in forest ecosystems), coordonné par Wilfried Thuiller (LECA Grenoble)

sur une bonne collaboration des équipes, je m'intéresserai plus particulièrement à la biogéographie des champignons du sol et à leurs relations avec les communautés de plantes : i) en apportant un regard nouveau sur l'hypothèse d'un gradient latitudinal de diversité pour différents groupes taxonomiques et l'influence des facteurs abiotiques ; ii) en explorant les co-variations entre les communautés fonctionnelles fongiques (saprotrophes, biotrophes) et celles de plantes et leurs causes sous-jacentes.

Certaines lignées de champignons semblent relativement ubiquistes : les Archaeorhizomycètes (Rosling et al., 2011) ainsi que certains genres ectomycorhiziens tels que les *Russula* ou les *Amanita* que l'on trouve un peu partout (Looney et al., 2016; Pöhlme et al., 2013; Tedersoo et al., 2014b). Malgré tout, il est maintenant clairement établi que la plupart des espèces de Champignons ne sont pas cosmopolites et que les patrons de distributions de la diversité spécifique peuvent être fortement influencés par le climat ou encore l'isolement (Peay et al., 2016). Kõljalg et al. (2013), Meiser et al. (2013), Talbot et al. (2014) ont démontré, à partir de jeux de données moléculaires, l'existence de patrons biogéographiques mais aussi une forme d'endémisme des champignons au niveau d'écorégions ou de continents. En particulier, Talbot et al. (2014) montrent, le rôle majeur de la limite de dispersion dans la structuration des communautés fongiques du sol à l'échelle du continent nord-américain de manière parallèle à ce qui est observé pour les plantes ou les animaux mais associé à une forte redondance fonctionnelle qui semble agir à un niveau local. A l'échelle du paysage, la limitation de dispersion n'est que partiellement stochastique puisque une part de sa variation peut être prédite par des différences interspécifiques de capacité de dispersion et des affinités d'habitats (Peay & Bruns, 2014). La variabilité spatiale et temporelle de dispersion des propagules serait donc un mécanisme important générant de la variabilité dans la contingence historique et donc dans les interactions biotiques (Fukami, 2015). Au même titre que les effets de priorité (Fukami et al., 2010), les limitations de dispersion peuvent être à l'origine de communautés de champignons très diverses dans l'espace et le temps et donc d'expliquer en partie la distribution de guildes fonctionnelles différentes telles que les pathogènes, les mycorhizes ou les endophytes. Cela est un des objectifs du projet DIAMOND<sup>34</sup>, via des mesures de diversité obtenues par métabarcoding du sol des différents habitats forestiers à l'échelle de la Guyane. L'importance relative des limites de dispersion, de l'environnement et des interactions pourra être analysée à l'échelle de du paysage. Dans ce cadre, les interactions peuvent être antagonistes (distribution des pathogènes) ou mutualistes (distribution des biotrophes). Les modifications et la robustesse des réseaux trophiques du sol le long de gradient de sécheresse et de fertilité des sols seront analysées. Ce types de résultats alimenteront une réflexion plus globale relative à la capacité des interactions biotiques à se maintenir, et donc à maintenir un certain nombre de fonctions écosystémiques, face aux scénarios changements climatiques prévus pour la Guyane.

---

<sup>34</sup> Projet stratégique CEBA DIAMOND (DIsecting And MONitoring amazonian Diversity), 2016-2019, coordonné par Jérôme Murielle (EBD Toulouse) et Jérôme Orivel (EcoFoG, Kourou)

## Bibliographie

- Adeney, J.M., Christensen, N.L., Vicentini, A., Cohn-Haft, M., 2016. White-sand Ecosystems in Amazonia. *Biotropica* 48, 7–23. doi:10.1111/btp.12293
- Aerts, R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79, 439. doi:10.2307/3546886
- Agerer, R., 2001. Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza* 11, 107–114. doi:10.1007/s005720100108
- Aidar, M., Schmidt, S., Moss, G., 2003. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. *Plant, Cell & Environment* 26, 389–399. doi:10.1046/j.1365-3040.2003.00970.x
- Aime, M.C., Brearley, F.Q., 2012. Tropical fungal diversity: closing the gap between species estimates and species discovery. *Biodivers Conserv* 21, 2177–2180. doi:10.1007/s10531-012-0338-7
- Alday, J.G., de Aragón, J.M., de-Miguel, S., Bonet, J.A., 2017. Mushroom biomass and diversity are driven by different spatio-temporal scales along Mediterranean elevation gradients. *Sci. Rep.* 1–11. doi:10.1038/srep45824
- Allen, T.F.H., Giampietro, M., Little, A.M., 2003. Distinguishing ecological engineering from environmental engineering. *Ecological Engineering* 20, 389–407. doi:10.1016/j.ecoleng.2003.08.007
- Allié, E., Péliissier, R., Engel, J., Petronelli, P., Freycon, V., Deblauwe, V., Soucémariadin, L., Weigel, J., Baraloto, C., 2015. Pervasive Local-Scale Tree-Soil Habitat Association in a Tropical Forest Community. *PLoS ONE* 10, e0141488–16. doi:10.1371/journal.pone.0141488
- Andersen, K.M., Mayor, J.R., Turner, B.L., 2017. Plasticity in nitrogen uptake among plant species with contrasting nutrient acquisition strategies in a tropical forest. *Ecology* 98, 1388–1398. doi:10.1002/ecy.1793
- Andersen, K.M., Turner, B.L., 2013. Preferences or plasticity in nitrogen acquisition by understorey palms in a tropical montane forest. *J Ecology* 101, 819–825. doi:10.1111/1365-2745.12070
- Anderson, J., Domsch, K.H., 1978. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 10, 215–221. doi:10.1016/0038-0717(78)90099-8
- Arnold, A.E., Lutzoni, F., 2007. Diversity and host range of foliar fungal endophytes: are tropical leaves biodiversity hotspots? *Ecology* 88, 541–549. doi:10.1890/05-1459
- Arnold, A.E., Mejia, L.C., Kyllö, D., Rojas, E.I., Maynard, Z., Robbins, N., Herre, E.A., 2003. Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 15649–15654. doi:10.1073/pnas.2533483100
- Assessment, M.E., 2005. Ecosystems and human well-being.
- Augé, R.M., 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11, 3–42. doi:10.1007/s005720100097
- Álvarez-Loayza, P., White, J.F., Torres, M.S., Balslev, H., Kristiansen, T., Svenning, J.-C., Gil, N., 2011. Light Converts Endosymbiotic Fungus to Pathogen, Influencing Seedling Survival and Niche-Space Filling of a Common Tropical Tree, *Iriartea deltoidea*. *PLoS ONE* 6, e16386–8. doi:10.1371/journal.pone.0016386
- Bagchi, R., Gallery, R.E., Gripenberg, S., Gurr, S.J., Narayan, L., Addis, C.E., Freckleton, R.P., Lewis, O.T., 2014. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature* 1–12. doi:10.1038/nature12911
- Bagchi, R., Swinfield, T., Gallery, R.E., Lewis, O.T., Gripenberg, S., Narayan, L., Freckleton, R.P., 2010. Testing the Janzen-Connell mechanism: pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology Letters* 13, 1262–1269. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01520.x
- Bahram, M., Kohout, P., Anslan, S., Harend, H., Abarenkov, K., Tedersoo, L., 2015. Stochastic distribution of small soil eukaryotes resulting from high dispersal and drift in a local environment 10, 885–896. doi:10.1038/ismej.2015.164
- Baird, D.J., Hajibabaei, M., 2012. Biomonitoring 2.0: a new paradigm in ecosystem assessment made possible by next-generation DNA sequencing. *Mol Ecol* 21, 2039–2044. doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05519.x
- Baltazar, J.M., Ryvarden, L., Gibertoni, T.B., 2010. The genus *Coltricia* in Brazil: new records and two new species. *Mycologia* 102, 1253–1262. doi:10.3852/09-227
- Baraloto, C., Hardy, O.J., Paine, C.E.T., Dexter, K.G., Cruaud, C., Dunning, L.T., Gonzalez, M.-A., Molino, J.-F., Sabatier, D., Savolainen, V., Chave, J., 2012. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *J Ecology* 100, 690–701. doi:10.1111/j.1365-2745.2012.01966.x
- Baraloto, C., Rabaud, S., Molto, Q., Blanc, L., Fortunel, C., Hérault, B., Dávila, N., Mesones, I., Rios, M., Valderrama, E., Fine, P.V.A., 2011. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biol* 17, 2677–2688. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02432.x
- Barantal, S., Schimann, H., Fromin, N., Hättenschwiler, S., 2014. C, N and P fertilization in an Amazonian rainforest supports stoichiometric dissimilarity as a driver of litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, 20141682–20141682. doi:10.1098/rspb.2014.1682
- Barantal, S., Schimann, H., Fromin, N., Hättenschwiler, S., 2012. Nutrient and Carbon Limitation on Decomposition in an Amazonian Moist Forest. *Ecosystems* 15, 1039–1052. doi:10.1007/s10021-012-9564-9
- Barberan, A., 2014. The microbial contribution to macroecology 1–8. doi:10.3389/fmicb.2014.00203/abstract
- Barberan, A., McGuire, K.L., Wolf, J.A., Jones, F.A., Wright, S.J., Turner, B.L., Essene, A., Hubbell, S.P., Faircloth, B.C., Fierer, N., 2015. Relating belowground microbial composition to the taxonomic, phylogenetic, and functional trait distributions of trees in a tropical forest. *Ecology Letters* 18, 1397–1405. doi:10.1111/ele.12536
- Bardgett, R., 2002. Causes and consequences of biological diversity in soil. *Zoology* 105, 367–375. doi:10.1078/0944-2006-00072
- Bardgett, R.D., van der Putten, W.H., 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 515, 505–511. doi:10.1038/nature13855
- Barnes, C.J., Maldonado, C., Frøsvlev, T.G., Antonelli, A., Rønsted, N., 2016. Unexpectedly High Beta-Diversity of Root-Associated Fungal Communities in the Bolivian Andes. *Front. Microbiol.* 7, 281–13. doi:10.3389/fmicb.2016.01377
- Baseia, I.G., Silva, B.D.B., Ishikawa, N.K., Soares, J.V.C., França, I.F., Ushijima, S., Maekawa, N., Martín, M.P., 2016. Discovery or Extinction of New *Scleroderma* Species in Amazonia? *PLoS ONE* 11, e0167879–19. doi:10.1371/journal.pone.0167879
- Bastida, F., Zsolnay, A., Hernández, T., García, C., 2008. Past, present and future of soil quality indices: A biological perspective. *Geoderma* 147, 159–171. doi:10.1016/j.geoderma.2008.08.007
- Bates, S.T., Clemente, J.C., Flores, G.E., Walters, W.A., Parfrey, L.W., Knight, R., Fierer, N., 2012. Global biogeography of highly diverse protistan communities in soil. *The ISME Journal* 7, 652–659. doi:10.1038/ismej.2012.147
- Bálint, M., Schmidt, P.-A., Sharma, R., Thines, M., Schmitt, I., 2014. An Illumina metabarcoding pipeline for fungi. *Ecol Evol* 4, 2642–2653. doi:10.1002/ece3.1107
- Bending, G.D., Turner, M.K., Rayns, F., Marx, M.-C., Wood, M., 2004. Microbial and biochemical soil quality indicators and their potential for differentiating areas under contrasting agricultural management regimes. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 1785–1792. doi:10.1016/j.soilbio.2004.04.035
- Bennett, J.A., Maherali, H., Reinhart, K.O., Lekberg, Y., Hart, M.M., Klironomos, J., 2017. Plant-soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population

- dynamics. *Science* 355, 181–184. doi:10.1126/science.aai8212
- Béreau, M., Garbaye, J., 1994. First observations on the root morphology and symbioses of 21 major tree species in the primary tropical rain forest of French Guyana. *Annales des Sciences Forestières* 51, 407–416. doi:10.1051/forest:19940406
- Béreau, M., Gazel, M., Garbaye, J., 1997. Les symbioses mycorhiziennes des arbres de la forêt tropicale humide de Guyane française. *Canadian Journal of Botany* 75, 711–716. doi:10.1139/b97-080
- Bie, T., Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., Hampel, H., Denys, L., Vanhecke, L., Gucht, K., Wichelen, J., Vyverman, W., Declerck, S.A.J., 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters* 15, 740–747. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01794.x
- Blaxter, M., Mann, J., Chapman, T., Thomas, F., Whitton, C., Floyd, R., Abebe, E., 2005. Defining operational taxonomic units using DNA barcode data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360, 1935–1943. doi:10.1098/rstb.2005.1725
- Bohannan, B., Lenski, R.E., 2000. The relative importance of competition and predation varies with productivity in a model community. *The American Naturalist* 156, 329–340. doi:10.1086/303393
- Bradford, M.A., Jones, T.H., Bardgett, R.D., Black, H., 2002. Impacts of soil faunal community composition on model grassland ecosystems. *Science* 298 (5593), 615–618. doi:10.1126/science.1075898
- Braga-Neto, R., Luizão, R.C.C., Magnusson, W.E., Zuquim, G., de Castilho, C.V., 2007. Leaf litter fungi in a Central Amazonian forest: the influence of rainfall, soil and topography on the distribution of fruiting bodies. *Biodivers Conserv* 17, 2701–2712. doi:10.1007/s10531-007-9247-6
- Briones, M.J.I., 2014. Soil fauna and soil functions: a jigsaw puzzle. *Frontiers in Environmental Science* 2. doi:10.3389/fenvs.2014.00007
- Brose, U., Dunne, J.A., Montoya, J.M., Petchey, O.L., Schneider, F.D., Jacob, U., 2012. Climate change in size-structured ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367, 2903–2912. doi:10.1098/rstb.2012.0232
- Brulé, S., Touroult, J., 2014. Insects of French Guiana: a baseline for diversity and taxonomic effort. *ZK* 434, 111–130. doi:10.3897/zookeys.434.7582
- Bueno, C.G., Marin, C., Silva-Flores, P., Aguilera, P., Godoy, R., 2017. Think globally, research locally: emerging opportunities for mycorrhizal research in South America. *New Phytologist* 215, 1306–1309. doi:10.1111/nph.14709
- Buée, M., Reich, M., Murat, C., Morin, E., Nilsson, R.H., Uroz, S., Martin, F., 2009. 454 Pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *New Phytologist* 184, 449–456. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.03003.x
- Calder, I.R., 2001. Canopy processes: implications for transpiration, interception and splash induced erosion, ultimately for forest management and water resources, in: *Tropical Forest Canopies: Ecology and Management*, Forestry Sciences. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 203–214. doi:10.1007/978-94-017-3606-0\_16
- Caldwell, B.A., 2005. Enzyme activities as a component of soil biodiversity: A review. *Pedobiologia* 49, 637–644. doi:10.1016/j.pedobi.2005.06.003
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M.I., Gonzalez, A., 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98, 572–592. doi:10.3732/ajb.1000364
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 114, E6089–E6096. doi:10.1073/pnas.1704949114
- Chase, J.M., Myers, J.A., 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366, 2351–2363. doi:10.1098/rstb.2011.0063
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 343–366. doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343
- Chodak, M., Ludwig, B., Khanna, P., 2002. Use of near infrared spectroscopy to determine biological and chemical characteristics of organic layers under spruce and beech stands. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 165 (1), 27–33. doi:10.1002/1522-2624(200202)165:1<27::aid-jpln27>3.0.co;2-a
- Cohen-Nabeiro, A., Lopez, R., Roger, M., Kelle, L., 2017. Profil d'écosystème de la Guyane Française - Région Amazonie Européenne (contrat de service No. 07.0307.2013/666363/SER/B2) - Programme BEST, Union Européenne
- Coleman, D.C., 2012. Chapter 128 - Soil Biota, Soil Systems, and Processes, *Encyclopedia of Biodiversity*. Elsevier Ltd. doi:10.1016/B978-0-12-384719-5.00128-3
- Compant, S., van der Heijden, M.G.A., Sessitsch, A., 2010. Climate change effects on beneficial plant-microorganism interactions. *FEMS Microbiology Ecology* no-no. doi:10.1111/j.1574-6941.2010.00900.x
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302–1310. doi:10.1126/science.199.4335.1302
- Coq, S., Souquet, J.M., Meudec, E., Cheynier, V., 2010. Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rain forest of French Guiana. *Ecology* 91, 2080–2091. doi:10.1890/09-1076.1
- Cornelissen, J.H.C., 1996. An Experimental Comparison of Leaf Decomposition Rates in a Wide Range of Temperate Plant Species and Types. *J Ecology* 84, 573–582.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., van den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260. doi:10.1038/387253a0
- Courtecuisse, R., Samuëls, G.J., Hoff, M., 1996. Check-list of fungi from French Guiana. *Mycotaxon* 57, 1–85
- Couteaux, M.M., Bottner, P., Berg, B., 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 63–66. doi:10.1016/s0169-5347(00)88978-8
- Cox, P.M., Betts, R.A., Collins, M., Harris, P.P., Huntingford, C., Jones, C.D., 2004. Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. *Theor Appl Climatol* 78, 1–20. doi:10.1007/s00704-004-0049-4
- Craine, J.M., Elmore, A.J., Aida, M.P.M., Bustamante, M., Dawson, T.E., Hobbie, E.A., Kahmen, A., Mack, M.C., McLaughlan, K.K., Michelsen, A., Nardoto, G.B., Pardo, L.H., Peñuelas, J., Reich, P.B., Schuur, E.A.G., Stock, W.D., Templer, P.H., Virginia, R.A., Welker, J.M., Wright, I.J., 2009. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. *New Phytologist* 183, 980–992. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.02917.x
- Creer, S., Deiner, K., Frey, S., Porazinska, D., Taberlet, P., Thomas, W.K., Potter, C., Bik, H.M., 2016. The ecologist's field guide to sequence-based identification of biodiversity. *Methods Ecol Evol* 7, 1008–1018. doi:10.1111/2041-210X.12574
- Da Silva, J.M.C., Rylands, A.B., Da Fonseca, G.A.B., 2005. The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. *Conservation Biology* 19, 689–694. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00705.x
- Dale, V.H., Beyeler, S.C., 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1, 3–10. doi:10.1016/s1470-160x(01)00003-6
- Darcy, J.L., Lynch, R.C., King, A.J., Robeson, M.S., Schmidt, S.K., 2011. Global Distribution of Polaromonas Phylotypes - Evidence for a Highly Successful Dispersal Capacity. *PLoS ONE* 6, e23742–7. doi:10.1371/journal.pone.0023742
- de Groot, R.S., Wilson, M.A., Boumans, R., 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* 41, 393–408. doi:10.1016/s0921-8009(02)00089-7
- de Wit, R., Bouvier, T., 2006. "Everything is everywhere, but the environment selects;" what did Baas Becking and Beijerinck really say? *Environ Microbiol* 8, 755–758. doi:10.1111/j.1462-2920.2006.01017.x
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B.,

- Ben Collen, 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345, 401–406. doi:10.1126/science.1251817
- Díaz, S., Demissew, S., Joly, C., Lonsdale, W.M., Larigauderie, A., 2015. A Rosetta Stone for Nature's Benefits to People. *PLoS Biol* 13, e1002040. doi:10.1371/journal.pbio.1002040
- Dominati, E., Patterson, M., Mackay, A., 2010. A framework for classifying and quantifying the natural capital and ecosystem services of soils. *Ecological Economics* 69, 1858–1868. doi:10.1016/j.ecolecon.2010.05.002
- Dykhuizen, D.E., 1998. Santa Rosalia revisited: Why are there so many species of bacteria? *Antonie van Leeuwenhoek* 73, 25–33. doi:10.1023/A:1000665216662
- Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Ngai, J.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., Smith, J.E., 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10, 1135–1142. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x
- Ettema, C., Wardle, D.A., 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 177–183. doi:10.1016/s0169-5347(02)02496-5
- Fanin, N., Barantal, S., Fromin, N., Schimann, H., Schevin, P., Hättenschwiler, S., 2012. Distinct Microbial Limitations in Litter and Underlying Soil Revealed by Carbon and Nutrient Fertilization in a Tropical Rainforest. *PLoS ONE* 7, e49990–11. doi:10.1371/journal.pone.0049990
- Fanin, N., Hättenschwiler, S., Barantal, S., Schimann, H., Fromin, N., 2011. Does variability in litter quality determine soil microbial respiration in an Amazonian rainforest? *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1014–1022. doi:10.1016/j.soilbio.2011.01.018
- Fanin, N., Hättenschwiler, S., Schimann, H., Fromin, N., 2014. Interactive effects of C, N and P fertilization on soil microbial community structure and function in an Amazonian rain forest. *Function Ecology* 29, 140–150. doi:10.1111/1365-2435.12329
- Ferry, B., Morneau, F.O., Bontemps, J.-D., Blanc, L., Freycon, V., 2010. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *J Ecology* 98, 106–116. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01604.x
- Fierer, N., Jackson, R.B., 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 626–631. doi:10.1073/pnas.0507535103
- Fine, P.V.A., Baraloto, C., 2016. Habitat Endemism in White-sand Forests: Insights into the Mechanisms of Lineage Diversification and Community Assembly of the Neotropical Flora. *Biotropica* 48, 24–33. doi:10.1111/btp.12301
- Finlay, B.J., 2002. Global Dispersal of Free-Living Microbial Eukaryote Species. *Science* 296, 1061–1063. doi:10.1126/science.1070710
- Foley, J.A., Asner, G.P., Costa, M.H., Coe, M.T., DeFries, R., Gibbs, H.K., Howard, E.A., Olson, S., Patz, J., Ramankutty, N., Snyder, P., 2007. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5, 25–32. doi:10.1890/1540-9295(2007)5[25:arfdal]2.0.co;2
- Foley, J.A., Ramankutty, N., Brauman, K.A., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M., Mueller, N.D., O'Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., Balzer, C., Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D., Zaks, D.P.M., 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478, 337–342. doi:10.1038/nature10452
- Fortunel, C., Paine, C.E.T., Fine, P.V.A., Kraft, N.J.B., Baraloto, C., 2013a. Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *J Ecology* 102, 145–155. doi:10.1111/1365-2745.12160
- Fortunel, C., Ruelle, J., Beauchene, J., Fine, P.V.A., Baraloto, C., 2013b. Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. *New Phytologist* 202, 79–94. doi:10.1111/nph.12632
- Fredeen, A.L., Griffin, K., Field, C.B., 1991. Effects of light quantity and quality and soil nitrogen status on nitrate reductase activity in rainforest species of the genus *Piper*. *Oecologia* 86, 441–446. doi:10.1007/BF00317614
- Freiberg, E., 1998. Microclimatic parameters influencing nitrogen fixation in the phyllosphere in a Costa Rican premontane rain forest. *Oecologia* 117, 9–18. doi:10.1007/s004420050625
- Friesen, M.L., Porter, S.S., Stark, S.C., Wettberg, von, E.J., Sachs, J.L., Martinez-Romero, E., 2011. Microbially Mediated Plant Functional Traits. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 42, 23–46. doi:10.1146/annurev-ecolsys-102710-145039
- Fujii, K., 2014. Soil acidification and adaptations of plants and microorganisms in Bornean tropical forests. *Ecol Res* 29, 371–381. doi:10.1007/s11284-014-1144-3
- Fukami, T., 2015. Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 46, 1–23. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110411-160340
- Fukami, T., DICKIE, I.A., Paula Wilkie, J., Paulus, B.C., Park, D., Roberts, A., Buchanan, P.K., Allen, R.B., 2010. Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities. *Ecology Letters* 13, 675–684. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01465.x
- Fürnkranz, M., Wanek, W., Richter, A., Abell, G., Rasche, F., Sessitsch, A., 2008. Nitrogen fixation by phyllosphere bacteria associated with higher plants and their colonizing epiphytes of a tropical lowland rainforest of Costa Rica. *The ISME Journal* 2, 561–570. doi:10.1038/ismej.2008.14
- Gao, C., Shi, N.-N., Liu, Y.-X., Zheng, Y., Ding, Q., Mi, X.-C., Ma, K.-P., Wubet, T., Buscot, F., Guo, L.-D., 2014. Host plant richness explains diversity of ectomycorrhizal fungi: Response to the comment of Tedersoo et al. (2014). *Mol Ecol* 23, 996–999. doi:10.1111/mec.12659
- Gardes, M., Bruns, T.D., 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes - application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol Ecol* 2, 113–118. doi:10.1111/j.1365-294X.1993.tb00005.x
- Gattie, D.K., Smith, M.C., Tollner, E.W., McCutcheon, S.C., 2003. The emergence of ecological engineering as a discipline. *Ecological Engineering* 20, 409–420. doi:10.1016/j.ecoleng.2003.08.003
- Gazis, R., Rehner, S., Chaverri, P., 2011. Species delimitation in fungal endophyte diversity studies and its implications in ecological and biogeographic inferences. *Mol Ecol* 20, 3001–3013. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05110.x
- Geml, J., Pastor, N., Fernandez, L., Pacheco, S., Semenova, T.A., Becerra, A.G., Wicaksono, C.Y., Nouhra, E.R., 2014. Large-scale fungal diversity assessment in the Andean Yungas forests reveals strong community turnover among forest types along an altitudinal gradient. *Mol Ecol* 23, 2452–2472. doi:10.1111/mec.12765
- Gerz, M., Guillermo Bueno, C., Ozinga, W.A., Zobel, M., Moora, M., 2017. Niche differentiation and expansion of plant species are associated with mycorrhizal symbiosis. *J Ecology* 64, 111–12. doi:10.1111/1365-2745.12873
- Gessner, M.O., Swan, C.M., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H., Hättenschwiler, S.H., 2010. Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution* 1–9. doi:10.1016/j.tree.2010.01.010
- Gómez-Hernández, M., Williams-Linera, G., 2011. Diversity of macromycetes determined by tree species, vegetation structure, and microenvironment in tropical cloud forests in Veracruz, Mexico. *Botany* 89, 203–216. doi:10.1139/B11-007
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bräthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., Zobel, M., 2011. Ecological assembly rules in plant communities - approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87, 111–127. doi:10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x
- Green, J., Bohannan, B.J.M., 2006. Spatial scaling of microbial biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 501–507. doi:10.1016/j.tree.2006.06.012
- Gruhn, G., Schimann, H., Roy, M., 2014. Description et phylogénie de *Hypochnicium microsporium*, une nouvelle espèce corticiôide néotropical. *Bulletin de la Société Mycologique Française* 130, 301–314.
- Grupe, A.C., II, Vasco-Palacios, A.M., Smith, M.E., Boekhout, T., Henkel, T.W., 2017. Sarcodon in the Neotropics II: four new species from Colombia and a key to the regional species. *Mycologia* 108, 791–805. doi:10.3852/15-254
- Guevara, J.E., Damasco, G., Baraloto, C., Fine, P.V.A., Peñuela, M.C., Castilho, C., Vincentini, A., Cárdenas, D., Wittmann,

- F., Targhetta, N., Phillips, O., Stropp, J., Amaral, I., Maas, P., Monteagudo, A., Jimenez, E.M., Thomas, R., Brienen, R., Duque, A., Magnusson, W., Ferreira, C., Honorio, E., de Almeida Matos, F., Arevalo, F.R., Engel, J., Petronelli, P., Vásquez, R., Steege, ter, H., 2016. Low Phylogenetic Beta Diversity and Geographic Neo-endemism in Amazonian White-sand Forests. *Biotropica* 48, 34–46. doi:10.1111/btp.12298
- Guitet, S., Brunaux, O., de Granville, J.J., Gonzalez, S., 2015a. Catalogue des habitats forestiers de Guyane.
- Guitet, S., Comu, J.-F., Brunaux, O., Betbeder, J., Carozza, J.-M., Richard-Hansen, C., 2013. French Guiana landforms and geomorphologic landscapes 1–1.
- Guitet, S., Pélissier, R., Brunaux, O., Jaouen, G., Sabatier, D., 2015b. Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodivers Conserv* 1–23. doi:10.1007/s10531-014-0854-8
- Hanson, C.A., Fuhrman, J.A., Horner-Devine, M.C., Martiny, J.B.H., 2012. Beyond biogeographic patterns: processes shaping the microbial landscape. *Nat Rev Micro* 10, 497–506. doi:10.1038/nrmicro2795
- Harpole, W.S., Ngai, J.T., Cleland, E.E., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Bracken, M.E.S., Elser, J.J., Gruner, D.S., Hillebrand, H., Shurin, J.B., Smith, J.E., 2011. Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters* 14, 852–862. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01651.x
- Harris, J., 2009. Soil Microbial Communities and Restoration Ecology: Facilitators or Followers? *Science* 325, 573–574. doi:10.1126/science.1172975
- Hart, M.M., Aleklett, K., Chagnon, P.-L., Egan, C., Ghignone, S., Helgason, T., Lekberg, Y., Opik, M., Pickles, B.J., Waller, L., 2015. Navigating the labyrinth: a guide to sequence-based, community ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 207, 235–247. doi:10.1111/nph.13340
- Hawksworth, D.L., 2001. The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. *Mycological Research* 105, 1422–1432. doi:10.1017/S0953756201004725
- Hättenschwiler, S., Aeschlimann, B., Coûteaux, M.-M., Roy, J., Bonal, D., 2008. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. *New Phytologist* 179, 165–175. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02438.x
- Hättenschwiler, S., Jørgensen, H.B., 2010. Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. *J Ecology* 98, 754–763. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01671.x
- Heilmann-Clausen, J., Barron, E.S., Boddy, L., Dahlberg, A., Griffith, G.W., Nordén, J., Ovaskainen, O., Perini, C., Senn-Irlet, B., Halme, P., 2014. A fungal perspective on conservation biology. *Conservation Biology* 29, 61–68. doi:10.1111/cobi.12388
- Henkel, T.W., Aime, M.C., Chin, M.M.L., Miller, S.L., Vilgalys, R., Smith, M.E., 2012. Ectomycorrhizal fungal sporocarp diversity and discovery of new taxa in Dickeya monodominant forests of the Guiana Shield. *Biodivers Conserv* 21, 2195–2220. doi:10.1007/s10531-011-0166-1
- Henkel, T.W., Obase, K., Husbands, D., Uehling, J.K., Bonito, G., Aime, M.C., Smith, M.E., 2017. New Boletaceae taxa from Guyana: *Binderoboletus segoigen*. and sp. nov., *Guyanaporus albipodusgen*. and sp. nov., *Singerocomus rubriflavusgen*. and sp. nov., and a new combination for *Xerocomus inundabilis*. *Mycologia* 108, 157–173. doi:10.3852/15-075
- Henkel, T.W., Terborgh, J., Vilgalys, R.J., 2002. Ectomycorrhizal fungi and their leguminous hosts in the Pakaraima Mountains of Guyana. *Mycological Research* 106, 515–531. doi:10.1017/S0953756202005919
- Henkel, T.W., Wilson, A.W., Aime, M.C., Dierks, J., Uehling, J.K., Roy, M., Schimann, H., Warchow, F., Mueller, G.M., 2014. Cantharellaceae of Guyana II: New species of *Craterellus*, new South American distribution records for *Cantharellus guyanensis* and *Craterellus excelsus*, and a key to the Neotropical taxa. *Mycologia* 106, 307–324. doi:10.3852/106.2.307
- Hibbett, D.S., 2016. The invisible dimension of fungal diversity. *Science* 351, 1150. doi:10.1126/science.aad5686
- Hibbett, D.S., Ohman, A., Kirk, P.M., 2009. Fungal ecology catches fire. *New Phytologist* 184, 279–282. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.03042.x
- Hibbett, D.S., Taylor, J.W., 2013. Fungal systematics: is a new age of enlightenment at hand? *Nat Rev Micro* 1–5. doi:10.1038/nrmicro2942
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., Mayfield, M.M., 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 43, 227–248. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411
- Hobbie, E.A., Höglberg, P., 2012. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics. *New Phytologist* 196, 367–382. doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04300.x
- Horellou, A., Dore, A., Herard, K., Sibley, J.-P., 2013. Guide méthodologique pour l'inventaire continu des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF) en milieu continental. MNHN-SPN.
- Houlton, B.Z., Sigman, D.M., 2007. A climate-driven switch in plant nitrogen acquisition within tropical forest communities, in: Presented at the Proceedings of the National Academy of . . . , pp. 8902–8906. doi:10.1073/pnas.0609935104
- Hubbell, S.P., 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Funct Ecology* 19, 166–172. doi:10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x
- Hughes, K.W., Petersen, R.H., Lickey, E.B., 2009. Using heterozygosity to estimate a percentage DNA sequence similarity for environmental species' delimitation across basidiomycete fungi. *New Phytologist* 182, 795–798. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.02802.x
- IUCN, 2016. Standard mondial pour l'identification des Zones Clés pour la Biodiversité. IUCN, Gland, Suisse.
- Izuno, A., Kanzaki, M., Arachawakom, T., Wachrinrat, C., Isagi, Y., 2016. Vertical Structure of Phyllosphere Fungal Communities in a Tropical Forest in Thailand Uncovered by High-Throughput Sequencing. *PLoS ONE* 11, e0166669–23. doi:10.1371/journal.pone.0166669
- Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist* 104, 501–528. doi:10.1086/282687
- Jessup, C.M., Kassen, R., Forde, S.E., Kerr, B., Buckling, A., Rainey, P.B., Bohannan, B.J.M., 2004. Big questions, small worlds: microbial model systems in ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 189–197. doi:10.1016/j.tree.2004.01.008
- Joetzier, E., Delire, C., Douville, H., Ciais, P., Decharme, B., Fisher, R., Christoffersen, B., Calvet, J.C., da Costa, A.C.L., Ferreira, L.V., Meir, P., 2014. Predicting the response of the Amazon rainforest to persistent drought conditions under current and future climates: a major challenge for global land surface models. *Geosci. Model Dev.* 7, 2933–2950. doi:10.5194/gmd-7-2933-2014
- Joffre, R., Ågren, G.I., Gillon, D., Bosatta, E., 2001. Organic matter quality in ecological studies: theory meets experiment. *Oikos* 93, 451–458. doi:10.1034/j.1600-0706.2001.930310.x
- Jumpponen, A., Jones, K.L., 2009. Massively parallel 454 sequencing indicates hyperdiverse fungal communities in temperate *Quercus macrocarpa* phyllosphere. *New Phytologist* 184, 438–448. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.02990.x
- Kahmen, A., Renker, C., Unsicker, S.B., Buchmann, N., 2006. Niche Complementarity for Nitrogen: An Explanation for the Biodiversity and Ecosystem Functioning Relationship? *Ecology* 87, 1244–1255. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[1244:NCFNAE]2.0.CO;2
- Kembel, S.W., Mueller, R.C., 2014a. Plant traits and taxonomy drive host associations in tropical phyllosphere fungal communities 1. *Botany* 92, 303–311. doi:10.1139/cjb-2013-0194
- Kembel, S.W., Mueller, R.C., 2014b. Plant traits and taxonomy drive host associations in tropical phyllosphere fungal communities 1. *Botany* 92, 303–311. doi:10.1139/cjb-2013-0194
- Kerekes, J., Kaspari, M., Stevenson, B., Nilsson, R.H., Hartmann, M., Amend, A., Bruns, T.D., 2013. Nutrient enrichment increased species richness of leaf litter fungal assemblages in a tropical forest. *Mol Ecol* 22, 2827–2838. doi:10.1111/mec.12259
- Köljal, U., Nilsson, R.H., Abarenkov, K., Tedersoo, L., Taylor,

- A.F.S., Bahram, M., Bates, S.T., Bruns, T.D., Bengtsson-Palme, J., Callaghan, T.M., Douglas, B., Drenkhan, T., Eberhardt, U., Duenñas, M., Grebenc, T., Griffith, G.W., Hartmann, M., Kirk, P.M., Kohout, P., Larsson, E., Lindahl, B.D., Lücking, R., Martín, M.P., Matheny, P.B., Nguyen, N.H., Niskanen, T., Oja, J., Peay, K.G., Peintner, U., Peterson, M., Pödlmaa, K., Saag, L., Saar, I., Schüßler, A., Scott, J.A., Senés, C., Smith, M.E., Suija, A., Taylor, D.L., Telleria, M.T., Weiß, M., Larsson, K.-H., 2013. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Mol Ecol* 22, 5271–5277. doi:10.1111/mec.12481
- Kraft, N.J.B., Comita, L.S., Chase, J.M., Sanders, N.J., Swenson, N.G., Crist, T.O., Stegen, J.C., Vellend, M., Boyle, B., Anderson, M.J., Cornell, H.V., Davies, K.F., Freestone, A.L., Inouye, B.D., Harrison, S.P., Myers, J.A., 2011. Disentangling the Drivers of Diversity Along Latitudinal and Elevational Gradients. *Science* 333, 1755–1758. doi:10.1126/science.1208584
- Laliberté, E., Lambers, H., Burgess, T.I., Wright, S.J., 2014. Phosphorus limitation, soil-borne pathogens and the coexistence of plant species in hyperdiverse forests and shrublands. *New Phytologist* 206, 507–521. doi:10.1111/nph.13203
- Laliberté, E., Tylianakis, J.M., 2012. Cascading effects of long-term land-use changes on plant traits and ecosystem functioning. *Ecology* 93, 145–155. doi:10.1890/11-0338.1
- Lauber, C.L., Hamady, M., Knight, R., Fierer, N., 2009. Pyrosequencing-Based Assessment of Soil pH as a Predictor of Soil Bacterial Community Structure at the Continental Scale. *Applied and Environmental Microbiology* 75, 5111–5120. doi:10.1128/AEM.00335-09
- Lee Taylor, D., Sinsabaugh, R.L., 2015. The Soil Fungi, in: *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Elsevier, pp. 77–109. doi:10.1016/B978-0-12-415955-6.00004-9
- Lennon, J.T., Jones, S.E., 2011. Microbial seed banks: the ecological and evolutionary implications of dormancy. *Nat Rev Micro* 9, 119–130. doi:10.1038/nrmicro2504
- Lenton, T.M., Held, H., Kriegler, E., Hall, J.W., Lucht, W., Rahmstorf, S., Schellnhuber, H.J., 2008. Tipping elements in the Earth's climate system. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 1786–1793. doi:10.1073/pnas.0705414105
- Levin, S.A., 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 73, 1943–1967. doi:10.2307/1941447
- Lindahl, B.D., Tunlid, A., 2014a. Ectomycorrhizal fungi - potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist* 205, 1443–1447. doi:10.1111/nph.13201
- Lindahl, B.D., Tunlid, A., 2014b. Ectomycorrhizal fungi - potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist* 205, 1443–1447. doi:10.1111/nph.13201
- Liu, X., Liang, M., Etienne, R.S., Wang, Y., Staehelin, C., Yu, S., 2011. Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest. *Ecology Letters* 15, 111–118. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01715.x
- Looney, B.P., Ryberg, M., Hampe, F., Sánchez-García, M., Matheny, P.B., 2016. Into and out of the tropics: global diversification patterns in a hyperdiverse clade of ectomycorrhizal fungi. *Mol Ecol* 25, 630–647. doi:10.1111/mec.13506
- López-Quintero, C.A., Straatsma, G., Franco-Molano, A.E., Boekhout, T., 2012. Macrofungus diversity in Colombian Amazon forests varies with regions and regimes of disturbance. *Biodivers Conserv* 21, 2221–2243. doi:10.1007/s10531-012-0280-8
- Ludwig, B., Khanna, P.K., Bauhus, J., Hopmans, P., 2002. Near infrared spectroscopy of forest soils to determine chemical and biological properties related to soil sustainability. *Forest Ecology and Management* 171, 121–132. doi:10.1016/S0378-1127(02)00467-x
- Mangan, S.A., Schnitzer, S.A., Herre, E.A., Mack, K.M.L., Valencia, M.C., Sanchez, E.I., Bever, J.D., 2010. Negative plant–soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature* 466, 752–755. doi:10.1038/nature09273
- Manzoni, S., Jackson, R.B., Trofymow, J.A., Porporato, A., 2008. The Global Stoichiometry of Litter Nitrogen Mineralization. *Science* 321, 684–686. doi:10.1126/science.1159792
- Marcon, E., Scotti, I., Hérault, B., Rossi, V., Lang, G., 2014. Generalization of the partitioning of Shannon diversity. *PLoS ONE* 9, e90289. doi:10.1371/journal.pone.0090289
- Martiny, J.B.H., Bohannan, B.J.M., Brown, J.H., Colwell, R.K., Fuhrman, J.A., Green, J.L., Horner-Devine, M.C., Kane, M., Krumins, J.A., Kuske, C.R., Morin, P.J., Naeem, S., Øvreås, L., Reysenbach, A.-L., Smith, V.H., Staley, J.T., 2006. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nat Rev Micro* 4, 102–112. doi:10.1038/nrmicro1341
- Martiny, J.B.H., Jones, S.E., Lennon, J.T., Martiny, A.C., 2015. Microbiomes in light of traits: A phylogenetic perspective. *Science* 350, aac9323–aac9323. doi:10.1126/science.aac9323
- Matthews, T.J., Whittaker, R.J., 2014. Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. *Ecol Evol* 10, n/a–n/a. doi:10.1002/ece3.1092
- Maxwell, S.L., Fuller, R.A., Brooks, T.M., Watson, J.E.M., 2016. Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 536, 143–145. doi:10.1038/536143a
- Mayor, J.R., Wright, S.J., Schuur, E.A.G., Brooks, M.E., Turner, B.L., 2014. Stable nitrogen isotope patterns of trees and soils altered by long-term nitrogen and phosphorus addition to a lowland tropical rainforest. *Biogeochemistry* 119, 293–306. doi:10.1007/s10533-014-9966-1
- McKane, R.B., Johnson, L.C., Shaver, G.R., Nadelhoffer, K.J., 2002. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature* 415, 68–71. doi:10.1038/415068a
- Meiser, A., Bálint, M., Schmitt, I., 2013. Meta-analysis of deep-sequenced fungal communities indicates limited taxon sharing between studies and the presence of biogeographic patterns. *New Phytologist* 201, 623–635. doi:10.1111/nph.12532
- Menkis, A., Urbina, H., James, T.Y., Rosling, A., 2014. Archaeorhizomyces borealis sp. nov. and a sequence-based classification of related soil fungal species. *Fungal Biology* 118, 943–955. doi:10.1016/j.funbio.2014.08.005
- Metcalf, D.B., Asner, G.P., Martin, R.E., Silva Espejo, J.E., Huasco, W.H., Farfán Amézquita, F.F., Carranza-Jimenez, L., Galiano Cabrera, D.F., Baca, L.D., Sinca, F., Huaraca Quispe, L.P., Taype, I.A., Mora, L.E., Dávila, A.R., Solórzano, M.M., Puma Vilca, B.L., Laupa Román, J.M., Guerra Bustios, P.C., Revilla, N.S., Tupayachi, R., Girardin, C.A.J., Doughty, C.E., Malhi, Y., 2013. Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. *Ecology Letters* 17, 324–332. doi:10.1111/ele.12233
- Michalet, S., Rohr, J., Warshan, D., Bardon, C., Roggy, J.-C., Domenach, A.-M., Czarnes, S., POMMIER, T., Combourieu, B., Guillaumaud, N., Bellvert, F., Comte, G., Poly, F., 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 et Biochemistry* 72, 169–177. doi:10.1016/j.plaphy.2013.05.003
- Moberg, F., Folke, C., 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics* 29, 215–233. doi:10.1016/S0921-8009(99)00009-9
- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G.B., Worm, B., 2011. How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol* 9, e1001127–8. doi:10.1371/journal.pbio.1001127
- Moyersoen, B., 2012. Dispersion, an Important Radiation Mechanism for Ectomycorrhizal Fungi in Neotropical Lowland Forests?
- Moyersoen, B., Becker, P., Alexander, I.J., 2001. Are ectomycorrhizas more abundant than arbuscular mycorrhizas in tropical heath forests? *New Phytologist* 150, 591–599. doi:10.1046/j.1469-8137.2001.00125.x
- Moyes, A.B., Kueppers, L.M., Pett-Ridge, J., Carper, D.L., Vandehey, N., O'Neil, J., Frank, A.C., 2016. Evidence for foliar endophytic nitrogen fixation in a widely distributed subalpine conifer. *New Phytologist* 210, 657–668. doi:10.1111/nph.13850
- Munguia, P., Guzmán, G., Ramírez-Guillén, F., 2005. Seasonal community structure of macromycetes in Veracruz, Mexico. *Ecography* 29, 57–65. doi:10.1111/j.2005.0906-7590.04252.x
- Mutuo, P.K., Shepherd, K.D., Albrecht, A., Cadisch, G., 2006.

- Prediction of carbon mineralization rates from different soil physical fractions using diffuse reflectance spectroscopy. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 1658–1664. doi:10.1016/j.soilbio.2005.11.020
- Myers, J.A., Chase, J.M., Jiménez, I., Jørgensen, P.M., Araujo-Murakami, A., Paniagua-Zambrana, N., Seidel, R., 2012. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters* 16, 151–157. doi:10.1111/ele.12021
- Nagabhyru, P., Dinkins, R.D., Wood, C.L., Bacon, C.W., Schardl, C.L., 2013. Tall fescue endophyte effects on tolerance to water-deficit stress. *BMC Plant Biology* 13, 127. doi:10.1186/1471-2229-13-127
- Nemergut, D.R., Schmidt, S.K., Fukami, T., O'Neill, S.P., Bilinski, T.M., Stanish, L.F., Knelman, J.E., Darcy, J.L., Lynch, R.C., Wickey, P., Ferrenberg, S., 2013. Patterns and Processes of Microbial Community Assembly. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 77, 342–356. doi:10.1128/MMBR.00051-12
- Nguyen, N.H., Williams, L.J., Vincent, J.B., Stefanski, A., Cavender-Bares, J., Messier, C., Paquette, A., Gravel, D., Reich, P.B., Kennedy, P.G., 2016. Ectomycorrhizal fungal diversity and saprotrophic fungal diversity are linked to different tree community attributes in a field-based tree experiment. *Mol Ecol* 25, 4032–4046. doi:10.1111/mec.13719
- Norberg, J., 1999. Linking Nature's services to ecosystems: some general ecological concepts. *Ecological Economics* 29, 183–202. doi:10.1016/S0921-8009(99)00011-7
- O'Brien, H.E., Parrent, J.L., Jackson, J.A., Moncalvo, J.M., Vilgalys, R., 2005. Fungal Community Analysis by Large-Scale Sequencing of Environmental Samples. *Applied and Environmental Microbiology* 71, 5544–5550. doi:10.1128/AEM.71.9.5544-5550.2005
- Odum, H.T., Odum, B., 2003. Concepts and methods of ecological engineering. *Ecological Engineering* 20, 339–361. doi:10.1016/j.ecoleng.2003.08.008
- Odum, H.T., Odum, E.P., 2000. The Energetic Basis for Valuation of Ecosystem Services. *Ecosystems* 3, 21–23. doi:10.1007/s100210000005
- Olander, L.P., Vitousek, P.M., 2000. Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry* 49, 175–191. doi:10.1023/A:1006316117817
- Olson, J.S., 1963. Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems. *Ecology* 44, 322–331.
- Öpik, M., Metsis, M., Daniell, T.J., Zobel, M., Moora, M., 2009. Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytologist* 184, 424–437. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.02920.x
- O'Malley, M.A., 2007. The nineteenth century roots of "everything is everywhere." *Nat Rev Micro* 5, 647–651. doi:10.1038/nrmicro1711
- Parton, W., Silver, W.L., Burke, I.C., Grassens, L., Harmon, M.E., Currie, W.S., King, J.Y., Adair, E.C., Brandt, L.A., Hart, S.C., Fasth, B., 2007. Global-Scale Similarities in Nitrogen Release Patterns During Long-Term Decomposition. *Science* 315, 361–364. doi:10.1126/science.1134853
- Peay, K.G., 2016. The Mutualistic Niche: Mycorrhizal Symbiosis and Community Dynamics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 47, 143–164. doi:10.1146/annurev-ecolsys-121415-032100
- Peay, K.G., 2014. Back to the future: natural history and the way forward in modern fungal ecology. *Fungal Ecology* 12, 4–9. doi:10.1016/j.funeco.2014.06.001
- Peay, K.G., Baraloto, C., Fine, P.V., 2013. Strong coupling of plant and fungal community structure across western Amazonian rainforests. *The ISME Journal* 7, 1852–1861. doi:10.1038/ismej.2013.66
- Peay, K.G., Bruns, T.D., 2014. Spore dispersal of basidiomycete fungi at the landscape scale is driven by stochastic and deterministic processes and generates variability in plant-fungal interactions. *New Phytologist* 204, 180–191. doi:10.1111/nph.12906
- Peay, K.G., Bruns, T.D., Kennedy, P.G., Bergemann, S.E., Garbelotto, M., 2007. A strong species-area relationship for eukaryotic soil microbes: island size matters for ectomycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 10, 470–480. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01035.x
- Peay, K.G., Kennedy, P.G., Bruns, T.D., 2011. Rethinking ectomycorrhizal succession: are root density and hyphal exploration types drivers of spatial and temporal zonation? *Fungal Ecology* 4, 233–240. doi:10.1016/j.funeco.2010.09.010
- Peay, K.G., Kennedy, P.G., Bruns, T.D., 2008. Fungal community ecology: a hybrid beast with a molecular master. *BioScience* 58, 799. doi:10.1641/b580907
- Peay, K.G., Kennedy, P.G., Talbot, J.M., 2016. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nat Rev Micro* 14, 434–447. doi:10.1038/nrmicro.2016.59
- Peay, K.G., Sperber, von, C., Cardarelli, E., Toju, H., Francis, C.A., Chadwick, O.A., Vitousek, P.M., 2017. Convergence and contrast in the community structure of Bacteria, Fungi and Archaea along a tropical elevation–climate gradient. *FEMS Microbiology Ecology* 93. doi:10.1093/femsec/fix045
- Pegler, D.N., 1983. *Agaric Flora of the Lesser Antilles*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Philippot, L., Hallin, S., 2005. Finding the missing link between diversity and activity using denitrifying bacteria as a model functional community. *Current Opinion in Microbiology* 8, 234–239. doi:10.1016/j.mib.2005.04.003
- Philippot, L., Spor, A.E., nault, C.H.E., Bru, D., Bizouard, F., Jones, C.M., Sarr, A., Maron, P.-A., 2013. Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil 7, 1609–1619. doi:10.1038/ismej.2013.34
- Pornon, A., Escaravage, N., 2007. Complementarity in mineral nitrogen use among dominant plant species in a subalpine community. *American Journal of Botany* 94, 1778–1785. doi:10.3732/ajb.94.11.1778
- Powell, J.R., Karunaratne, S., Campbell, C.D., Yao, H., 2015. Deterministic processes vary during community assembly for ecologically dissimilar taxa. *Nature* 6, 8444. doi:10.1038/ncomms9444
- Powell, T.L., Galbraith, D.R., Christoffersen, B.O., Harper, A., Imbuzeiro, H.M.A., Rowland, L., Almeida, S., Brando, P.M., da Costa, A.C.L., Costa, M.H., Levine, N.M., Malhi, Y., Saleska, S.R., Sotta, E., Williams, M., Meir, P., Moorcroft, P.R., 2013. Confronting model predictions of carbon fluxes with measurements of Amazon forests subjected to experimental drought. *New Phytologist* 200, 350–365. doi:10.1111/nph.12390
- Pölmé, S., Bahram, M., Yamanaka, T., Nara, K., Dai, Y.-C., Grebenc, T., Kraigher, H., Toivonen, M., Wang, P.-H., Matsuda, Y., NAADEL, T., Kennedy, P.G., Kõljalg, U., Tedersoo, L., 2013. Biogeography of ectomycorrhizal fungi associated with alders (*Alnus* spp.) in relation to biotic and abiotic variables at the global scale. *New Phytologist* 198, 1239–1249. doi:10.1111/nph.12170
- Prober, S.M., Leff, J.W., Bates, S.T., Borer, E.T., Firn, J., Harpole, W.S., Lind, E.M., Seabloom, E.W., Adler, P.B., Bakker, J.D., Cleland, E.E., DeCrappe, N.M., DeLorenze, E., Hagenah, N., Hautier, Y., Hofmockel, K.S., Kirkman, K.P., Knops, J.M.H., La Pierre, K.J., MacDougall, A.S., McCulley, R.L., Mitchell, C.E., Risch, A.C., Schuetz, M., Stevens, C.J., Williams, R.J., Fierer, N., 2014. Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. *Ecology Letters* 18, 85–95. doi:10.1111/ele.12381
- Pulliam, H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3, 349–361. doi:10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x
- Read, D.J., Moreno, J.P., 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance? *New Phytologist* 157, 475–492. doi:10.1046/j.1469-8137.2003.00704.x
- Régnier, C., Achaz, G., Lambert, A., Cowie, R.H., Bouchet, P., Fontaine, B., 2015. Mass extinction in poorly known taxa. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 112, 7761–7766. doi:10.1073/pnas.1502350112
- Ricklefs, R.E., 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7, 1–15. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x
- Rodriguez, R., Redman, R., 2008. More than 400 million years of evolution and some plants still can't make it on their own: plant stress tolerance via fungal symbiosis. *Journal of Experimental Botany* 59, 1109–1114. doi:10.1093/jxb/erm342

- Rodriguez, R.J., White, J.F., Jr, Arnold, A.E., Redman, R.S., 2009. Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist* 182, 314–330. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x
- Roggy, J.C., Prévost, M.F., Gourbiere, F., Casabianca, H., Garbaye, J., Domenach, A.M., 1999. Leaf natural <sup>15</sup>N abundance and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. *Oecologia* 120, 171–182. doi:10.1007/s004420050846
- Roggy, J.C., Schimann, H., Sabatier, D., Molino, J.F., Freycon, V., Domenach, A.-M., 2014. Complementary N Uptake Strategies between Tree Species in Tropical Rainforest. *International Scholarly Research Notices* 2014, 1–6. doi:10.1155/2014/427194
- Rosling, A., Cox, F., Cruz-Martinez, K., Ihrmark, K., 2011. Archaeorhizomycetes: unearthing an ancient class of ubiquitous soil fungi. . . . doi:10.5061/dryad.85g00
- Roy, M., Schimann, H., Braga-Neto, R., Da Silva, R.A.E., Duque, J., Frame, D., Wartchow, F., Neves, M.A., 2016. Diversity and Distribution of Ectomycorrhizal Fungi from Amazonian Lowland White-sand Forests in Brazil and French Guiana. *Biotropica* 48, 90–100. doi:10.1111/btp.12297
- Roy, M., Vasco-Palacios, A., Geml, J., Buyck, B., Delgat, L., Giachini, A., Grebene, T., Harrower, E., Kuhar, F., Magnago, A., Rinaldi, A.C., Schimann, H., Selosse, M.-A., Sulzbacher, M.A., Wartchow, F., Neves, M.-A., 2017. The (re)discovery of ectomycorrhizal symbioses in Neotropical ecosystems sketched in Florianópolis. *New Phytologist* 214, 920–923. doi:10.1111/nph.14531
- Russo, S.E., Kochsiek, A., Olney, J., Thompson, L., Miller, A.E., Tan, S., 2013. Nitrogen uptake strategies of edaphically specialized Bornean tree species. *Plant Ecol* 214, 1405–1416. doi:10.1007/s11258-013-0260-4
- Sa, M.C.A., Wartchow, F., 2013. *Lactifluus aurantiorugosus* (Russulaceae), a new species from southern Brazil. *Darwiniana* 1, 54–60.
- Sánchez-García, M., Henkel, T.W., Aime, M.C., Smith, M.E., Matheny, P.B., 2016. *Guyanagarika*, a new ectomycorrhizal genus of Agaricales from the Neotropics. *Fungal Biology* 1–42. doi:10.1016/j.funbio.2016.08.005
- Scheffer, M., Carpenter, S.R., Lenton, T.M., Bascompte, J., Brock, W., Dakos, V., van de Koppel, J., van de Leemput, I.A., Levin, S.A., van Nes, E.H., Pascual, M., Vandermeer, J., 2012. Anticipating Critical Transitions. *Science* 338, 344–348. doi:10.1126/science.1225244
- Schimann, H., Bach, C., Lengellé, J., Louisanna, E., Barantal, S., Murat, C., Buée, M., 2017. Diversity and structure of fungal communities in Neotropical rainforest soils: the effect of host recurrence. *Microbial Ecology* 73, 310–320. doi:10.1007/s00248-016-0839-0
- Schimann, H., Joffre, R., Roggy, J.-C., Lensi, R., Domenach, A.-M., 2007. Evaluation of the recovery of microbial functions during soil restoration using near-infrared spectroscopy. *Applied Soil Ecology* 37, 223–232. doi:10.1016/j.apsoil.2007.07.001
- Schimann, H., Petit-Jean, C., Guitet, S., Reis, T., Domenach, A.-M., Roggy, J.-C., 2012. Microbial bioindicators of soil functioning after disturbance: The case of gold mining in tropical rainforests of French Guiana. *Ecological Indicators* 20, 34–41. doi:10.1016/j.ecolind.2012.01.021
- Schimann, H., PONTON, S., Hättenschwiler, S., Ferry, B., Lensi, R., Domenach, A.-M., Roggy, J.-C., 2008. Differing nitrogen use strategies of two tropical rainforest late successional tree species in French Guiana: Evidence from <sup>15</sup>N natural abundance and microbial activities. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 487–494. doi:10.1016/j.soilbio.2007.09.011
- Schlöter, M., Dilly, O., Munch, J.C., 2003. Indicators for evaluating soil quality. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98, 255–262. doi:10.1016/S0167-8809(03)00085-9
- Schmit, J.P., Mueller, G.M., 2006. An estimate of the lower limit of global fungal diversity. *Biodivers Conserv* 16, 99–111. doi:10.1007/s10531-006-9129-3
- Schoch, C.L., Seifert, K.A., Huhndorf, S., Robert, V., Spouge, J.L., Levesque, C.A., Chen, W., Bolchacova, E., Voigt, K., Crous, P.W., Miller, A.N., Wingfield, M.J., Aime, M.C., An, K.D., Bai, F.Y., Barreto, R.W., Begerow, D., Bergeron, M.J., Blackwell, M., Boekhout, T., Bogale, M., Boonyuen, N., Burgaz, A.R., Buyck, B., Cai, L., Cai, Q., Cardinali, G., Chaverri, P., Coppins, B.J., Crespo, A., Cubas, P., Cummings, C., Damm, U., de Beer, Z.W., de Hoog, G.S., Del-Prado, R., Dentinger, B., Dieguez-Urbeondo, J., Divakar, P.K., Douglas, B., Duenas, M., Duong, T.A., Eberhardt, U., Edwards, J.E., Elshahed, M.S., Fliegerova, K., Furtado, M., Garcia, M.A., Ge, Z.W., Griffith, G.W., Griffiths, K., Groenewald, J.Z., Groenewald, M., Grube, M., Gryzenhout, M., Guo, L.D., Hagen, F., Hambleton, S., Hamelin, R.C., Hansen, K., Harrold, P., Heller, G., Herrera, C., Hirayama, K., Hirooka, Y., Ho, H.M., Hoffmann, K., Hofstetter, V., Hognabba, F., Hollingsworth, P.M., Hong, S.B., Hosaka, K., Houbraeken, J., Hughes, K., Huhtinen, S., Hyde, K.D., James, T., Johnson, E.M., Johnson, J.E., Johnston, P.R., Jones, E.B.G., Kelly, L.J., Kirk, P.E., Knapp, D.G., Koljalg, U., Kovacs, G.M., Kurtzman, C.P., Landvik, S., Leavitt, S.D., Liggenstoffer, A.S., Liimatainen, K., Lombard, L., Luangsa-ard, J.J., Lumbsch, H.T., Maganti, H., Maharachchikumbura, S.S.N., Martin, M.P., May, T.W., McTaggart, A.R., Methven, A.S., Meyer, W., Moncalvo, J.M., Mongkolsamrit, S., Nagy, L.G., Nilsson, R.H., Niskanen, T., Nyilasi, I., Okada, G., Okane, I., Olariaga, I., Otte, J., Papp, T., Park, D., Petkovits, T., Pino-Bodas, R., Quaedvlieg, W., Raja, H.A., Redecker, D., Rintoul, T.L., Ruibal, C., Sarmiento-Ramirez, J.M., Schmitt, I., Schussler, A., Shearer, C., Sotome, K., Stefani, F.O.P., Stenroos, S., Stielow, B., Stockinger, H., Suetrong, S., Suh, S.O., Sung, G.H., Suzuki, M., Tanaka, K., Tedersoo, L., Telleria, M.T., Tretter, E., Untereiner, W.A., Urbina, H., Vagvolgyi, C., Vialle, A., Vu, T.D., Walther, G., Wang, Q.M., Wang, Y., Weir, B.S., Weiss, M., White, M.M., Xu, J., Yahr, R., Yang, Z.L., Yurkov, A., Zamora, J.C., Zhang, N., Zhuang, W.Y., Schindel, D., Consortium, F.B., List, F.B.C.A., 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 6241–6246. doi:10.1073/pnas.1117018109
- Sengupta, B., Nandi, A.S., Samanta, R.K., Pal, D., SENGUPTA, D.N., SEN, S.P., 1981. Nitrogen Fixation in the Phyllosphere of Tropical Plants: Occurrence of Phyllosphere Nitrogen-Fixing Micro-organisms in Eastern India and their Utility for the Growth and Nitrogen Nutrition of Host Plants. *Annals of Botany* 48, 705–716. doi:10.1093/oxfordjournals.aob.a086177
- Singer, R., 1988. The role of fungi in periodically inundated Amazonian forests. *Vegetatio* 78, 27–30. doi:10.1007/BF00045636
- Singer, R., Aguiar, I.A., 1986. Litter decomposing and ectomycorrhizal Basidiomycetes in an igapó forest. *Pl Syst Evol* 153, 107–117. doi:10.1007/BF00989420
- Sinsabaugh, R.L., 2010. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 391–404. doi:10.1016/j.soilbio.2009.10.014
- Sinsabaugh, R.L., Carreiro, M.M., Repert, D.A., 2002. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. *Biogeochemistry* 60, 1–24. doi:10.1023/A:101654114786
- Smith, M.E., Douhan, G.W., Rizzo, D.M., 2007. Ectomycorrhizal community structure in a xeric *Quercus* woodland based on rDNA sequence analysis of sporocarps and pooled roots. *New Phytologist* 174, 847–863. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02040.x
- Smith, M.E., Henkel, T.W., Catherine Aime, M., Fremier, A.K., Vilgalys, R., 2011. Ectomycorrhizal fungal diversity and community structure on three co-occurring leguminous canopy tree species in a Neotropical rainforest. *New Phytologist* 192, 699–712. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03844.x
- Smith, M.E., Henkel, T.W., Uehling, J.K., Fremier, A.K., Clarke, H.D., Vilgalys, R., 2013. The Ectomycorrhizal Fungal Community in a Neotropical Forest Dominated by the Endemic Dipterocarp *Pakaraimaea dipterocarpacea*. *PLoS ONE* 8, e55160–13. doi:10.1371/journal.pone.0055160
- Smith, P., House, J.I., Bustamante, M., Sobocká, J., Harper, R., Pan, G., West, P.C., Clark, J.M., Adhya, T., Rumpel, C., Paustian, K., Kuikman, P., Cotrufo, M.F., Elliott, J.A., McDowell, R., Griffiths, R.I., Asakawa, S., Bondeau, A., Jain, A.K., Meersmans, J., Pugh, T.A.M., 2015. Global

- change pressures on soils from land use and management. *Global Change Biol* n/a–n/a. doi:10.1111/gcb.13068
- Soininen, J., McDonald, R., Hillebrand, H., 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30, 3–12. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04817.x
- Stackebrandt, E., Goebel, B.M., 1994. Taxonomic note: a place for DNA-DNA reassociation and 16S rRNA sequence analysis in the present species definition in bacteriology. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 44, 846–849. doi:10.1099/00207713-44-4-846
- Steege, ter, H., Pitman, N.C.A., Phillips, O.L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J.-F., Prévost, M.-F., Spichiger, R., Castellanos, H., Hildebrand, von, P., Vásquez, R., 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443, 444–447. doi:10.1038/nature05134
- Sturner, R.W., Elser, J.J., 2002. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Stewart, G.R., Hegarty, E.E., Specht, R.L., 1988. Inorganic nitrogen assimilation in plants of Australian rainforest communities. *Physiologia Plantarum* 74, 26–33. doi:10.1111/j.1399-3054.1988.tb04936.x
- Stier, A., 2012. Document de synthèse de l'action A4 « savanes » du programme LIFE+ Cap DOM. Cayenne.
- Sulzbacher, M.A., Grebenc, T., Giachini, A.J., Baseia, I.G., Nouhra, E.R., 2017. Hypogeous sequestrate fungi in South America – how well do we know them? *Symbiosis* 71, 9–17. doi:10.1007/s13199-016-0461-4
- Taberlet, P., Coissac, E., Pompanon, F., Brochmann, C., Willerslev, E., 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. *Mol Ecol* 21, 2045–2050. doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05470.x
- Talbot, J.M., Bruns, T.D., Taylor, J.W., Smith, D.P., Branco, S., Glassman, S.I., Erlandson, S., Vilgalys, R., Liao, H.L., Smith, M.E., Peay, K.G., 2014. Endemism and functional convergence across the North American soil mycobiome. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 6341–6346. doi:10.1073/pnas.1402584111
- Taylor, D.L., Hollingsworth, T.N., McFarland, J.W., 2014. A first comprehensive census of fungi in soil reveals both hyperdiversity and fine-scale niche partitioning. *Ecological Monographs* 84, 3–20. doi:10.1890/12-1693.1
- Tedersoo, L., Bahram, M., Cajthaml, T., Põlme, S., Hiiesalu, I., Anslan, S., Harend, H., Buegger, F., Pritsch, K., Koricheva, J., Abarenkov, K., 2015a. Tree diversity and species identity effects on soil fungi, protists and animals are context dependent. *The ISME Journal* 10, 346–362. doi:10.1038/ismej.2015.116
- Tedersoo, L., Bahram, M., Polme, S., Koljalg, U., Yorou, N.S., Wijesundera, R., Ruiz, L.V., Vasco-Palacios, A.M., Thu, P.Q., Suija, A., Smith, M.E., Sharp, C., Saluveer, E., Saitta, A., Rosas, M., Riit, T., Ratkowsky, D., Pritsch, K., Poldmaa, K., Piepenbring, M., Phosri, C., Peterson, M., Parts, K., Partel, K., Otsing, E., Nouhra, E., Njouonkou, A.L., Nilsson, R.H., Morgado, L.N., Mayor, J., May, T.W., Majaakim, L., Lodge, D.J., Lee, S.S., Larsson, K.H., Kohout, P., Hosaka, K., Hiiesalu, I., Henkel, T.W., Harend, H., Guo, L.D., Greslebin, A., Grelet, G., Geml, J., Gates, G., Dunstan, W., Dunk, C., Drenkhan, R., Dearnaley, J., De Kesel, A., Dang, T., Chen, X., Buegger, F., Brearley, F.Q., Bonito, G., Anslan, S., Abell, S., Abarenkov, K., 2014a. Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 346, 1256688–1256688. doi:10.1126/science.1256688
- Tedersoo, L., Bahram, M., Ryberg, M., Otsing, E., Kõljalg, U., Abarenkov, K., 2014b. Global biogeography of the ectomycorrhizal/sebacina lineage (Fungi, Sebaciales) as revealed from comparative phylogenetic analyses. *Mol Ecol* 23, 4168–4183. doi:10.1111/mec.12849
- Tedersoo, L., Bahram, M., TOOTS, M., DIÉDHIU, A.G., Henkel, T.W., KJÖLLER, R., MORRIS, M.H., Nara, K., NOUHRA, E., Peay, K.G., Põlme, S., Ryberg, M., Smith, M.E., Kõljalg, U., 2012. Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi. *Mol Ecol* 21, 4160–4170. doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05602.x
- Tedersoo, L., Nara, K., 2010. General latitudinal gradient of biodiversity is reversed in ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 185, 351–354. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.03134.x
- Tedersoo, L., Ramirez, K.S., Nilsson, R.H., Kaljuvee, A., Kõljalg, U., Abarenkov, K., 2015b. Standardizing metadata and taxonomic identification in metabarcoding studies. *GigaScience* 1–4. doi:10.1186/s13742-015-0074-5
- Teste, F.P., Kardol, P., Turner, B.L., Wardle, D.A., Zemunik, G., Renton, M., Laliberté, E., 2017. Plant-soil feedback and the maintenance of diversity in Mediterranean-climate shrublands. *Science* 355, 173–176. doi:10.1126/science.aai8291
- Thuiller, W., Münkemüller, T., Lavergne, S., Mouillot, D., Mouquet, N., Schiffrers, K., Gravel, D., 2013. A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models. *Ecology Letters* 16, 94–105. doi:10.1111/ele.12104
- Trierveiler-Pereira, L., Baseia, I.G., 2009. A checklist of the Brazilian gasteroid fungi (Basidiomycota). *Mycotaxon* 108, 441–444. doi:10.5248/108.441
- Truong, C., Mujic, A.B., Healy, R., Kuhar, F., Furci, G., Torres, D., Niskanen, T., Sandoval-Leiva, P.A., Fernández, N., Escobar, J.M., Moretto, A., Palfner, G., Pfister, D., NOUHRA, E., Swenie, R., Sánchez-García, M., Matheny, P.B., Smith, M.E., 2017. How to know the fungi: combining field inventories and DNA-barcoding to document fungal diversity. *New Phytologist* 186, 281–7. doi:10.1111/nph.14509
- Turnbull, M.H., SCHMIDT, S., Erskine, P.D., 1996. Root adaptation and nitrogen source acquisition in natural ecosystems. *Tree Physiology* 16, 941–948. doi:10.1093/treephys/16.11-12.941
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D.A., 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11, 1351–1363. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x
- Van der Heijden, M., Klironomos, J.N., Ursic, M., 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*.
- van der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D., van Straalen, N.M., 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11, 296–310. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x
- van der Heijden, M.G.A., Horton, T.R., 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *J Ecology* 97, 1139–1150. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01570.x
- Vasco-Palacios, A.M., 2016. Ectomycorrhizal fungi in Amazonian tropical forests in Colombia. Utrecht.
- Vasco-Palacios, A.M., Franco-Molano, A.E., 2013. Diversity of Colombian macrofungi (Ascomycota-Basidiomycota). *Mycotaxon*
- Vasco-Palacios, A.M., Hernandez, J., Peñuela-Mora, M.C., Franco-Molano, A.E., Boekhout, T., 2018. Ectomycorrhizal fungi diversity in a white sand forest in western Amazonia. *Fungal Ecology* 31, 9–18. doi:10.1016/j.funeco.2017.10.003
- Vellend, M., 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85, 183–206. doi:10.1086/652373
- Vitousek, P.M., Porder, S., Houlton, B.Z., Chadwick, O.A., 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20, 5–15. doi:10.1890/08-0127.1
- Vorholt, J.A., 2012. Microbial life in the phyllosphere. *Nat Rev Micro* 10, 828–840. doi:10.1038/nrmicro2910
- Wall, D.H., Bradford, M.A., St John, M.G., Trofymow, J.A., Behan-Pelletier, V., Bignell, D.E., Dangerfield, J.M., Parton, W.J., Rusek, J., Voigt, W., Wolters, V., Gardel, H.Z., Ayuke, F.O., Bashford, R., Beljakova, O.I., Bohlen, P.J., Brauman, A., Flemming, S., Henschel, J.R., Johnson, D.L., Jones, T.H., Kovarova, M., Kranabetter, J.M., Kutny, L., Lin, K.-C., Maryati, M., Masse, D., Pokarzhevskii, A., Rahman, H., Sabar, M.G., Salamon, J.-A., Swift, M.J., Varela, A., Vasconcelos, H.L., White, D., Zou, X., 2008. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biol* 14, 2661–2677. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01672.x
- Wardle, D.A., Bonner, K.I., Nicholson, K.S., 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* 79, 247. doi:10.2307/3546010
- Wilkinson, D.M., Koumoutsaris, S., Mitchell, E.A.D., Bey, I.,

2011. Modelling the effect of size on the aerial dispersal of microorganisms. *J Biogeography* 39, 89–97. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02569.x
- Wittich, B., Homeier, J., Leuschner, C., 2014. Ammonium, nitrate and glycine uptake of six Ecuadorian tropical montane forest tree species: an in situ pot experiment with saplings. *J. Trop. Ecol.* 31, 139–152. doi:10.1017/S0266467414000650
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J., Olesen, J., Valido, A., Warren, P., 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 402–409. doi:10.1016/j.tree.2005.04.005
- Wu, T., Ayres, E., Bardgett, R.D., Wall, D.H., Garey, J.R., 2011. Molecular study of worldwide distribution and diversity of soil animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 17720–17725. doi:10.1073/pnas.1103824108
- Yorou, N.S., De Kesel, A., Sinsin, B., 2001. Diversité et productivité des champignons comestibles dans la forêt classée de Wari-Marou au Bénin (Afrique de l'Ouest). *Systematics and Geography of Plants* 71, 613–625.
- Zhang, D., Hui, D., Luo, Y., Zhou, G., 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* 1, 85–93. doi:10.1093/jpe/rtn002
- Zilber-Rosenberg, I., Rosenberg, E., 2008. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution. *FEMS Microbiol Rev* 32, 723–735. doi:10.1111/j.1574-6976.2008.00123.x
- Zinger, L., Taberlet, P., Schimann, H., Bonin, A., Boyer, F., De Barba, M., Gaucher, P., Gielly, L., Giguet-Covex, C., Iribar, A., Réjou-Méchain, M., Rayé, G., Rioux, D., Schilling, V., Tymen, B., Viers, J., Zouiten, C., Thuiller, W., Coissac, E., Chave, J., n.d. Determinants of soil community assembly in a tropical forest. *Mol Ecol* 154278. doi:10.1101/154278