

Comprendre et valoriser les interactions fonctionnelles plante-microorganismes pour améliorer la croissance et la santé des plantes

S Slezack

▶ To cite this version:

S Slezack. Comprendre et valoriser les interactions fonctionnelles plante-microorganismes pour améliorer la croissance et la santé des plantes. Agronomie. Université de Lorraine, 2021. tel-03196917

HAL Id: tel-03196917 https://hal.science/tel-03196917

Submitted on 13 Apr 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.





UNIVERSITE DE LORRAINE

ECOLE NATIONALE SUPERIEURE D'AGRONOMIE ET DES INDUSTRIES ALIMENTAIRES UMR 1121 Laboratoire Agronomie et Environnement Université de Lorraine / INRAE

ECOLE DOCTORALE SCIENCES ET INGENIERIE DES RESSOURCES NATURELLES SCIENCES AGRONOMIQUES

Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme
D'Habilitation à Diriger des Recherches

Par

SOPHIE SLEZACK

Comprendre et valoriser les interactions fonctionnelles plantemicroorganismes pour améliorer la croissance et la santé des plantes

Soutenance le 12 avril 2021 devant le jury composé de :

Rapporteurs

Claude Plassard, Directrice de Recherche INRAE Christian Steinberg, Directeur de Recherche INRAE Ali Siah, Professeur, ISA Lille

Examinateurs

Claire Veneault-Fourrey, Directrice de Recherche INRAE Emile Benizri, Professeur, Université de Lorraine Marc Buée, Directeur de Recherche INRAE Laurent Philippot, Directeur de Recherche INRAE Alain Hehn, Professeur, Parrain HDR, Université de Lorraine



REMERCIEMENTS

Ce mémoire, qui me permettra je l'espère d'obtenir mon Habilitation à Diriger des Recherches, retrace mon parcours, depuis mes « premiers pas » en doctorat. Ce doctorat a été réalisé sous la direction de trois scientifiques que je respecte profondément, E. Dumas-Gaudot, S. Gianinazzi mais aussi J. Negrel. Ce « trio » m'a tant appris en termes de rigueur, de curiosité scientifique et de persévérance ! Qu'ils trouvent au travers de ces quelques mots toute l'expression de ma reconnaissance car ils m'ont construite scientifiquement. Je n'oublie pas J. Vallade, Professeur de biologie végétale à l'Université de Bourgogne, un exemple de pédagogie et qui a été déterminant dans mon envie de poursuivre dans le « monde des plantes » ! Je leur dois sans aucun doute une part de ce que je suis professionnellement aujourd'hui.

La rédaction de ce mémoire aura été un long processus, une rédaction maintes fois débutée, maintes fois avortée... L'expression, certes désuète « vingt fois sur le métier, remettez votre ouvrage » (Nicolas Boileau, 1674), siée d'ailleurs assez bien à ce cheminement ! Il faut admettre que j'étais initialement assez dubitative quant à l'intérêt de cet exercice imposé et il m'a fallu un certain temps pour me « lancer ». Sans renier totalement ma perception première de l'HDR, j'ai finalement pris un certain plaisir à sa rédaction qui a été un moment de réflexion et de prise de recul sur mes activités... J'aurais même aimé allouer plus de temps à sa préparation, de manière à ce que ma réflexion soit sans doute plus aboutie.

Je remercie Madame C. Plassard, Messieurs A. Siah et C. Steinberg d'avoir acceptés d'être rapporteurs de ce travail. Je remercie également Madame C. Veneault-Fourrey et Messieurs L. Philippot, M. Buée d'en être les examinateurs tout comme Monsieur E. Benizri, à l'origine de mon recrutement à l'ENSAIA et avec lequel je partage, au-delà d'une certaine proximité scientifique, le quotidien de l'enseignement. J'exprime aussi toute ma reconnaissance à Monsieur A. Hehn, mon parrain, pour sa confiance, ses conseils et pour m'avoir fait avancer dans ma rédaction en « distillant subtilement » une certaine pression. Au-delà de ma reconnaissance, qu'il reçoive le témoignage de mon amitié!

Je remercie l'ensemble des personnes avec lesquelles j'ai pu travailler durant toutes ces années, qu'il s'agisse des membres des laboratoires dans lesquels j'ai été accueillie (et en particulier le LAE), mes collègues de l'ENSAIA, pour leur soutien, leur aide à bien des niveaux mais aussi mes élèves qui m'aident à garder l'esprit ouvert (et jeune...)! Je ferai mention particulière à quelques personnes. Je pense évidemment en premier lieu à « Mamie », le deuxième neurone du bureau E08... Combien de fois avons-nous tenté de nous motiver l'une l'autre pour l'HDR? Tu auras été la première à soutenir brillamment chère amie! Je pense aussi aux autres membres de la TEAM PCB, d'abord le gamin que j'ai connu étudiant et qui est maintenant responsable R&D de la Bouzule et Yo, qui démontre que IA et Agro ne sont pas incompatibles dans cette école! Enfin, je n'oublie surtout pas Bernard. Certains des travaux présentés n'auraient jamais été sans toi... Que j'aimerais encore de voir franchir le pas de la porte du bureau et t'entendre dire « ça va les girls ?».

Je finirai en remerciant mes « tout proches » et ma famille car votre soutien sans faille et votre affection me sont indispensables. Je mesure la chance de vous avoir à mes côtés !

TABLE DES MATIERES

PARTIE A	ADMI	NISTRATIVE
1. CU	RRIC	JLUM VITAE SYNTHETIQUE
1.1	Forr	nation académique
1.2	Dére	oulé de carrière
1.3	Parc	ours en recherche
1.4	Enca	drements
1.5	Ray	onnement scientifique
1.1		Lecteur arbitre pour des revues scientifiques internationales
1.1	.2	Evaluation de projets scientifiques
1.1	.3	Participation à des jurys et comités de pilotage
1.6	Resp	oonsabilités scientifiques et administratives
1.6		Projets scientifiques
1.6	.2.	Responsabilités et fonctions dans des instances
1.7.	Prod	luction scientifique
PARTIE E	NSEI	GNEMENT
2. BIL	AN D	ES ACTIVITES PEDAGOGIQUES
2.1. Lorrai		n des activités d'enseignement avant mon recrutement en tant que MCF à l'Université de
2.2.		n des activités d'enseignement depuis mon recrutement en qualité de MCF au sein de
ľUniv	ersité	de Lorraine
	.1	Présentation de l'activité d'enseignement à l'ENSAIA
2	2.2.1.1	
2	2.2.1.2	
2	2.2.1.3	
2	2.2.1.4	
2.2	.2	Présentation de l'activité d'enseignement en master
2.2	.3	Présentation de l'activité d'enseignement à l'IUT
2.2		Bilan synthétique de l'activité d'enseignement
2.2	.5	Diffusion et rayonnement des activités pédagogiques
2.3.		clusion et quelques perspectives
PARTIE R		ERCHE
3 Bila	an de	s activités de recherche
3.1		texte général des travaux
3.2		1 – Comprendre les interactions bénéfiques plantes-microorganismes
3.2	.1	Volet 1 - Intérêt de la symbiose mycorhizienne dans la régulation biologique d'un
bio	agress	eur du pois
		La colonisation du pois par le champignon MA Glomus mosseae permet-elle une protect
V	/is-à-v	s d'A. euteiches ?
		Les mécanismes de défense de la plante sont-ils impliqués dans la bioprotection par les
		ignons MA ?
		Bilan des travaux de doctorat
3.2		Volet 2 – Influence des espèces végétales sur les communautés microbiennes rhizosphériq
		62

3.2.2.1 Impact de la rhizodéposition sur la structure et l'activité des communau	ıtés microbiennes
du sol Le cas des mucilages.	63
3.2.2.2 Le Soufre, un élément « oublié » et pourtant majeur pour la nutrition de	es plantes 66
3.2.2.3 D'une approche « rhizodéposition » centrée à une approche « traits fon	ictionnels » pour
comprendre l'influence complexe des plantes sur les communautés microbiennes	s 75
3.2.2.4 Bilan des travaux	80
3.3 Axe 2 – Valoriser les interactions bénéfiques plante – microorganismes	82
3.3.1 Des microorganismes pour réduire la dépendance aux intrants	82
3.3.2 Quelques résultats	85
3.3.3 Bilan des activités	89
3.4. Conclusion générale	90
PROJET SCIENTIFIQUE	91
4. Projet scientifique	
4.1 Contexte, enjeux et objectifs du projet	
4.2. Quels modèles d'interaction plante-microorganismes étudier et pour quels bénéfic	ces ? 93
4.3 Quelles stratégies pour caractériser les microorganismes bénéfiques au sein du	ı microbiote
endophyte de la plante ?	96
4.3.1 Une approche d'ingénierie pour sélectionner les microorganismes candida	ats 96
4.3.2 Comparer la diversité taxonomique pour identifier les microorganismes ca	ındidats puis les
isoler	97
4.3.3 Caractériser fonctionnellement les microorganismes isolés pour les associe	er en consortia 98
4.3.4 Evaluer les consortia	99
4.4 Comprendre les interactions plante – microbiote bénéfique	100
4.4.1 Quels traits racinaires pour faciliter le recrutement d'un microbiote bénéfi	ique ? 100
4.4.2 Quels effets des consortia microbiens sur l'holobionte ?	101
4.5 Moyens pour développer le projet	103
5. Conclusion générale	104
BIBI IOGRAPHIE CITEE	105

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Interventions au sein de la formation ingénieurs ENSAIA (périodes et modules concernés)	37
Figure 2. Interventions au sein de la formation ingénieurs ENSAIA (périodes et modules concernés)	38
Figure 3. Exemple de projet intégrant relevés d'adventices (A) et analyse de leur répartition spatiale (B) dans	ıs les
parcelles cultivées	40
Figure 4. Ventilation des heures d'enseignement en CM, TP-TD, tutorats et projets	44
Figure 5. Pistes de réflexion autour de d'évolution des enseignements en lien avec la protection des plantes	. 47
Figure 6. Synthèse de mon parcours scientifique	51
Figure 7. Positionnement de mes travaux de recherche	52
Figure 8. Arbuscule dans une cellule corticale après coloration des racines au bleu trypan (photo personnell	e)55
Figure 9. Parcelle de pois de printemps infestée par A. euteiches (source : Arvalis Institut du Végétal)	55
Figure 10. Questions de recherche de la thèse	56
Figure 11. Symptômes de maladie (A) et quantification de l'agent pathogène par ELISA (B) chez le pois cv.	
Frisson inoculé avec A. euteiches (10 ⁵ zoospores / pot) (modifié d'après Slezack et al., 1999)	57
Figure 12. Détection des activités chitinases en système Davis PAGE (A) et après isoélectrofocalisation (B) de	ans
des racines de pois cv. Frisson colonisées par le champignon endomycorhizien G. mosseae (Slezack et al., 20	
Figure 13. Position des 4 peptides trypsiques générés à partir de l'isoforme acide de chitinase induite lors d	
développement de la symbiose mycorhizienne chez le pois cv. Frisson sur la séquence en acides aminés de	la
chitinase de la classe I du pois cv. Alcan (Swiss Prot accession number : P21226 ; Slezack et al., 2001)	60
Figure 14. Axes de recherche du volet 2	63
Figure 15. Libération des différentes classes de rhizodépôts (mucilages, exsudats, débris et lysats cellulaires) le
long de l'axe racinaire (modifié d'après Dennis et al., 2010)	64
Figure 16. Analyse en composantes principales de l'effet de l'apport de mucilage (70 μ g/g sol sec / j pendar	nt
15 j) sur les aptitudes cataboliques (A) et la structure génétique (B) des communautés bactériennes du sol	
(d'après Benizri et al., 2007)	65
Figure 17. Evolution de l'activité ARS dans la rhizosphère du colza (Rape-RH), de l'orge d'hiver (Barley-RH) e	t
dans un sol global (Bulk soil) (d'après Vong et al., 2007)	68
Figure 18. S immobilisé (A) et activités ARS (B) mesurés après une semaine d'incubation en conditions	
contrôlées dans 2 types de sols amendés avec des doses croissantes de glucose (d'après Vong et al., 2008)	69
Figure 19. Minéralisation brute, immobilisation et minéralisation nette de S mesurées après 1 et 9 semaine	S
d'incubation en conditions contrôlées dans les sols rhizosphériques de colza (A) et d'orge (B) amendés avec	des
extraits de C soluble racinaire ou du glucose (d'après Vong et al., 2007)	69
Figure 20. Colonies fongiques se développant sur un milieu Czapec-XS (Hamdan L. et al., 2010)	70
Figure 21. Evolution de la densité de bactéries ARS rhizosphériques au cours de la phénologie de l'orge et d	u
colza (Cregut et al., 2009)	71
Figure 22. Corrélations entre les densités de microorganismes (bactéries et champignons) possédant une	
activité ARS et les activités ARS dans un sol de la floraison à la maturité du colza (Slezack-Deschaumes et al.	,
2012)	71
Figure 23. Analyse en Composantes Principales de la structure génétique des communautés bactériennes e	t
fongiques possédant une activité ARS au cours de la phénologie du colza (Slezack-Deschaumes et al., 2012)	72
Figure 24. Pourcentage de contribution des activités ARS intracellulaires et membranaires à l'activité ARS	
totale, en fonction de la nature et de la disponibilité en S du milieu chez 3 isolats bactériens rhizosphérique	S
affiliés à Streptomyces sp., Microbacterium sp. et Rhodococcus sp. (Cregut et al., 2013)	
Figure 25. Drivers des communautés microbiennes rhizosphériques	76
Figure 26. Etapes de décomposition du N organique dans les sols	
Figure 27. Traits racinaires mesurés sur le pois et le blé (Romillac et al., 2015, 2019)	77

Figure 28. Evolution de l'activité d'ammonification au cours de la phénologie du pois (A) et contribution des	
traits racinaires du pois et de variables sol aux variations de l'activité (B) (modifié d'après Romillac et al., 201	5)
	78
Figure 29. Evolution des activités protéases au cours de la phénologie du blé dans différents traitements de s	ol
(Romillac et al., 2019)	79
Figure 30. Evolution de la production de céréales (A) en relation avec la consommation d'intrants, fertilisants	;
(B) et produits phytosanitaires (C), entre 1960 et 2000 (d'après Tilman et al., 2002)	82
Figure 31. Principaux modes d'action des microorganismes pouvant être valorisés en tant que solution	
biofertilisante, biostimulante ou de biocontrôle	84
Figure 32. Cadre des travaux de l'axe 2	85
Figure 33. Exemple de démarche mise en œuvre pour isoler des bactéries candidates pour développer une	
solution biofertilisante	86
Figure 34. Observation en microscopie optique de l'interaction entre B. cinerea et la souche de P.	
membranifaciens (Masih et al., 2001)	87
Figure 35. Analyse en Composantes Principales de l'effet des souches bactériennes sur le fonctionnement	
biologique du sol (A) et la disponibilité en nitrates (B) au cours d'une cinétique d'incubation de sol de 28 jour	S
	88
Figure 36. Effet du microbiote racinaire bénéfique sur les performances de la plante (modifié d'après Gaiero	et
al., 2013)	90

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Encadrement de post-doctorants et d'ATER	. 13
Tableau 2. Co-encadrements de doctorants	. 14
Tableau 3. Encadrement de Master 2 et équivalents	. 16
Tableau 4. Autres stages encadrés	. 17
Tableau 5. Implication dans des projets de recherche	. 20
Tableau 6. Bilan de mes activités d'enseignement avant recrutement	. 36
Tableau 7. Exemples des sujets de biométrie et d'enquête depuis 2010	. 41
Tableau 8. Bilan de mes activités d'enseignement depuis mon recrutement	. 43
Tableau 9. Volume de mon service d'enseignement sur la période 2010-2018	. 44
Tableau 10. Quantification des symptômes de maladie et du développement de l'agent pathogène chez le p	ois
cv. Frisson et son mutant isogénique (Myc ⁻) résistant à la mycorhization, traités ou non avec une solution	
d'acide gibbérellique (10 ⁻⁴ M) (d'après Slezack et al., 2000)	. 58
Tableau 11. Effet des mucilages (70 μg/g sol sec / j pendant 15 j) sur l'abondance des bactéries cultivables e	t la
biomasse microbienne C (d'après Benizri et al., 2007)	. 65
Tableau 12. Effet des mucilages sur les communautés bactériennes dénitrifiantes narG et nosZ (d'après	
Mounier et al., 2004)	. 66
Tableau 13. Compartimentation des activités ARS chez des microorganismes isolés de la rhizosphère (modifi	é
d'après Cregut et al., 2013)	. 73
Tableau 14. Caractérisation taxonomique d'isolats bactériens endophytes des rhizomes de Vétiver présentai	nt
une activité antagoniste in vitro vis-à-vis de Fusarium graminearum (d'après Munakata et al., 2021)	. 95

PARTIE ADMINISTRATIVE

1. CURRICULUM VITAE SYNTHETIQUE

Sophie SLEZACK

Née le 11 octobre 1972 à Sens (89) (48 ans) Divorcée, un enfant (né en 2004) Nationalité française

UMR 1121 Laboratoire Agronomie et Environnement - Université de Lorraine - INRA (Nancy-Colmar)

Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires (ENSAIA) 2 avenue de la forêt de Haye – BP 20163 – 54505 Vandoeuvre lès Nancy sophie.deschaumes@univ-lorraine.fr

Tel: 03 72 74 40 63

1.1 Formation académique

1999	Doctorat -	Université de	e Bourgogne
------	------------	---------------	-------------

Spécialité Biochimie, Biologie Cellulaire et Moléculaire Mention : Très honorable avec les félicitations du jury

Soutenance: 28 mai 1999

1995 Diplôme d'Etudes Approfondies – Universités de Bourgogne et de Franche Comté

Spécialité Biochimie, Biologie Cellulaire et Moléculaire

1994 Maitrise de Biologie Cellulaire et Physiologie - Université de Bourgogne

Mention Sciences et Technologies du Végétal

1993 Licence de Biologie - Université de Bourgogne

1992 DEUG B - Université de Bourgogne

Option chimie - biochimie

1.2 Déroulé de carrière

Depuis 2002 Maître de Conférences, 68^{ième} section CNU - Université de Lorraine (ENSAIA)

2000-2002 Attachée Temporaire d'Enseignement et de Recherche (ATER), 66^{ième} section CNU,

Département Sciences du Végétal - Université de Bourgogne

1997-1998 Attachée Temporaire Vacataire, Département Sciences du Végétal - Université de

Bourgogne

1.3 Parcours en recherche

2000-2002

Laboratoire de Mycologie (Institut Universitaire de la Vigne et du Vin, Pr. B. Paul) –
Université de Bourgogne, portant sur la caractérisation de souches microbiennes
concernant i) leur activité antagoniste vis-à-vis de B. cinerea et ii) les mécanismes
moléculaires impliqués dans leur tolérance à des stress osmotiques

Thèse de Doctorat, Laboratoire de Phytoparasitologie – Centre de Microbiologie des
Sols et de l'Environnement – INRA Dijon, portant sur l'étude de la bioprotection du
pois par les champignons endomycorhizogènes à arbuscules vis-à-vis d'Aphanomyces
euteiches, agent de pourriture racinaire (DR CNRS S. Gianinazzi et DR INRA E. DumasGaudot)

1996

Séjour (3 mois) - Laboratoire de microbiologie des sols (Pr. JM Barea), CSIC Grenade
(Espagne)

Séjour UPRES de phytoBiologie Cellulaire (Faculté des Sciences, Pr. F. Marty) et

Séjour (5 mois) - Département de Phytologie (Pr. A. Asselin), Université Laval (Québec, Canada) et Laboratoire de pathologie végétale, Agriculture Canada (Dr. C. Richard)

Stage de DEA (6 mois), Laboratoire de Phytoparasitologie – Centre de Microbiologie des Sols et de l'Environnement – INRA Dijon, portant sur la caractérisation d'isoformes acides de chitinase induites au cours de l'établissement de la symbiose endomycorhizienne chez le pois (DR INRA E. Dumas-Gaudot)

Stage de recherche (8 semaines), Laboratoire de Phytoparasitologie – Centre de Microbiologie des Sols et de l'Environnement – INRA Dijon, portant sur l'étude du contenu en G+C des génomes de champignons endomycorhizogènes (Pr. H. Dulieu)

1.4 Encadrements

Depuis le début de ma carrière, j'ai participé à l'encadrement scientifique de 3 post-doctorants et assimilés, de 5 doctorants (taux d'encadrement de 10 à 50%) dont 2 doctorats en cours et de 7 Masters 2 ou équivalents (DEA et diplôme de fin d'études d'ingénieur, taux d'encadrement 50 à 100%). Ces éléments sont présentés dans les tableaux 1 à 3. J'ai également encadré des stages (16) de plus courte durée, de BTS, DUT, classes préparatoires polytechniques et Master 1 (tableau 4). Enfin, j'ai été ou je suis la co-encadrante de 3 doctorants étrangers (A. Khiralla, M. Adam et E. Seka) accueillis pour des stages de 1 à 4 mois au sein du laboratoire dans le cadre de collaborations avec l'Université de Khartoum (Soudan) et l'Institut National Polytechnique Félix Houphouët Boigny de Yamoussoukro (Côte d'Ivoire).

Tableau 1. Encadrement de post-doctorants et d'ATER

NOM	Statut	Titre des travaux	Période	Contribution	Financement	Situation
				personnelle		actuelle
CLIVOT Hugues	ATER Post-	Influence de la diversité fonctionnelle des couverts végétaux sur les communautés microbiennes jouant un rôle dans la fertilité N et S des sols Etude des relations entre diversité microbienne et une	09/2011- 09/2013 09/2013-	Co-direction (50%) – Dr. S. Piutti (50%) Co-direction	Pari Scientifique INRA Région Lorraine	Ingénieur de recherche UMR FARE
	Doctorant	microbienne et une fonction écologique impliquée dans le service écosystémique de fertilité des sols agricoles	09/2014	(50%) – Dr. S. Piutti (50%)	Lorraine	U. Reims Champagne- Ardenne
ROSELLI Sandro	Post- Doctorant	Caractérisation de nouvelles souches bactériennes rhizosphériques biofertilisantes	09/2016- 08/2017	Direction (100%)	Région Grand Est	Territory Manager TAKARA Bio Europe (CDI)
NUTTENS Andréïna	Post- Doctorante	Utilisation de bio- intrants d'origine microbienne à activité de biocontrôle sur céréales	01/2020 à 12/2021	Co-direction (60%) – Dr. S. Piutti (30%) – Pr. A. Hehn (10%)	Région Grand Est Grandes Entreprises	/

Tableau 2. Co-encadrements de doctorants

NOM	Titre des travaux	Période	Contribution personnelle	Financement	Production scientifique*	Situation actuelle
CREGUT Mickael	Caractérisation de la communauté bactérienne impliquée dans la minéralisation du soufre organique dans les rhizosphères de colza et d'orge	09/2005- 05/2009	Co-encadrement (10%) (Dir. : Pr. E. Benizri Co-Dir.: MC. S. Piutti)	Ministère de la Recherche	2 articles ACL (ACL 11 et 15) *Co-auteur	Ingénieur de Recherche – Université de Nantes
HAMDAN Lama	Caractérisation de la communauté fongique impliquée dans la minéralisation du soufre organique dans les rhizosphères de colza et d'orge	09/2006- 12/2010	Co-encadrement (50%) (Dir. : Pr. E. Benizri)	Gouvernement syrien	1 article ACLN (ACLN 1) *Co-auteur	Inconnue
ROMILLAC Nicolas	Effet de l'introduction du pois dans une succession de cultures sur certaines communautés végétales et bactériennes et leurs fonctions écosystémiques associées	09/2011 12/2015	Co-encadrement (30%) (Dir. : Pr. B. Amiaud Co-Dir.: MC. S. Piutti)	Ministère de la Recherche	3 articles ACL (ACL 17, 19, 23) *1 article en co-auteur et 2 articles en dernier auteur	Chercheur contractuel Université de Naples
MUNAKATA Yuka	Valorisation des interactions plante-microorganismes endophytes pour caractériser de nouvelles molécules actives antimicrobiennes pour les	09/18 -	Co-encadrement (30%) (Dir. : Pr. A. Hehn Co-Dir.: D. Laurain-Mattar)	Lorraine Université d'Excellence	1 article ACL (ACL 25) *Dernier auteur	Thèse en cours

	secteurs de l'agrochimie et de la pharmaceutique				
HAFIDI Omar	Identification et valorisation de microorganismes endophytes multifonctionnels pour développer de nouvelles biosolutions visant à améliorer la croissance et la tolérance du blé à différents agents pathogènes	10/20 -	Co-encadrement (50%) (Dir. : Pr. A. Hehn)	Lorraine Université d'Excellence – Chaire Bio4Solutions	Thèse en cours

^{*} position personnelle dans les auteurs des articles des doctorants

Tableau 3. Encadrement de Master 2 et équivalents

NOM	Titre des travaux	Туре	Période
GRUET Yvan	Influence du mucilage du maïs sur la taille et la diversité des communautés bactériennes du sol	DEA Sciences Agronomiques (INP Lorraine)	2003
SABATIER Pascale	La microflore rhizosphérique : des exigences particulières en termes de substrats carbonés	DEA Sciences Agronomiques (INP Lorraine)	2004
HAMDAN Lama	Caractérisation de la communauté fongique impliquée dans la minéralisation du soufre organique	MASTER 2 FAGE (Université de Lorraine)	2006
COLLIGNON Christelle	Caractérisation de l'arylsulfatase chez des souches fongiques impliquées dans la minéralisation du soufre organique	MASTER 2 FAGE (Université de Lorraine)	2007
REDHA SIOUANE Mohamed	Impact des pratiques agricoles sur la fertilité des sols : quels indicateurs biologiques	MASTER 2 Dtec ^{Bio} (Université de Montpellier)	2013
L'YVONNET Pierre	Caractérisation des propriétés biostimulantes de bactéries rhizosphériques chez les céréales	MASTER 2 FAGE & Diplôme d'ingénieur Agronome (Université de Lorraine)	2017
CARPENTIER Anaïs*	Evaluation des effets biostimulants et protecteurs d'un agent de biocontrôle des céréales	Diplôme d'ingénieur Agronome (Université de Lorraine)	2021

^{*} Co-encadrement (50%) avec A. Nuttens (post-doctorante)

Tableau 4. Autres stages encadrés

NOM	Titre des travaux	Туре	Période
STREIFF Adeline	Evaluation de l'effet d'huiles essentielles de Vétiver sur la croissance de <i>Fusarium graminearum</i> et <i>Fusarium poae</i>	MASTER 1 FAGE (Université de Lorraine)	2013 (2 mois)
WILLEMIN Marine	Evaluation de l'effet d'isolats bactériens endophytes du Vétiver sur la croissance de <i>Fusarium</i> <i>graminearum</i>	MASTER 1 FAGE (Université de Lorraine)	2014 (2 mois)
OUERGHI Iheb	Caractérisation des propriétés antagonistes du microbiote endophyte du Vétiver	MASTER 1 FAGE (Université de Lorraine)	2018 (2 mois)
FARNETTI DAMIEN	Caractérisation des communautés fongiques impliquées dans la minéralisation du soufre organique dans la rhizosphère du colza et de l'orge	DUT Génie Biologique (Université de Lorraine)	2006 (3 mois)
MOGENOT Thomas	Etude de l'influence de différentes espèces végétales prairiales sur la diversité fonctionnelle des communautés microbiennes jouant un rôle dans la fertilité N/S des sols	DUT Génie Biologique (Université de Lorraine)	2012 (3 mois)
CLAUSS Angélique	Indicateurs microbiens de la fertilité des sols	BTS 1 APV (Lycée Agricole, Courcelles Chaussy)	2015 (2 mois et demi)
SCHNELL Hugo	Etude de l'effet d'un traitement de semences sur la croissance et le développement du blé	BTS 2 Biotechnologies (Lycée Stanislas, Villers lès Nancy)	2016 (2 mois)
ROUX Alan	Etude des propriétés biostimulantes de souches bactériennes rhizosphériques	BTS 2 Biotechnologies (Lycée Stanislas, Villers lès Nancy)	2017 (2 mois)
MARSON Léa	Etude de l'impact des polyphénols et des vers de terre sur le fonctionnement biologique des sols et la fertilité N/S	BTS 2 Biotechnologies (Lycée Stanislas, Villers lès Nancy)	2017 (2 mois)
PATE Benjamin	Etude de bactéries biostimulantes de la croissance des plantes	BTS 1 Biotechnologies (Lycée Stanislas, Villers lès Nancy)	2017 (6 semaines)
GROSJEAN Guillaume	Comparaison de la croissance et de l'architecture racinaire de variétés de maïs	BTS 1 Biotechnologies (Lycée Stanislas, Villers lès Nancy)	2017 (6 semaines)

CASTEL Franck	Utilisation de souches bactériennes rhizosphériques comme agent de biocontrôle dans le process de malterie	BTS 2 Biotechnologies (Lycée Stanislas, Villers lès Nancy)	2019 (2 mois)
BRIENNE Alban	Evaluation des activités antifongiques de souches bactériennes et de leurs métabolites vis-à-vis d'agents pathogènes racinaires	BTS 1 Biotechnologies (Lycée Stanislas, Villers lès Nancy)	2021 (2 mois)
BOILEAU Nicolas	Etude et caractérisation de champignons évoluant dans la rhizosphère du colza et de l'orge	Classe Préparatoire Polytechnique	2005 (6 semaines)
DELOT Marie-José	Etude et caractérisation de champignons impliqués dans la minéralisation du soufre organique	Classe Préparatoire Polytechnique	2005 (6 semaines)
BOTTAN Maxime	Caractérisation des activités arylsulfatases du sol	Classe Préparatoire Polytechnique	2010 (6 semaines)

1.5 Rayonnement scientifique

1.1.1 Lecteur arbitre pour des revues scientifiques internationales

Relecture d'articles (environ 1-2 articles par an) pour différentes revues (European Journal of Soil Biology, Scientia Horticulturae, Canadian Journal of Microbiology, STOTEN, Soil Biology and Biochemistry, FEMS Microbiology Letters, Agronomy, Environmental Science and Pollution Research).

1.1.2 Evaluation de projets scientifiques

- Expertise d'une demande de financement pour un équipement Région Bourgogne (2005)
- Expertise de demandes de financement pour projets de recherche Région Bourgogne (2005, 2007)
- Expertise d'une demande de financement pour un contrat postdoctoral Région Ile de France (2011)
- Expertise d'une demande de financement pour un projet de recherche Institut de Recherche pour le Développement (2013)
- Expertise d'une demande de financement pour un projet de recherche AGROSUP Dijon (2018, 2019)

1.1.3 Participation à des jurys et comités de pilotage

Participation à 3 comités de pilotage de thèse

- L. Hamdan (2006-2010 Université de Lorraine ex INPL) : Caractérisation de la communauté fongique impliquée dans la minéralisation du soufre organique dans les rhizosphères de colza et d'orge.
- N. Romillac (2011-2015 Université de Lorraine) : Effets de l'introduction du pois dans une succession de cultures sur certaines communautés végétales et bactériennes et leurs fonctions écosystémiques associées.
- Y. Munakata (En cours Université de Lorraine) : Valorisation des interactions plante-microorganismes endophytes pour caractériser de nouvelles molécules actives antimicrobiennes pour les secteurs de l'agrochimie et de la pharmaceutique.

Examinatrice de 4 jurys de thèse

- L. Hamdan (Université de Lorraine ex INPL, 2010) : Caractérisation de la communauté fongique impliquée dans la minéralisation du soufre organique dans les rhizosphères de colza et d'orge.
- D. Batsch (Université de Nancy 1, 2011) : Impacts des pesticides sur la santé humaine.
- A. Khiralla (Université de Lorraine, 2015): Etudes phytochimique, cytotoxique et antibactérienne de champignons endophytes issus de plantes médicinales du Soudan.
- N. Romillac (Université de Lorraine, 2015) : Effets de l'introduction du pois dans une succession de cultures sur certaines communautés végétales et bactériennes et leurs fonctions écosystémiques associées.

Participation à des jurys de concours

Membre du jury de recrutement d'un concours de MC (ENSAIA, 2013) Présidente d'un jury de concours d'adjoint technique INRAE, Centre de Nancy (2019)

1.6 Responsabilités scientifiques et administratives

1.6.1 Projets scientifiques

Depuis le début de ma carrière, j'ai été impliquée dans 17 projets de recherche (budget global pour l'UMR : 827k€) avec des partenaires académiques ou du monde socio-économique. J'ai assurée ou j'assure la coordination/co-coordination de 10 de ces projets (tableau 5). J'ai également participé au montage et à l'ouverture en 2020 d'une chaire de mécénat (montant de fonctionnement annuel de 110k€) impliquant des partenaires industriels de dimension nationale / internationale. Cette chaire a pour vocation de former les professionnels aux bio-solutions (biofertilisants, agents de biocontrôle, biostimulants) mais aussi de participer, dans le cadre d'actions de recherche, à la caractérisation et au développement de nouveaux bio-intrants.

Tableau 5. Implication dans des projets de recherche

Période	Type de projet	Nom du projet	Financement obtenu	Contribution personnelle	Partenaires
2002-2003	Région	Rôle de la rhizodéposition dans la structuration des communautés microbiennes de la rhizosphère	10k€	Coordinatrice	/
2001-2003	ACI Ecologie quantitative	Ecologie du bioréacteur rhizosphère : fonctionnement et possibilité de maitrise	50 k€	Participante	INRA/CMSE Laboratoire de Microbiologie des Sols, Dijon UMR INRA-ENSAM, Rhizosphère et Symbiose, Montpellier Unité d'Agronomie, INRA Laon-Reims-Mons
2005-2008	ANR Ecosphère Continentale – Risques Environnementaux – programme ECOGER MICAGRO	Effet des pratiques de gestion et des modes d'aménagement agricoles et sylvicoles sur les communautés microbiennes intervenant dans la fertilité et la qualité des sols	20 k€	Participante	INRA/CMSE Laboratoire de Microbiologie des Sols, Dijon UMR INRA-Université de Lorraine Interactions Arbres/Microorganismes
2006-2009	APR MEDD « Evaluation et réduction des risques liés à l'utilisation des pesticides »	Indicateurs pour l'évaluation de l'impact de produits phytosanitaires sur la composante microbienne de la qualité biologique des sols et des systèmes hydriques de surface	15 k€	Participante	INRA/CMSE Laboratoire de Microbiologie des Sols, Dijon Nancy UMR ECOSYS, Versailles

2006-2007	Innovant INRA (Département Environnement et Agronomie)	Etude de la dynamique du soufre dans la rhizosphère. Rôle des communautés bactériennes et fongiques fonctionnelles	20 k€	Co- coordinatrice	INRA Laon-Reims-Mons
2012-2013	Région Lorraine (Post-doctorat)	Etude des relations entre diversité microbienne et une fonction impliquée dans le service de fertilité des sols	40 k€	Participante	UR INRA Biogéochimie des écosystèmes forestiers
2012-2013	Pari Scientifique INRA (Département Environnement et Agronomie)	Influence de la diversité fonctionnelle des couverts végétaux sur la diversité fonctionnelle des communautés microbiennes jouant un rôle dans la fertilité N et S des sols	30 k€	Coordinatrice	UMR EVA Caen
2013-2017	SYNGENTA	semences Vibrance et Redigo sur la croissance et la physiologie du blé et de l'orge	70 k€	Co- coordinatrice	/
2013-2015	Association pour la Relance Agronomique en Alsace (ARAA)	Effet des systèmes de culture innovants sur le fonctionnement biologique des sols	7,5 k€	Coordinatrice	ARAA, Chambre d'agriculture d'Alsace
2015	Oléon groupe AVRIL	Potentialities of Oleon matrix as a new solution in agriculture	4 k€	Co- coordinatrice	
2016-2017	Région Lorraine (post-doctorat)	Caractérisation de souches bactériennes biofertilisantes	44 k€	Co- coordinatrice	/
2016-2019	Programme PSDR – Projet ASTRAL	Acteurs et Services écosystémiques des Territoires RurAux Lorrains	15 k€	Participante	UR ASTER, INRA Mirecourt, UMR Sols et Environnement Laboratoire Lorrain de Sciences Sociales, Université de Lorraine Chambre Régionale d'Agriculture du Grand Est
2017	Pioneer groupe CORTEVA	Comparaison du développement et de l'architecture racinaire de variétés de maïs issues de génétiques différentes	3 k€	Co- coordinatrice	/

2018-2021	Programme GESIPOL ADEME Projet Piegeachlor	Piégeage des composés halogénés lipophiles organiques rémanents	20 k€	Participante	UR AFPA, UMR ECOSYS, Versailles Unité de recherche AFPA, Université de Lorraine
2018-2021	Thèse environnée Programme I-SITE Lorraine Université d'excellence – Projet Impact Biomolécules	Valorisation des interactions plante-endophytes pour la caractérisation de nouvelles molécules actives antimicrobiennes pour les secteurs de l'agrochimie et de la pharmaceutique	137,5 k€	Participante	UMR CNRS/Université de Lorraine Laboratoire Lorrain de Chimie Moléculaire, Nancy
2019-2021	Projet Maturation SATT SAYENS	Souches bactériennes biofertilisantes	187 k€	Co- Coordinatrice	Industriel (confidentiel)
2020-2021	Projet Région Recherche Développement Innovation Grandes Entreprises	Agrobiote	155 k€	Coordinatrice WP	ARD, RITTMO Agroenvironnement
2020-2024	Chaire de mécénat	BIO4Solutions	110k€/an	Participante	Partenaires industriels : BASF, Agrauxine, Coopérative LORCA, Plant Advanced Technologies

1.6.2. Responsabilités et fonctions dans des instances

AU SEIN DE L'UMR

2008-2012	Responsable des séminaires scientifiques (2/mois)
2009-2011	Membre du groupe H&S : mise en place des outils de pilotage de prévention des risques chimiques pour la construction du Document Unique de l'unité (démarche OPPI INRA) ; élaboration du livret d'accueil des stagiaires
2007-2011	Membre du conseil de gestion de l'UMR (représentant des ECCI)
Depuis 2012	Co-référent scientifique de Madame J. Genestier, technicienne de recherche
Depuis 2016	Membre de la cellule « Budget » : participation au pilotage du budget de l'UMR en relation avec la Direction de l'unité (définition des lignes budgétaires, répartition des parts-chercheurs)
Depuis 2017	Membre de la cellule « Traçabilité des échantillons » : élaboration d'un système de suivi des échantillons biologiques générés par les activités de recherche du laboratoire en vue d'améliorer la traçabilité
Depuis 2019	Membre du Groupe d'Animation Scientifique (GAS) « Régulation biologique » (9 permanents, 5 contractuels) et co-animation du GAS « Valorisation des interactions fonctionnelles plante – microorganismes » (4 permanents, 8 contractuels)

AU SEIN DE L'ENSAIA

2006-2008	Membre de la Commission locale de Spécialistes 68 ^{ième}
2008-2012	Membre du comité d'animation scientifique : organisation d'ateliers lors des Journées « Sciences en Fête » et des assises de la recherche de l'ENSAIA en mars 2010
2012-2020	Responsable du service d'enseignement de Sciences Végétales de $1^{\text{ère}}$ et $2^{\text{ième}}$ années
Depuis 2016	Membre élu du Conseil d'administration
Depuis 2019	Co-responsable de la spécialisation de 3 ^{ième} année Protection des Cultures

AU NIVEAU NATIONAL

Depuis 2019 Membre élu de la CNU, 68^{ième} section

1.7. Production scientifique

Résumé des productions scientifiques

25 articles dans des revues à comité de lecture (ACL)

3 chapitres d'ouvrages scientifiques

2 brevets

2 articles dans des revues non référencées dans les bases de données internationales

4 conférences invitées

20 communications orales ou affichées dans des colloques internationaux

25 communications orales ou affichées dans des colloques nationaux

Articles dans des revues à comité de lecture (ACL)

1996

ACL1. Dumas-Gaudot E., **Slezack S.**, Dassi B., Pozo M.J., Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. 1996. Plant hydrolytic enzymes (chitinases and β -1,3-glucanases) in root reactions to pathogenic or symbiotic microorganisms. Plant and Soil, 185, 211-221.

ACL2. Pozo M.J., Dumas-Gaudot E., **Slezack S.**, Cordier C., Asselin A., Gianinazzi S., Gianinazzi-Pearson V., Azcon-Aguilar C. 1996. Induction of new chitinase isoforms in tomato roots during interactions with *Glomus mosseae* and/or *Phytophthora nicotianae* var. *parasitica*. Agronomie, 16, 689-697.

1999

ACL3. Slezack S., Dumas-Gaudot E., Rosendahl S., Kjoller R., Paynot M., Negrel J., Gianinazzi S. 1999. Endoproteolytic activities in pea roots inoculated with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and/or *Aphanomyces euteiches* in relation to bioprotection. New Phytologist, 142, 517-529.

2000

ACL4. Slezack S., Dumas-Gaudot E., Paynot M., Gianinazzi S. 2000. Is a fully established mycorrhizal symbiosis required for bioprotection of *Pisum sativum* L. roots against *Aphanomyces euteiches*? Molecular Plant-Microbe Interactions 13, 238-241.

2001

ACL5. Masih E.I., **Slezack-Deschaumes S**., Marmaras I., Aït Barka E., Vernet G., Charpentier C., Adholeya A., Paul B. 2001. Characterization of the yeast *Pichia membranifaciens* and its possible use in the biological control of *Botrytis cinerea*, causing the grey mould of grapevine. FEMS Microbiology Letters 202, 227-232.

ACL6. Slezack S., Negrel J., Bestel-Corre G., Dumas-Gaudot E., Gianinazzi S. 2001. Purification and partial amino acid sequencing of a mycorrhiza-related chitinase isoform from *Glomus mosseae* inoculated roots of *Pisum sativum L*. Planta, 213, 781-787.

2004

ACL7. Mounier E., Hallet S., Chèneby D., Benizri E., Gruet Y., Nguyen C., Piutti S., Robin C., **Slezack-Deschaumes S.**, Martin-Laurent F., Germon G., Philippot P. 2004. Influence of maize mucilage on the diversity and activity of the denitrifying community. Environmental Microbiology 6, 301-312.

2007

ACL8. Benizri E., Nguyen C., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Philippot L. 2007. Additions of maize mucilage to soil changed the structure of bacterial the community. Soil Biology and Biochemistry, 39, 1230-1233.

ACL9. Vong P.C., Piutti S., Benizri E., **Slezack-Deschaumes S.**, Robin C., Guckert A. 2007. Water-soluble carbon in roots of rape and barley: impacts on labile soil organic carbon, arylsulphatase activity and sulphur mineralization. Plant Soil, 294, 19-29.

2008

ACL10. Vong P-C, Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Benizri E., Guckert A. 2008. Sulphur immobilization and arylsulphatase activity in two calcareous arable and fallow soils as affected by glucose additions. Geoderma, 148, 79-84.

2009

ACL11. Crégut M., Piutti S., Vong P-C., **Slezack-Deschaumes S.**, Crovisier I., Benizri E. 2009. Density, structure, and diversity of the cultivable arylsulfatase-producing bacterial community in the rhizosphere of field-grown rape and barley. Soil Biology and Biochemistry, 41, 704-710.

2010

ACL12. Vong P.-C., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Benizri E., Guckert A. 2010. Effects of low-molecular weight organic compounds on sulphur immobilization and re-mineralization and extraction of immobilized sulphur by hot-water and acid hydrolysis. European Journal of Soil Science, 61, 287-297.

2011

ACL13. Bockstaller C., Lasserre-Joulin F., **Slezack-Deschaumes S.**, Piutti S., Villlerd J., Amiaud B., Plantureux S. 2011. Assessing biodiversity in arable farmland by means of indicators: an overview. OCL-Oléagineux Corps Gras Lipides 18, 137-144.

2012

ACL14. Slezack-Deschaumes S., Piutti S., Vong P-C., Benizri E. 2012. Dynamic of cultivable arylsulfatase-producing bacterial and fungal communities along the phenology of field-grown rape. European Journal of Soil Biology, 48, 66-72.

2013

ACL15. Crégut M., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Benizri E. 2013. Compartmentalization and regulation of arylsulfatase activities in *Streptomyces* sp., *Microbacterium* sp. and *Rhodococcus* sp. soil isolates in response to inorganic sulfate limitation. Microbiological Research, 168, 12 - 21.

2014

ACL16. Legay N., Personeni E., **Slezack-Deschaumes S.,** Piutti S., Cliquet J.-B. 2014. Grassland species show similar strategies for sulphur and nitrogen acquisition. Plant and Soil, 375, 113 - 126.

2015

ACL17. Piutti S., Romillac N., Chanseaume A., **Slezack-Deschaumes S.**, Manneville V., Amiaud B. 2015. Enjeux et contributions des prairies temporaires pour améliorer la fertilité des sols. Fourrages 223, 179-187.

ACL18. Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Niknahad Gharmakher H., Vong P.-C., Recous S., Benizri E. 2015. Relationships between the density and activity of microbial communities possessing arylsulfatase activity and soil sulfate dynamics during the decomposition of plant residues in soil. European Journal of Soil Biology, 70, 88-96.

ACL19. Romillac N., Piutti S., Amiaud B., **Slezack-Deschaumes S.** 2015. Influence of pea root traits modulating soil bioavailable C and N effects upon ammonification activity. Soil Biology and Biochemistry, 90, 148–151.

2016

ACL20. Khiralla A., Eltahir L., Tzanova T., Schohn H., **Slezack-Deschaumes S.**, Hehn A., Tein A., Yagi S., Laurain-Mattar D. 2016. Promising cytotoxic and antibacterial potentialities of endophytic fungi associated with medicinal plants from Sudan. FEMS Microbiology Letters 363, Fnw089.

2018

ACL21. Slezack-Deschaumes S., Piutti S., L'Yvonnet P., Roselli S. 2018. Souche bactérienne M biofertilisante. Demande N° FR 1873624 / Numéro de publication FR3090689. Demande d'extension internationale N°PCT/FR2019/053222 acceptée (numéro de publication : WO 2020/128375 A1).

ACL22. Slezack-Deschaumes S., Piutti S., L'Yvonnet P., Roselli S. 2018. Souche bactérienne P biofertilisante. Demande N° FR 1873596 / Numéro de publication FR3090690. Demande d'extension internationale N°PCT/FR2019/053221 acceptée (numéro de publication : WO 2020/128374 A1).

2019

ACL23. Romillac N., Piutti S., Amiaud B., **Slezack-Deschaumes S** (2019). Combined effects of pea residues and wheat root functional traits of soil protease activity. Pedobiologia 77, 150576.

2020

ACL24. Khiralla A., Spina R., Varbanov M., Philippot S., Lemiere P., **Slezack-Deschaumes S.**, André P., Mohamed L., Yagi SM., Laurain-Mattar D. 2020. Evaluation of antiviral, antibacterial and antiproliferative activities of the endophytic fungus *Curvularia papendorfii* and isolation of a new polyhydroxyacid. Microorganisms 8, 1353.

2021

ACL25. Munakata Y., Gavira C., Genestier J., Bourgaud F., Hehn A., Slezack-Deschaumes S. Composition and functional comparison of vetiver root endophytic microbiota originating from

different geographic locations that show antagonistic activity towards *Fusarium graminearum*. Microbiological Research, 243, 126650.

Soumis

Romillac N., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S**., Gaba S., Amiaud B. Niche overlap of functional traits reveals competition between crops and weed communities in agroecosystems. Soumis à Weed Research

Chapitres d'ouvrages scientifiques

1996

Slezack S., Dassi B., Dumas-Gaudot E. 1996. Arbuscular mycorrhizal-induced chitinase isoforms. Dans « chitin enzymology », Riccardo A.A., Muzzarelli eds, Atec edizioni, Grottamare, 2: 339-347.

1997

Dumas-Gaudot E., Dassi B., **Slezack S.**, Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. 1997. Targeted approaches for detecting changes in protein expression with mycorrhiza development: hydrolytic isoenzyme analyses and immunological detection of known proteins in root extracts. Dans « Mycorrhiza manual », Varma A. ed., Springer-Verlag, Berlin, 289-309.

2001

Pozo M.J., **Slezack S.**, Dumas-Gaudot E., Gianinazzi S., Azcon-Aguilar C. 2001. Plant Defence responses to arbuscular mycorrhizal fungi. Dans « Mycorrhiza Technology in Agriculture: from genes to bioproducts », Gianinazzi S., Schuëpp H., Haselwandter K., Barea J.M. eds, Birkhaüser Verlag AG, Basel.

Articles dans des revues non référencées dans des bases de données internationales

2009

Hamdan L., **Slezack-Deschaumes S.**, Piutti S., Benizri E. 2009. Implication des communautés fongiques fonctionnelles dans la dynamique du soufre organique dans les sols. Séminaire de l'Ecole Doctorale RP2E.

2018

Slezack-Deschaumes S., Clivot H., Pernot J., Genestier J., Braun V., Piutti S. 2018. Vibrance® Gold, une action biostimulante ? Mieux comprendre les effets du Vibrance® Gold sur la croissance et le statut nutritionnel du blé. Phytoma 718, 35-38.

Conférences invitées

1997

Dumas-Gaudot E., Dassi B., **Slezack S.**, Pozo M.J., Gianinazzi S. 1997. Lytic enzymes (chitinases, chitosanases, β -1,3-glucanases) in endomycorrhizas. Indo-French round table meeting on « Understanding host plant-mycorrhizal fungus compatibility: recognition, ontogeny and physiology during early root infection », Tata Institute, New Dehli, India (oral).

Slezack S., Dumas-Gaudot E., Gianinazzi S. 1997. Bioprotection of *Pisum sativum* roots by arbuscular mycorrhizal fungi against *Aphanomyces euteiches*. CSIC Grenade, Espagne.

2015

Slezack-Deschaumes S., Clivot H., Braun V., Borde O., Piutti S. 2015. Effect of Vibrance Gold on plant growth and N status of wheat (*Triticum aestivum* L.). European Root Health Forum, Berlin, Allemagne.

2016

Slezack-Deschaumes S., Clivot H., Khiralla A., Roselli S., Braun V., Piutti S. 2016. Effect of Vibrance Gold on plant growth and N status of wheat (*Triticum aestivum* L.). CIS Root Health Forum, Minsk, Biélorussie.

Communications dans des congrès internationaux

1996

Dumas-Gaudot E., Dassi B., Slezack S., Pozo M.J., Gianinazzi-Pearson V., Asselin A. and Gianinazzi S. 1996. Specific chitinase isoforms in arbuscular mycorrhizal symbioses. 2nd International Symposium on « Chitin Enzymology », Senigallia, Italy (oral).

Dumas-Gaudot E., Dassi B., **Slezack S.**, Samra A., Pozo M.J., Gianinazzi S. 1996. Researches on specific plant protein expression in arbuscular mycorrhizal symbioses. First International Conference on Mycorrhizae, University of California, Berkeley, USA (oral).

1998

Slezack S., Dumas-Gaudot E., Gianinazzi S. 1998. Involvement of plant defense reponses in bioprotection of pre-mycorrhizal pea roots against *Aphanomyces euteiches*. 2nd International Conference on Mycorrhiza, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden (poster).

2000

Dumas-Gaudot E., **Slezack S.**, Negrel J., Bestel-Corre G., Anstett A., Pozo M.J., Azcon-Aguilar C., Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. 2000. Mycorrhiza-related chitinases and chitosanases: State of art. Cost Action 838 « Managing arbuscular mycorrhizal fungi for improving soil quality and plant health in agriculture. COST Meeting, Santiago de Compostella, Spain (oral).

Dumas-Gaudot E., **Slezack S.**, Negrel J., Bestel-Corre G., Anstett A., van Tuinen D., Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. 2000. Chitinases and chitosanases in arbuscular mycorrhizal and rhizobial symbioses: common or differents events? 3rd International Congress on Symbiosis (TICS). Marburg, Deutchland (oral).

2001

Dumas-Gaudot E., Bestel-Corre G., **Slezack S.** 2001. Des protéines potentiellement impliquées dans la bioprotection par les symbioses mycorhiziennes à arbuscules. Vers une approche protéomique. Mycorhizes 2001, Montréal, Québec, Canada (oral).

2006

Piutti S., Crégut M., Crovisier I., **Slezack-Deschaumes S.**, Vong P.C., Benizri E. 2006. Functional study of soil bacterial community implicated in the sulfur mineralisation in the rhizosphere of rape and barley. 11^{ième} Symposium International d'Ecologie Microbienne – ISME 11, Vienne (poster).

2007

Crégut M., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Crovisier I., Vong P.C., Benizri E. 2007. Structure and diversity of the cultivable bacterial communities implicated in the esters sulfates mineralisation in three different soils. RHIZOSHERE 2 International Conference, Montpellier, France (poster).

Hamdan L., **Slezack-Deschaumes S.**, Piutti S., Cregut M., Vong P.-C., Benizri E. 2007. Characterization of the functional microbial community implicated in sulfur mineralization in the rhizosphere of rape and barley. RHIZOSHERE 2 International Conference, Montpellier, France (poster).

Piutti S., Crégut M., Hehn A., **Slezack-Deschaumes S.**, Benizri E. 2007. Molecular tools to follow bacterial community implicated in the mineralization of ester sulfates in rhizosphere soil. RHIZOSPHERE 2 International Conference, Montpellier, France (poster).

2008

Vong P.C., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Benizri E., Guckert A. 2008. Effects of glucose on sulphur dynamics in calcareous arable and fallow soils. 5th International Symposium of Interactions of Soil Minerals with Organic Components and Microorganisms, Pucon, Chili (poster).

Vong P.C., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Benizri E., Guckert A. 2008. Organic fertilizer S in hot-water extract from calcareous arable, fallow and forest soils as affected by different sources of organic carbon additions. 5th International Symposium of Interactions of Soil Minerals with Organic Components and Microorganisms, Pucon, Chili (poster).

2013

Piutti, S. **Slezack-Deschaumes S.**, Niknahad-Gharmakher H., Vong PC., Recous S., Benizri E. 2013. Effect of plant residue incorporation on the density and activity of soil microbial communities possessing arylsulfatase activity and on sulfur mineralization. 4th International Symposium on Soil Organic Matter, Nanjiing, Chine (oral).

Romillac N., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Amiaud B. 2013. Effect of diversification of cereal crop rotations on microbial communities mediating N and S mineralization. 4th International Symposium on Soil Organic Matter, Nanjiing, Chine (oral).

2015

Gavira C., **Deschaumes S.**, Piutti S., Mignard B., Bourgaud F. 2015. Use of endophytic micro-organisms as stimulant agents to produce high level of plant terpenoids. 12th international meeting on biosynthesis, functions and synthetic biology of isoprenoids, Vancouver, Canada (poster).

2016

Clivot H., **Slezack-Deschaumes S.**, Genestier J., Zeller B., Bienaimé S., Pollier B., Francez A-J, Piutti S. 2016. Linking microbial activities and gross nitrogen and sulphur fluxes in agricultural soils. Eurosoil, Istanbul, Turquie, (poster).

Romillac N., **Slezack-Deschaumes S.**, Amiaud B., Piutti S. 2016. Influence of crop species and interannual climate variability on soil microbial communities at field scale. Eurosoil, Istanbul, Turquie (poster).

2017

Roselli S., Piutti S., Clivot H., Khiralla A., Braun V., **Slezack-Deschaumes S.** 2017. Effects of Vibrance Gold on plant growth and N status of wheat (*Triticum aestivum* L.). AFSTA Congress, Dakar, Sénégal (oral).

2018

Slezack-Deschaumes S., Genestier J., Voisin A.S., Piutti S. 2018. Effect of pea, lentil and faba bean on soil microbial activities implicated in sulfur and nitrogen mineralization. 20th Nitrogen Workshop, Rennes, France (poster).

2019

Munakata Y., Gavira C., Genestier J., Hehn A., Bourgaud F., **Slezack-Deschaumes S.** 2019. Characterization of Vetiver endophytic bacteria in taxonomical compositions and antifungal activities against *Fusarium graminearum*. Conférence internationale "Biomolecules: Research & Development, Markets and Acceptability", Majorque, Espagne (poster).

Communications dans des colloques nationaux

2001

Slezack-Deschaumes S., Negrel J., Dumas-Gaudot E., Gianinazzi S. 2001. Bioprotection du pois par le champignon mycorhizogène à arbuscules *Glomus mosseae* vis à vis du champignon pathogène *Aphanomyces euteiches*. 5^{ième} Congrès de la Société Française de Phytopathologie, Angers (poster).

Slezack-Deschaumes S., Negrel J., Dumas-Gaudot E., Gianinazzi S. 2001. Bioprotection du pois par le champignon mycorhizogène à arbuscules *Glomus mosseae* vis à vis du champignon pathogène *Aphanomyces euteiches*. 3^{ième} Colloque Rhizosphère, Dijon.

2003

Gruet I., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Nguyen C., Robin C., Mounier E., Martin-Laurent F., Philippot L., Benizri E. 2003. Influence du mucilage de maïs sur la structure et les activités des communautés microbiennes telluriques. 5^{ièmes} Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Nancy (poster).

Mounier E., Abadie J., Gruet I., Martin-Laurent F., Souche G., Piutti S., Chèneby D., Quiquampoix H., **Slezack-Deschaumes S.**, Nguyen C., Robin C., Jaillard B., Benizri E., Philippot L. 2003. Influence du mucilage de maïs sur la structure et les activités des communautés microbiennes fonctionnelles telluriques d'intérêt agronomique. 5^{ièmes} Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Nancy (poster).

Nguyen C., Catroux G., Abadie J., Benizri E., Chèneby D., Gruet I., Jaillard B., Martin-Laurent F., Mounier E., Philippot L., Piutti S., Quiquampoix H., Robin C., **Slezack-Deschaumes S.**, Souche G. 2003. La rhizosphère, bioréacteur. 5^{ièmes} Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Nancy (poster).

2006

Piutti S., Crégut M., **Slezack-Deschaumes S.**, Crovisier I., Vong P.C., Benizri E. 2006. Etude des communautés bactériennes rhizosphériques impliquées dans la minéralisation du soufre organique. 6^{ième} Rencontres Plantes-Bactéries, Aussois (poster).

2007

Crégut M., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Crovisier I., Vong P.-C., Benizri E. 2007. Caractérisation des communautés bactériennes rhizosphériques impliquées dans la minéralisation du soufre organique. Colloque de l'Association Francophone d'Ecologie Microbienne, La Grande Motte, Montpellier (poster).

Hamdan L., **Slezack-Deschaumes S.**, Piutti S., Cregut M., Vong P.-C., Benizri E. 2007. Caractérisation de la communauté fongique impliquée dans la minéralisation du soufre organique sous couvert de colza. Colloque de l'Association Francophone d'Ecologie Microbienne, La Grande Motte, Montpellier (poster).

Niknahad H., **Deschaumes S.**, Piutti S., Machet JM., Benizri E., Recous S. 2007. Etude de la dynamique du soufre dans le sol, associée à la décomposition des résidus végétaux. Journées Nationales de l'Etude des Sols.

Piutti S., Vong P.C., **Slezack-Deschaumes S.**, Benizri E. 2007. Des microbes au service de la nutrition soufrée des plantes : interaction flux de soufre - communautés microbiennes fonctionnelles. Colloque de l'Association Francophone d'Ecologie Microbienne, La Grande Motte, Montpellier (oral).

2008

Benizri E., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Niknahad H., Machet J.M., Recous S. 2008. Effet de l'incorporation de résidus végétaux sur les communautés bactériennes fonctionnelles impliquées dans la minéralisation du soufre organique des sols. 8^{ièmes} Rencontres Plante-Bactéries, Aussois (poster).

Crégut M., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.**, Benizri E. 2008. Régulation de l'activité arylsulfatase chez des bactéries rhizosphériques. 8^{ièmes} Rencontres Plante-Bactéries, Aussois (poster).

2009

Piutti S., Crégut M., Hehn A., Tarnawski S., **Slezack-Deschaumes S.**, Benizri E. 2009. Diversité du gène codant l'arylsulfatase en relation avec la localisation de cette activité chez des bactéries rhizosphériques. Colloque de l'Association Francophone d'Ecologie Microbienne, Lyon (poster).

Piutti S., Usman M., Niknahad H., Vong P.C., **Slezack-Deschaumes S.**, Recous S., Benizri E. 2009. Effet de l'incorporation de résidus de blé, dans des conditions limitantes en soufre, sur la taille et l'activité des communautés microbiennes du sol impliquées dans la minéralisation du soufre organique. 10^{ièmes} journées d'études des sols, AFES, Strasbourg (poster).

Usman M., Piutti S., Niknahad H., Vong P.C., **Slezack-Deschaumes S.**, Recous S., Benizri E. 2009. Effet de l'incorporation de résidus de blé, dans des conditions limitantes en soufre, sur la taille et l'activité

des communautés microbiennes du sol impliquées dans la minéralisation du soufre organique. Séminaire Matières Organiques et Environnement, Ste Maxime (poster).

Slezack-Deschaumes S., Maron P.A., Vong P.-C., Piutti S., Ranjard L., Benizri E. 2009. Identification des fonctions microbiennes associées à la dégradation du soufre organique dans les sols par une approche de métaprotéomique. 10^{ièmes} journées d'études des sols, AFES, Strasbourg (poster).

2010

Hamdan L.., **Slezack-Deschaumes S.**, Piutti S., Leroux Y., Vong P.C., Benizri E. 2010. Caractérisation fonctionnelle de souches fongiques impliquées dans la minéralisation du soufre organique via l'activité arylsulfatase. Journées Jean Chevaugeon – 8^{ièmes} rencontres de phytopathologie-mycologie, Aussois (oral).

Legay N., Personeni E., **Slezack-Deschaumes S.**, Piutti S., Cliquet J.B. 2010. Dynamique du soufre dans le système sol / plantes / biomasse microbienne chez six espèces prairiales différant par leurs stratégies d'acquisition des nutriments. Colloque d'Ecologie, Montpellier (poster).

2013

Clivot H., Piutti S., Amiaud B., Cliquet J-B., Lemauviel S., Personeni E., **Slezack-Deschaumes S.** 2013. Relations entre diversité fonctionnelle végétale – diversité microbienne et minéralisation de N/S dans les sols. 5^{ième} Colloque de l'Association Française d'Ecologie Microbienne, Clermont-Ferrand (poster).

Romillac N., Piutti S., Benkirane S., Amiaud B., **Slezack-Deschaumes S.** 2013. Dynamique de l'abondance et de l'activité des bactéries protéolytiques lors du développement du pois. 5^{ième} Colloque de l'Association Française d'Ecologie Microbienne, Clermont-Ferrand (poster).

2015

Piutti S., Romillac N., **Slezack-Deschaumes S.**, Amiaud B., Chanseaume A., Manneville V. 2015. Enjeux et contributions des prairies temporaires pour améliorer la fertilité des sols. Journées de l'Association Française pour la Production Fourragère, La fertilité des sols dans les systèmes fourragers, Paris (oral).

2017

Piutti S., Genestier J., **Slezack-Deschaumes S.** 2017. Etude des interactions entre les plantes et les communautés microbiennes impliquées dans la minéralisation de l'azote et du soufre par des approches fonctionnelles. Colloque national sur le thème "Cycle du soufre et nutrition soufrée : états des connaissances et prospectives", Caen (oral).

2019

Munakata Y., Gavira C., Bourgaud F., Hehn A., **Slezack-Deschaumes S.** 2019. Characterisation of endophytic bacteria from vetiver roots as biocontrol agents against *Fusarium graminearum*. 9^{ième} Colloque de l'Association Française d'Ecologie Microbienne, Bussang (poster).

Roselli S., L'Yvonnet P., Piutti S., **Slezack-Deschaumes S.** 2019. Etude des propriétés biostimulantes de bactéries rhizosphériques vis-à-vis de la croissance et du statut nutritionnel de céréales. 9^{ième} Colloque de l'Association Française d'Ecologie Microbienne, Bussang (poster).

Simon T., **Deschaumes S.**, Mailland S., Piutti S. 2019. Fertilité biologique des sols dans un réseau de fermes lorraines : premiers résultats d'un suivi sur 3 ans. 14^{ième} rencontres du COMIFER-GEMAS, Dijon (poster).

Slezack-Deschaumes S., Bourgaud F., Gavira C., Hehn A., Munakata Y. 2019. Endophytic bacteria from vetiver roots as biocontrol agents against pathogens causing Fusarium head blight. 10^{ième} journées MétaSP, Nancy (Oral).

PARTIE ENSEIGNEMENT

2. BILAN DES ACTIVITES PEDAGOGIQUES

2.1. Bilan des activités d'enseignement avant mon recrutement en tant que MCF à l'Université de Lorraine

Mes activités d'enseignement ont débuté dès ma thèse de doctorat au cours de laquelle j'ai effectué durant 2 ans (1997 et 1998) des vacations à la Faculté des Sciences de l'Université de Bourgogne. J'ai ainsi assuré l'encadrement des travaux pratiques (TP) de biologie végétale en première année de DEUG B, pour un volume horaire annuel de 64 heures équivalent TD. Cette première expérience significative de l'enseignement résulte d'une réflexion engagée dès mes premières années universitaires et qui m'a conduit ensuite à construire mon parcours pour pouvoir accéder au métier d'enseignant-chercheur. Les deux composants de ce syntagme, même s'ils mériteraient d'être inversés pour définir plus justement ce métier dans le contexte universitaire actuel, qualifient cependant mes motivations premières à embrasser cette carrière. Il s'agissait en effet pour moi de pouvoir accéder à un métier, celui de la recherche, me permettant de contribuer significativement à l'acquisition de « savoirs » dans un champ disciplinaire donné mais aussi un métier, celui de l'enseignement, me permettant de transmettre ces « savoirs » au-delà du microcosme dans lequel gravitent chaque communauté de chercheurs. La carrière d'enseignant-chercheur m'offrait donc, tout en me spécialisant dans une discipline scientifique d'intérêt, de pouvoir sortir du cadre strict de la recherche académique et d'acquérir ainsi d'autres compétences en termes de transmission des connaissances. Le métier d'enseignant-chercheur représentait ainsi pour moi un métier exigeant par la polyvalence et les « remises en question » qu'il imposait mais un métier passionnant par l'ouverture qu'il offrait sur la société, ses évolutions et sur les « chevilles ouvrières » de la société que sont les étudiants. A l'issue de mon doctorat, j'ai donc choisi de postuler sur des postes d'ATER et j'ai été recrutée à l'Université de Bourgogne sur un poste à temps plein (192 heures équivalent TD) sur la période 2000-2002. J'ai alors dispensé des enseignements de biologie et physiologie végétale et de biologie cellulaire en DEUG, licence et maitrise.

Ainsi, avant mon recrutement en tant que maître de conférences à l'ENSAIA, j'avais déjà exercé plus de 500 heures d'enseignement (tableau 6).

Tableau 6. Bilan de mes activités d'enseignement avant recrutement

Position	Période	Etablissement	Niveau	Enseignement	Туре	Volume horaire (heures) ¹
Vacataire	1997-1999	Université de Bourgogne	DEUG B (1 ^{ère} année)	Biologie Végétale	TP	128
			DEUG B	Biologie Végétale	TD	54
			(1 ^{ère} année)		TP	98
			DEUG B (2 ^{ième}	Physiologie Végétale	TP	36
			année)			
			Licence	Biologie Végétale	TD	44
ATER			LBCP ²		TP	64
			Licence LBG³	Biologie Végétale	TP	20
	2000-2002	Université de Bourgogne	Préparation CAPES	, ,		9
			Maitrise MBCP ⁴	Physiologie des interactions plante-microorganismes		18
			Maitrise MBCP ⁴	Biologie cellulaire		48
			Maitrise Biochimie	Biologie cellulaire	TD	24
Bilan					CM : 9	heures
					TD : 1	70 heures
					TP:3	64 heures

¹heures équivalent TD; ²Licence de Biologie Cellulaire et Physiologie (LBCP); ³Licence de Biologie et Géologie (LBG); ⁴Maitrise de Biologie Cellulaire et Physiologie (MBCP).

2.2. Bilan des activités d'enseignement depuis mon recrutement en qualité de MCF au sein de l'Université de Lorraine

Depuis mon recrutement à l'ENSAIA (2002), ma mission d'enseignement concerne très majoritairement la formation des élèves ingénieurs de l'école. Mes enseignements concernent principalement le domaine de la protection des cultures en *i*) première et deuxième année de formation, au sein du service d'enseignement de Sciences Végétales dont j'ai assuré la responsabilité jusqu'en 2020 et *ii*) fin de deuxième année et troisième année de formation, au sein de la spécialisation Protection des Cultures dont j'assure la co-responsabilité depuis 2019. J'interviens également dans des modules transdisciplinaires de première année de l'ENSAIA et, de manière ponctuelle, dans le cadre des Masters « Agrosciences, Environnement, Territoire, Paysage, Forêt » et « Sciences du Vivant – option Génie Cellulaire » et dans le cadre du DUT « Génie Biologique – option Génie de l'Environnement » (IUT Thionville-Yutz).

2.2.1 Présentation de l'activité d'enseignement à l'ENSAIA

Mes interventions (périodes et modules) au sein de la formation des élèves ingénieurs de l'ENSAIA sont présentées en figure 1.

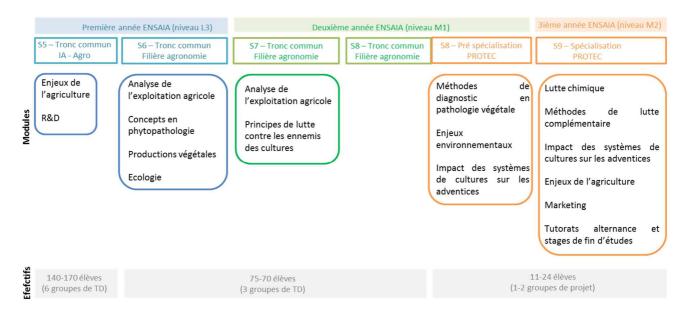


Figure 1. Interventions au sein de la formation ingénieurs ENSAIA (périodes et modules concernés)

2.2.1.1 Enseignements en première année – Tronc commun (figure 1)

J'interviens tout d'abord dès l'arrivée des nouveaux élèves de l'ENSAIA dans le cadre de journées thématiques d'intégration qui s'inscrivent dans le module « Enjeux de l'Agriculture ». En effet, j'ai contribué en 2018 à la création de ces journées, en collaboration avec les responsables des services d'enseignement de l'ENSAIA. Ce choix a été motivé par le constat qu'une majorité des élèves recrutés après avoir réussi le concours d'entrée de la banque Agro-Véto ne connait pas le secteur de l'agro-alimentaire et les métiers offerts aux ingénieurs dans ce domaine d'activité. Il nous a donc semblé nécessaire de mieux accompagner les élèves lors de leur entrée à l'ENSAIA, en les aidant à identifier les finalités de la formation d'ingénieur agronome et, in fine, à « trouver leur place » dans cette formation et dans leurs futures carrières. Nous avons donc mis en place un 'world café' sur le thème 'Enjeux de l'agriculture et des systèmes alimentaires, quelle place pour l'ingénieur agronome ?'. Cette méthode de pédagogie active a été privilégiée car elle permet de favoriser les échanges et le partage de connaissances entre les élèves et le corps enseignant et ainsi, de stimuler la réflexion des élèves quant à leur futur rôle en tant qu'ingénieurs. Cette méthode est aussi propice à et de faire émerger les connaissances et de compétences attendues vis-à-vis des futurs ingénieurs agronomes.

En 2016, j'ai également contribué avec les responsables d'enseignements de l'ENSAIA à la création d'un module « Ecologie » dans lequel j'interviens. Je co-encadre avec un autre enseignant un groupe de 24 élèves sur des projets bibliographiques. Ce travail d'analyse bibliographique réalisé par des groupes de 4-6 étudiants a pour objectif de sensibiliser les élèves à l'approche écosystémique des systèmes alimentaires et agricoles.

Enfin, je participe au module « R&D », mis en place depuis 2017, en encadrant un groupe de 5-8 élèves à qui je propose de « découvrir » l'un des projets de recherche que je mène. Pour cela, j'utilise les cartes heuristiques comme « outil d'apprentissage » afin de permettre aux élèves d'identifier (figure 2) i) les enjeux et objectifs du projet de recherche, ii) les connaissances essentielles à la compréhension du projet, iii) les tâches importantes pour la réalisation du projet et iv) les formes de valorisation des résultats obtenus. Sur une période de 6 semaines, à raison de 1 à 2h par semaine, je travaille avec les élèves sur l'élaboration de la carte heuristique. A partir de cette « feuille de route », les élèves rédigent un rapport sur le sujet et élaborent une courte vidéo (3 min) de vulgarisation qui est présentée aux autres élèves de la promotion et aux enseignants.



Figure 2. Interventions au sein de la formation ingénieurs ENSAIA (périodes et modules concernés)

2.2.1.2 Enseignements en première année – filière agronomie (figure 1)

J'interviens tout d'abord dans le cadre du module « Analyse de l'Entreprise Agricole » où j'assure le co-encadrement d'un groupe d'élèves ingénieurs (10-15 élèves / an) avec un enseignant disposant de compétences complémentaires aux miennes (sciences animales, sciences du sol). Les élèves ont à conduire une analyse technique, économique et financière d'une exploitation agricole de type polyculture – élevage. Cette analyse est ensuite restituée à l'oral devant l'exploitant agricole. Ce projet est préparatoire au stage en exploitation agricole que réalise chaque élève au cours du second semestre de la première année. Ce stage donne lieu à la rédaction d'un rapport de stage que j'évalue et qui fait l'objet d'une soutenance orale.

J'interviens ensuite dans le cadre du module « Systèmes de Production Végétale (SPV) » dans lequel j'assure les TD et TP de botanique agricole (3 groupes de 24 élèves). J'ai ainsi créé une séquence TP-TD, avec i) une première séance de TP durant laquelle les élèves apprennent à reconnaitre les principales adventices des cultures, ii) une seconde séance de TP ou j'exploite le « terrain de jeux » que constitue les parcelles cultivées de la ferme expérimentale de l'ENSAIA et durant laquelle les élèves ont à identifier et quantifier les mauvaises herbes présentes sur une culture et, iii) une séance de TD durant laquelle les élèves mettent en relation leurs données de comptage avec des composantes de rendement et les éléments l'itinéraire technique sur la culture.

Enfin, depuis 2002, j'interviens dans le module « Concepts en Phytopathologie (CP) ». J'ai la charge des cours (75-90 élèves) consacrés aux procaryotes phytopathogènes ainsi qu'aux adventices des grandes cultures.

2.2.1.3 Enseignements en deuxième année – filière agronomie (figure 1)

Depuis mon recrutement, j'ai la charge des cours (75-90 élèves/an) de lutte génétique (résistance variétale aux bioagresseurs des plantes cultivées), lutte biologique et lutte chimique vis-à-vis des adventices des cultures du module « Principes de lutte contre les ennemis des cultures ». Dans le cadre de ce module, j'ai également la charge d'une séance de TD (3 groupes de 24 élèves). J'ai créé une séance traitant des effets non intentionnels des herbicides. Par groupe de 4, les élèves doivent, à partir de l'analyse des documents fournis (articles scientifiques et de vulgarisation), construire un poster illustrant les impacts et les processus qui sous-tendent les impacts des herbicides sur les différents compartiments de l'environnement.

2.2.1.4 Enseignements en spécialisation Protection des Cultures (figure 1)

La spécialisation « Protection des Cultures » dont j'assure la co-direction se déroule sur une période allant de la fin de la deuxième année (pré-spécialisation) à la fin de la troisième année (spécialisation) de l'ENSAIA.

Dans le cadre de la pré-spécialisation « Protection des Cultures » (10-20 élèves /an), je suis responsable de deux modules « projet ». Le premier module s'intéresse aux méthodes de diagnostic moléculaire utilisées en pathologie végétale. Ce module s'appuie tout d'abord sur des cours qui permettent d'introduire les différents outils qui peuvent être utilisés pour établir un diagnostic de la présence d'un bioagresseur sur une culture ou d'une résistance d'un bioagresseur à un produit phytosanitaire. Le module se poursuit par un projet expérimental en laboratoire que j'ai créé et au cours duquel les élèves mettent en œuvre des outils moléculaires de type PCR-dCAPs pour détecter une résistance à un herbicide au sein d'une population d'adventices. Les résultats obtenus par chacun des élèves sont mis en commun et servent de support à la réflexion autour des mécanismes sous-jacents au développement des résistances dans les agrosystèmes.

Le second module dont j'ai la responsabilité est focalisé sur l'impact des systèmes de cultures (SDC) sur l'évolution de la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés adventices. Ce module s'appuie là aussi sur des enseignements théoriques que je dispense sous forme de cours et sur un projet expérimental de terrain. Afin de « professionnaliser » la formation des élèves, le projet expérimental est dans la mesure du possible conduit avec un partenaire (Chambre Régionale d'Agriculture, Bayer) avec lequel j'élabore chaque année le projet. A titre d'exemple, nous avons réalisé avec la chambre régionale d'agriculture et un collègue enseignant spécialisé dans les Systèmes d'Information Géographique, un projet portant sur l'impact de la diversification de la rotation sur l'abondance, la diversité et la répartition spatiale des adventices (figure 3). Ce projet a été l'occasion pour les élèves de mobiliser des outils de géoréférencement de type qGIS afin d'établir des cartes de répartition et d'abondance des principales adventices identifiées sur les parcelles d'une plateforme d'essais de la Chambre d'Agriculture. A partir de ces cartes, les élèves ont réfléchi à comment exploiter ces informations pour réduire la pression herbicides dans les parcelles cultivées. Les résultats obtenus ont fait l'objet d'une restitution orale devant le responsable de la plateforme.

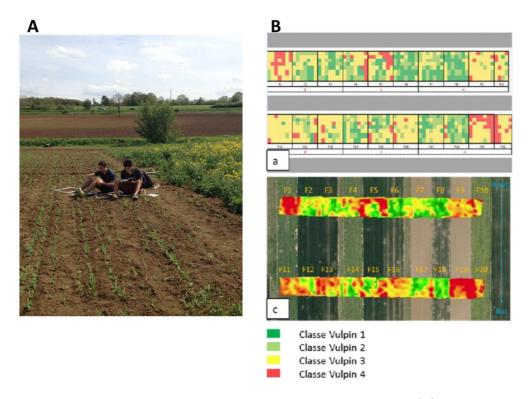


Figure 3. Exemple de projet intégrant relevés d'adventices (A) et analyse de leur répartition spatiale (B) dans les parcelles cultivées

En spécialisation « Protection des Cultures » (10-20 élèves / an), j'ai la charge de plusieurs cours du module « méthodes de lutte complémentaires ». J'ai ainsi créé des cours traitant i) des mécanismes de défense des plantes et de leur exploitation pour développer des stimulateurs de défense des plantes et ii) des agents de biocontrôle, biostimulants et biofertilisants d'origine microbienne. Dans le cadre de ces cours, je fais réfléchir les élèves, au travers de résultats d'essais et d'expérimentations de recherche, aux facteurs susceptibles d'influencer l'efficacité des bio-solutions en protection des plantes. J'ai également la charge des cours abordant les notions d'efficacité et sélectivité des herbicides.

J'ai régulièrement la responsabilité d'un projet expérimental « Biométrie » (max. 5-6 élèves / projet 10h équivalent TD, tableau 7). A partir d'une étude que je propose aux élèves, ces derniers ont à réfléchir à la mise en place d'un dispositif expérimental adéquat pour répondre aux questions posées (type de dispositif, modalités testées, nombre de répétitions...). J'assure le suivi des étudiants dans la mise en place des expérimentations, le traitement statistique des données et la rédaction d'un compte rendu sous forme d'une publication scientifique.

Depuis 10 ans, j'encadre un projet d'enquête (groupe de 5-10 d'étudiants selon les promotions, 20h équivalent TD) réalisé en partenariat avec une firme phytosanitaire (BAYER, BASF, financement annuel de 2 à 3 k€, tableau 7). Ce projet est l'occasion pour les élèves d'une mise en situation professionnelle. J'assure le suivi des étudiants dans la conception de questionnaires d'enquête (auprès d'une dizaine d'experts et de 200 agriculteurs en moyenne), le traitement des données et la présentation des résultats obtenus (mémoire et soutenance orale devant le commanditaire et ses clients).

Tableau 7. Exemples des sujets de biométrie et d'enquête depuis 2010

Année	Biométrie	Enquête		
2011-2012	Evaluation de la sensibilité variétale du pois à <i>Aphanomyces</i>	ECOPHYTO 2018 : quels impacts sur les pratiques agriculteurs ?		
	euteiches	(Bayer)		
2012-2013	Influence du positionnement et de la quantité appliquée d'un agent de biocontrôle sur le développement de la fusariose des épis du blé	Problématiques et perspectives du désherbage maïs dans la région Est de la France (Bayer)		
2013-2014	Influence de la composition de l'huile essentielle de Vétiver sur l'efficacité vis-à-vis de champignons phytopathogènes	Mieux connaître la perception par l'agriculteur du gaillet et des dicotylédones pour réussir des lancements d'herbicide (BASF)		
2014-2015	Evaluation de l'activité antagoniste de bactéries endophytes vis-à-vis de champignons phytopathogènes	Identification des préoccupations des agriculteurs Leader de demain (Bayer)		
2015-2016	Effets du traitement de semences Vibrance Gold sur la croissance du blé	La mise en œuvre de la nouvelle PAC chez les agriculteurs des zones intermédiaires (Bayer)		
2016-2017	Effet des pratiques agricoles sur la composition et la distribution spatiale de la flore adventice	Résistances des agriculteurs aux changements de leurs pratiques en termes de gestion des résistances (Bayer)		
2017-2018	Evaluation de l'efficacité de l'huile essentielle de Cymbopogon djiboutiensis vis-àvis des champignons phytopathogènes Fusarium graminearum et F. avenaceum	Les facteurs clés à prendre en compte dans la réussite du désherbage céréales (BASF)		
2018-2019	/	Biocontrôle : avis et attentes des agriculteurs (Bayer)		
2019-2020	/	L'agroécologie dans les exploitations de grandes cultures demain (BASF)		
2020-2021	Evaluation au champ des potentialités d'une bio-solution chez le blé	Maintenir l'agriculture et un désherbage durable en parcelles drainées - état des lieux, attentes des agriculteurs et perception d'un OAD.		

Je participe à l'animation de revues de presse hebdomadaires autour de l'actualité agricole, aux voyages d'études (2 à 3 par an). Enfin, j'assure l'encadrement des stages de fin d'études des élèvesingénieurs (5 à 10 selon les promotions).

2.2.2 Présentation de l'activité d'enseignement en master

Dans le cadre du master « Agrosciences, Environnement, Territoire, Paysage, Forêt – parcours Ecosafe » (ex Master FAGE) de l'Université de Lorraine, je participe au tutorat d'étudiants dans le cadre d'une UE « Bibliographie » ou en stage de fin d'études. Je participe à ce titre aux jurys de soutenance de ce master ainsi qu'à certains jurys du master « Sciences du Vivant – option Génie Cellulaire ».

2.2.3 Présentation de l'activité d'enseignement à l'IUT

En 2015 et 2016, j'ai eu en charge, dans le cadre du module « Qualité – Sécurité -Santé » de deuxième année du DUT « Génie Biologique – option Génie de l'Environnement » de l'IUT de Thionville-Yutz, des TD traitant de l'utilisation et des impacts environnementaux des herbicides.

2.2.4 Bilan synthétique de l'activité d'enseignement

Le tableau 8 récapitule l'ensemble des modules dans lesquels j'interviens dans le cadre de mon service d'enseignement et les heures réalisées.

Tableau 8. Bilan de mes activités d'enseignement depuis mon recrutement

Composante	Niveau	Module	Туре	Volume horaire*
	Tronc commun	Enjeux de l'agriculture	Projet	4
	1 ^{ère} année	R&D	Projet	2
		Analyse de l'Exploitation Agricole	TD	21
	Filiàra Agranamia	Ecologie	TD	8
	Filière Agronomie 1 ^{ère} année	Concepts en Phytopathologie	CM	6
		Systèmes de Production	TP	24
		Végétale	TD	6
		Stage ouvrier	TD	5-15
	Filière Agronomie	Principes de Lutte contre	CM	6
	2 ^{ième} année	les Ennemis des Cultures	TD	12
Ingénieurs		Outils de diagnostic en	CM	6
ENSAIA	Pré-spécialisation	phytopathologie	TD	10-18
	Protection des	Gestion des mauvaises	CM	4,5
	Cultures 2 ^{ième} année	herbes	TD	12
	2 diffiee		TP	12
		Méthodes de lutte	CM	10,5
		complémentaire		
	Spécialisation	Efficacité et Sélectivité des herbicides	CM	4,5
	Protection des	Biométrie	Projet	10-20
	Cultures	Enquêtes	Projet	20-40
	3 ^{ième} année	Voyages d'études	Projet	20-30
		Revues de presse	TP	5-10
		Tutorat stages de fin	TD	25-50
		d'études		
		UE Bibliographie	TD	2
Master AEPTF	2 ^{ième} année	Tutorats de stage et soutenances	TD	2-4
Master SDV	2 ^{ième} année	Tutorats de stage et soutenances	TD	2
DUT Génie Biologique	2 ^{ième} année	Utilisation et Impacts des herbicides	TD	12

^{*}Heures équivalent TD

Sur la période allant de 2010 à 2020, mon service d'enseignement qui est d'environ 260 h équivalent TD / an (tableau 9), se répartit ainsi en environ 31% de CM, 37% de TP-TD, 21% de projets et 11% de tutorats (figure 4).

Tableau 9. Volume de mon service d'enseignement sur la période 2010-2018

Années	2010-	2011-	2012-	2013-	2014-	2015-	2016-	2017-	2018-	2019-	Movenne
	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	woyenne
Heures ¹	302	298	243	262	281	278	246	265	242	222	264

¹Heures équivalent TD

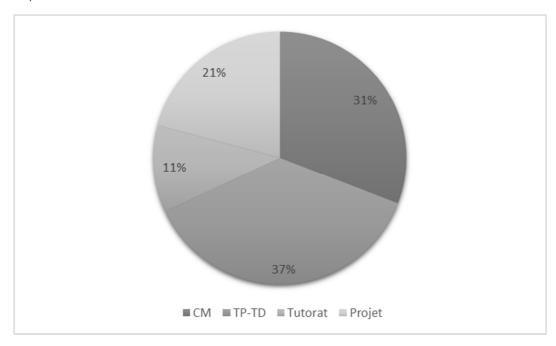


Figure 4. Ventilation des heures d'enseignement en CM, TP-TD, tutorats et projets

De 2012 à 2020, j'ai assuré la responsabilité du service d'enseignement de Sciences Végétales de l'ENSAIA (première et deuxième année) qui regroupent 8 enseignants-chercheurs titulaires intervenant dans 8 modules pour un volume horaire d'environ 430h équivalent TD. J'animais les réunions avec cette équipe pédagogique. Ces réunions sont l'occasion d'échanges autour du contenu de nos modules d'enseignement (identification des redondances / manques), de nos modes d'évaluation des élèves. Je participais également au suivi administratif (jury de recrutement, élaboration et suivi du service d'enseignement) et pédagogique (aide à la création des supports de cours et à l'organisation des séquences pédagogiques) d'enseignants contractuels du service (3 ATER sur la période 2012 à 2019). Je gérais le budget du service (8k€/an) et les investissements sur crédits pédagogiques en relation avec la Direction de l'ENSAIA et des responsables de spécialisation. Le service d'enseignement a ainsi pu acquérir un plateau technique pour les travaux pratiques mettant en œuvre des outils moléculaires et 3 incubateurs pour les travaux pratiques d'écophysiologie végétale et de protection des cultures, pour un montant global d'environ 35 k€. Entre mai 2018 et mars 2020, j'ai participé aux réunions des responsables d'enseignement de l'ENSAIA qui avaient pour objectifs i) de réfléchir et faire évoluer la maquette des enseignements de l'ENSAIA pour l'adapter aux attentes des futurs recruteurs de nos élèves et aux recommandations de la Commission des Titres d'Ingénieurs mais aussi ii) d'adapter notre stratégie pédagogique pour une meilleure individualisation de nos formations. Depuis mon recrutement, j'ai assuré également la co-animation et, depuis 2019, la co-direction de la spécialisation « Protection des cultures » (environ 450 heures d'enseignement/an; promotions de 10 à 20 étudiants, 2 enseignants-chercheurs titulaires et un enseignant contractuel). Je participe ainsi à l'organisation de l'emploi du temps et à la gestion des intervenants extérieurs (planification des interventions, gestion des dossiers administratifs). Ce réseau d'intervenants que je contribue à faire vivre constitue autant de partenaires que nous pouvons mobiliser pour le recrutement de nos élèves sur des contrats d'alternance (depuis la rentrée 2019-2020) ou en tant que jeunes diplômés. Ces intervenants sont aussi pour certains des partenaires potentiellement mobilisables dans des actions de recherche. Je contribue à l'organisation des voyages d'études (organisation des visites, demande de devis pour les hébergements) et à la recherche et au suivi de projets pédagogiques avec des professionnels (mise en place des conventions de partenariat...). Enfin, je participe au suivi des élèves depuis la recherche de leurs stages de fin d'étude jusqu'à la soutenance (validation des choix de stage, échanges avec les encadrants de stage, gestion des éventuelles difficultés rencontrées par le stagiaire...).

2.2.5 Diffusion et rayonnement des activités pédagogiques

Mes activités d'enseignement me conduisent à interagir de manière étroite avec des professionnels de l'agrofourniture (Bayer, BASF...) et de la prescription agricole (Chambre d'Agriculture du Grand Est), au travers de projets d'enquêtes ou expérimentaux, réalisés en spécialisation Protection des Cultures. Cette activité se matérialise par la rédaction de rapports qui ont vocation à être diffusés auprès des services concernés de nos partenaires voire auprès de leurs clients mais aussi par l'organisation de colloques. En 2016, j'ai ainsi participé avec l'un de nos partenaires (BASF), deux enseignants de l'ENSAIA et des étudiants des spécialisations « Protection des Cultures » et « Biotechnologies », à l'organisation d'un colloque intitulé "Biocontrôle : concilier respect de l'environnement et agriculture compétitive". Ce colloque a mobilisé environ 300 participants, étudiants, chercheurs, agriculteurs et industriels impliqués dans le développement de solutions de biocontrôle.

J'ai assuré des sessions de formation des personnels d'entreprises de la distribution et de la coopération agricole :

- 2006-2007 : « Stimulateurs de Défense des Plantes : modes d'action et efficacité » Formation de techniciens et ingénieurs de coopératives CFPPA Obernai
- 2010 : « Biologie et reconnaissance des mauvaises herbes des cultures » Formation de techniciens agricoles de Chambres d'agriculture - réseau RESOLIA – ACPA, Chambre Régionale d'Agriculture de Lorraine
- 2015 : « Solutions microbiennes de biocontrôle : quels modes d'action ? » Formation de techniciens et ingénieurs de coopératives clients de la société ACTION PIN

2.3. Conclusion et... quelques perspectives

Mes activités d'enseignement ont jusqu'alors principalement concerné la protection des cultures, dans les 3 années de formation de l'ENSAIA. Lors de mon recrutement, issue d'une formation universitaire, ma vision de la protection des cultures pouvait sans aucun doute être qualifiée de relativement « limitée », notamment concernant les leviers de gestion des bioagresseurs des plantes cultivées et, de manière plus large, sur l'effet des systèmes de culture (SDC) vis-à-vis de ces bioagresseurs. En outre, d'un point de vue pédagogique, même si je disposais d'une expérience en enseignement, elle concernait la formation universitaire « classique » de DEUG, Licence et Maitrise, dont la philosophie diffère de celle d'une école d'ingénieurs, en étant plus théorique. Depuis mon recrutement, j'ai donc

toujours cherché à élargir mes compétences en protection des cultures et, plus largement à acquérir des bases en agronomie, en m'investissant notamment dans des projets transversaux tel que le module « Analyse de l'Entreprise Agricole » et en échangeant avec les enseignants-chercheurs de l'ENSAIA et les professionnels qui s'investissent dans nos formations. Ceci m'a aidé à construire des enseignements dans lesquels je tente d'apporter aux élèves des connaissances plutôt théoriques sur la biologie et l'écologie de certains bioagresseurs des plantes cultivées mais avec la finalité de leurs donner des clés de compréhension de l'efficacité, des limites voire des freins des leviers pour protéger les cultures que j'aborde avec eux, et ce, en regard de certains des enjeux fixés à l'agriculture.

Depuis plusieurs années, l'agroécologique est proposée comme le modèle de production agricole le plus à même de répondre aux défis environnementaux auxquels est justement confrontée l'agriculture et vers lequel il faut donc tendre. En termes de protection des cultures, ceci implique un changement de conception. En effet, le référentiel dans le domaine est encore majoritairement la lutte chimique, du fait notamment de l'efficacité des produits phytosanitaires et ce, en dépit de leurs effets non intentionnels sur l'environnement. Aussi, si la transition agroécologique apparait comme incontournable pour nombre des acteurs des filières agricoles, ceux-ci soulignent cependant les besoins de formation des professionnels actuels et futurs, aux solutions permettant d'assurer notamment une gestion « agroécologique » des bioagresseurs des cultures. La mise en œuvre d'un tel mode de gestion nécessite en effet de renforcer les régulations biologiques dans les agroécosystèmes pour limiter le recours aux produits phytosanitaires, en effectuant notamment des choix agronomiques (rotation, choix variétal...) et en recourant à des solutions de biocontrôle. Ces différents leviers doivent être associés de manière cohérente à l'échelle d'un système de culture, de manière à garantir leur efficacité, rendant de fait plus complexe et risquée la protection des cultures. Je souhaiterais dans les années à venir contribuer plus fortement à préparer les élèves ingénieurs à cette nouvelle vision de la protection des cultures, de manière à leur permettre de mieux « comprendre et ainsi accompagner » les changements de pratiques dans ce domaine. Pour cela, j'envisage des approches complémentaires à renforcer/développer sur les 3 années de formation de l'ENSAIA.

Acquisition des bases et des concepts associés à la régulation biologique dans les agroécosystèmes (figure 5)

Pour gérer différemment la protection des cultures, il me semble tout d'abord nécessaire que les élèves ingénieurs disposent de bases en écologie leur permettant de comprendre les déterminants qui influencent la régulation biologique dans les agrosystèmes, à différentes échelles spatiales (de la parcelle au paysage) et temporelles (du cycle de culture à la rotation). Les réflexions que nous avons engagés depuis quelques années dans les services d'enseignement ont conduit à la mise en place d'un demi-module d'écologie au semestre S5 qui permet, en s'appuyant sur des exemples concrets, de redéfinir les différents types d'écosystèmes et les facteurs influençant leur fonctionnement. Je souhaiterais pouvoir mobiliser le demi-module d'écologie restant pour mettre en place au semestre S6 (filière agronomie) et en interaction avec d'autres collègues des enseignements « pluridisciplinaires » autour des relations entre biodiversité fonctionnelle et fonctions des agroécosystèmes qui sous-tendent la production, avec en premier lieu, la fonction de régulation biologique mais aussi la fourniture et le recyclage d'éléments minéraux, la pollinisation...

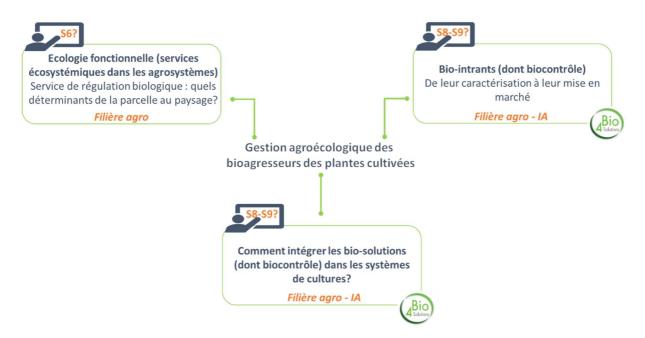


Figure 5. Pistes de réflexion autour de d'évolution des enseignements en lien avec la protection des plantes

Identifier les leviers biotechniques disponibles pour amplifier la régulation biologique dans les agroécosystèmes... et raisonner leur intégration dans les systèmes de culture (figure 5)

L'acquisition des bases concernant la fonction de régulation biologique doit ensuite permettre d'aborder avec les élèves certains des leviers biotechniques permettant d'amplifier les processus sousjacents à cette fonction. J'identifie notamment dans ces leviers les solutions de biocontrôle. Si ces aspects sont abordés au moins partiellement en spécialisation Protection des Cultures, il me semble pertinent de renforcer les enseignements sur ce thème pour lequel une montée en compétences est attendue par les professionnels du milieu agricole, de manière à réussir la transition vers une gestion durable des ennemis des cultures. La réforme pédagogique engagée à l'ENSAIA suite à la précédente évaluation par la Commission des Titres de l'Ingénieur (CTI) pourrait offrir l'opportunité de positionner ces enseignements en début de pré-spécialisation (semestre S8) et/ou en spécialisation (semestre S9). Il serait intéressant de proposer un premier module autour des solutions de biocontrôle voire plus largement des bio-intrants (à partir de ressources microbiennes, de la biomasse végétale...), de leur caractérisation (modes d'action, cibles...), leur production jusqu'à leur mise en marché (homologation...). Ceci permettrait aux élèves d'intégrer l'ensemble des éléments de la chaine de valeur qui conditionnent le déploiement de ces solutions. Ce module serait également l'opportunité de renforcer les interactions avec les partenaires/intervenants de la chaire Bio4Solutions dont je suis membre actif, en sollicitant leur participation aux enseignements.

Des enseignements complémentaires autour de l'intégration des bio-solutions dans les systèmes de culture doivent également être envisagés. En effet, une transition efficiente en protection des cultures ne peut s'envisager aussi simplement qu'en substituant les intrants chimiques par des solutions de biocontrôle. Il est nécessaire d'avoir une approche plus systémique et d'aller vers une reconception des systèmes de culture, en raisonnant le choix de l'ensemble des pratiques, en fonction du contexte et de manière à ce qu'elles « agissent » en synergie. J'aimerais donc proposer, en interaction avec d'autres collègues mais aussi avec les partenaires industriels de la chaire Bio4Solutions, un module « atelier » sur ce thème. Ce module pourrait s'articuler en 2 séquences. La première séquence s'appuierait sur des visites d'essais (systèmes de cultures pérenne et annuelle) mis en place par des

partenaires ou intervenants de la chaire. Leur retour d'expériences permettrait de réfléchir et d'identifier les facteurs de succès/échec de l'intégration de solutions de biocontrôle dans les systèmes en prenant en compte le contexte pédoclimatique et sanitaire. Ceci pourrait être l'occasion de visiter la plateforme d'expérimentation collaborative en Agroécologie (CA-SYS) de l'INRAE de Dijon dont les objectifs sont de mettre au point des systèmes agroécologiques, notamment en sélectionnant des variétés adaptées à ces systèmes. Ce focus sur les choix variétaux, en fonction notamment des caractéristiques génétiques des variétés en termes de tolérance aux bioagresseurs, est l'une des clés du succès de la mise en œuvre de solutions de biocontrôle et qui nécessiterait selon moi d'être plus travailler avec les élèves, en mobilisant notamment les compétences des enseignants de la spécialisation Biotechnologie option Amélioration des Plantes. La première séquence du module serait complétée par une seconde durant laquelle, les élèves auraient, au travers d'études de cas, à adapter le système de culture pour améliorer les performances d'une solution de biocontrôle. Cette seconde séquence nécessiterait la mise en œuvre d'outils pédagogiques que je ne maitrise pas actuellement mais auxquels j'envisage de me former prochainement.

En faisant appel à des compétences dans différents domaines, les modules que j'aimerais mettre en place s'adresseraient à des étudiants de différentes spécialisations. Le décloisonnement qui en résulterait, contribuerait à répondre au point de vigilance émis par la CTI concernant le fonctionnement pour trop en silo des formations à l'ENSAIA.

PARTIE RECHERCHE

3 Bilan des activités de recherche

Quelques mots sur mon parcours scientifique en préambule...

Mes activités de recherche ont débuté en 1995 lors de mon Diplôme d'Etudes Approfondies (DEA) puis se sont poursuivies par un doctorat (1995-1999) au sein du laboratoire de phytoparasitologie de l'INRA de Dijon, sous la direction du Dr. E. Dumas-Gaudot du Dr. S. Gianinazzi. Ces travaux portaient sur l'étude de la bioprotection du pois par un champignon endomycorhizien vis-à-vis d'un agent pathogène tellurique, Aphanomyces euteiches. Mon doctorat a été l'opportunité d'effectuer deux séjours à l'étranger au sein du laboratoire de Microbiologie des sols du CSIC de Grenade (Espagne, 3 mois) dirigé par le Pr. J.M. Barea et au sein du département de Phytologie de l'Université Laval dirigé par le Pr. A. Asselin et du laboratoire de pathologie végétale d'Agriculture Canada dirigé par le Dr. C. Richard (Canada, 5 mois). En 2000, dans le cadre d'un contrat d'ATER, j'ai rejoint l'Université de Bourgogne pour réaliser un projet de recherche collaboratif entre le laboratoire de phytoBiologie Cellulaire dirigé par le Pr. F. Marty et le laboratoire de Mycologie de l'Institut Universitaire de la Vigne et du Vin dirigé par le Pr. B. Paul. Durant 2 années, j'ai ainsi développé un projet portant sur la caractérisation fonctionnelle de microorganismes antagonistes de Botrytis cinerea pour développer de nouvelles solutions de biocontrôle vis-à-vis de l'agent de la pourriture grise de la vigne. En septembre 2002, j'ai été recrutée en tant que maître de conférences au sein de l'UMR 1121 Laboratoire Agronomie et Environnement de l'Université de Lorraine (préalablement Institut National Polytechnique de Lorraine) (ENSAIA). J'ai alors rejoint l'équipe « Rhizosphère » de l'UMR. Les travaux de recherche que j'ai engagés étaient focalisés sur l'effet de la rhizodéposition des plantes cultivées sur les communautés microbiennes du sol dont certaines communautés fonctionnelles impliquées dans la minéralisation du soufre (S) organique. Suite à la dissolution de l'équipe « Rhizosphère » en 2011, j'ai rejoint l'équipe AGISEM (préalablement équipe « Agriculture Durable ») de l'UMR. Depuis mon arrivée dans cette équipe, j'ai élargi mes approches à la compréhension des caractéristiques fonctionnelles des espèces végétales susceptibles d'influencer les activités microbiennes impliquées dans la décomposition / minéralisation du S mais en intégrant aussi l'élément majeur qu'est l'azote (N). Enfin, le déploiement dans une période récente de l'I-Site Lorraine Université d'Excellence (LUE) a été l'opportunité de formaliser une collaboration avec l'équipe M2 de l'unité autour de projets visant à valoriser les interactions plantes-microorganismes pour développer des bio-solutions pouvant être utilisées en substitution partielle voire totale aux intrants de synthèse en agriculture.

Les grandes étapes de ce parcours sont décrites brièvement ci-après (figure 6).

Compréhension et valorisation des interactions plante-microorganismes

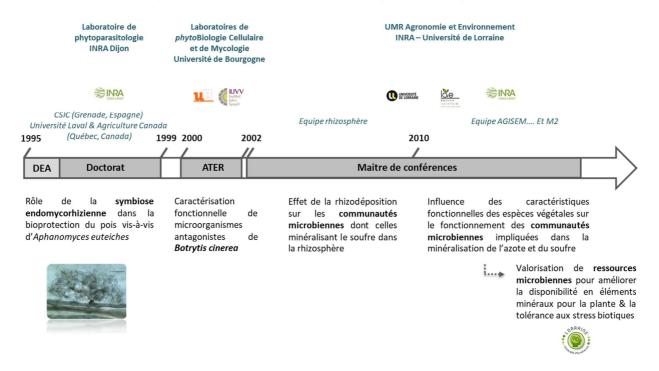
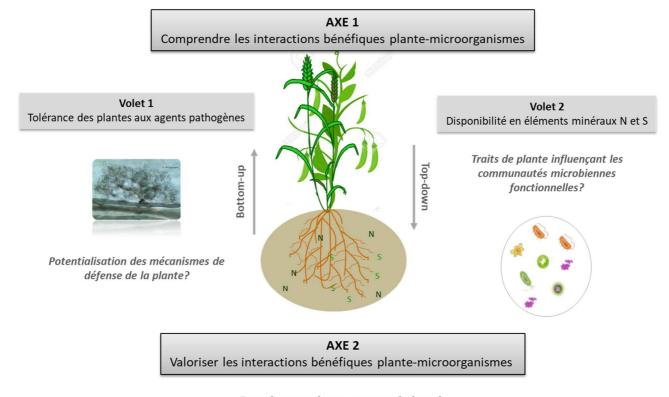


Figure 6. Synthèse de mon parcours scientifique

Cette brève synthèse de mon parcours scientifique souligne donc que mes recherches ont porté sur l'étude d'interactions bénéfiques plantes cultivées – microorganismes susceptibles d'améliorer la croissance, la nutrition et la tolérance des plantes à des stress biotiques. Ce sont des questionnements qui m'apparaissent, plus encore qu'au début de ma carrière, comme cruciaux en regard des attentes sociétales vis-à-vis de l'agriculture. En effet, les interactions plantemicroorganismes sont un réservoir de nouvelles solutions pour l'agriculture qui peuvent permettre de réduire significativement la dépendance aux intrants de synthèse (fertilisants minéraux et produits phytosanitaires) et les impacts environnementaux et sur la santé humaine qui en découlent.

Je me suis intéressée principalement à certains acteurs du microbiote racinaire de la plante, qu'ils s'agissent de microorganismes libres du compartiment rhizosphérique ou de microorganismes qui établissent des symbioses mutualistes avec les plantes comme les champignons endomycorhiziens (champignons MA). Ces travaux, qui ont mobilisé des concepts issus de la physiologie, de l'écologie microbienne et plus récemment de l'écologie fonctionnelle, se structurent en 2 grands axes (figure 7). Le premier axe a pour objectif général d'acquérir des connaissances permettant de comprendre les processus qui interviennent dans les interactions bénéfiques plantes-microorganismes et qui améliorent les performances de la plante. La compréhension de ces processus est en effet cruciale pour pouvoir in fine identifier des leviers pour piloter ces interactions et réduire la dépendance aux intrants chimiques en agriculture. Cet axe se décline en 2 volets. Le premier volet, dans une approche bottom-up, concerne la compréhension des processus permettant à des microorganismes bénéfiques, les champignons endomycorhiziens (MA), d'améliorer la tolérance de la plante à un agent pathogène racinaire. Ces travaux ont posé la question de la contribution de certains mécanismes de défense de la plante à la bioprotection conférée par les champignons MA. Le second volet, a eu comme objectif général de comprendre quels étaient les déterminants par lesquels les plantes cultivées, au cours de leur croissance, influencent les communautés microbiennes du sol (approche top-down), avec un focus sur des communautés microbiennes susceptibles d'influencer la disponibilité en éléments minéraux N et S pour la plante.

Le second axe, plus « opérationnel », cherche à valoriser des connaissances acquises sur les interactions bénéfiques plantes-microorganismes pour sélectionner des microorganismes pouvant être utilisés en tant que solution de biocontrôle ou biofertilisant en agriculture.



Des microorganismes comme solutions de biocontrôle et biofertilisantes?

Figure 7. Positionnement de mes travaux de recherche

Dans la suite de ce document, après avoir repositionné le contexte général dans lequel s'inscrivent mes travaux, je décrirai, pour chacun des axes de recherche, les objectifs, la démarche mise en œuvre et je présenterai les résultats saillants obtenus. Les articles qui émanent de mes travaux seront soulignés. Dans la continuité de ce bilan, je proposerai plusieurs voies d'orientation de mes travaux à court et moyen termes.

3.1 Contexte général des travaux

De la nécessité de changer de paradigme en agriculture... à l'époque de l'Anthropocène (Crutzen, 1995)

La seconde moitié du XXème siècle s'est accompagnée d'une intensification importante de l'agriculture dans les pays développés et en particulier en France. Cette intensification s'est appuyée pour l'essentiel sur le progrès génétique, la mécanisation, l'irrigation et le recours à des intrants issus de la chimie de synthèse, qu'ils s'agissent des produits phytosanitaires ou des fertilisants chimiques (Foley et al., 2005; Tilman et al., 2002). A titre d'exemples, l'utilisation de fertilisants azotés a été multipliée en moyenne par 7 et celle des produits phytosanitaires par plus de 3 depuis les années 1960 (Tilman et al., 2001). L'artificialisation des milieux cultivés qui en a résulté a aussi conduit à une modification profonde des séquences de cultures avec un raccourcissement des rotations et le développement de la monoculture (Bennett et al., 2012). Cette intensification de l'agriculture devenue industrielle et connue sous le nom de « Révolution Verte », a permis, notamment du fait d'une meilleure maitrise des facteurs qui limitaient la productivité agricole, d'améliorer très significativement les rendements des productions végétales. Si nous considérons le cas de l'une des principales céréales cultivées le blé, son rendement est passé d'une dizaine de quintaux/ha au début du XXème siècle à 70-80 quintaux/ha actuellement. Ainsi, les évolutions technologiques ont été bénéfiques dans la mesure où elles ont contribué à garantir la sécurité alimentaire dans plusieurs régions à l'échelle mondiale. Cependant, ces évolutions ont également eu de nombreux impacts négatifs sur l'environnement et la santé humaine, rapportés dès les années 1960-1970, notamment dans l'ouvrage de la biologiste américaine Rachel Carson (1962) « Le printemps silencieux ». L'usage intensif d'intrants chimiques a conduit à i) un appauvrissement de certaines ressources fossiles (Hinsinger et al., 2011; Penuelas et al., 2013), ii) une altération de la qualité des ressources en eaux et des sols (Ishii, 2006 ; Sebilo et al., 2013) et iii) l'émission de gaz à effet de serre (Binbradan et al., 2015 ; Sebilo et al., 2013). De plus, ces intrants ont contribué à altérer la diversité biologique dans les agrosystèmes, avec des conséquences sur le fonctionnement (Chapin et al., 1997; Tilman et al., 1997) et la productivité primaire de ces écosystèmes (Hector et al., 1999). Même si depuis quelques dizaines d'années, la prise en compte des impacts environnementaux de l'agriculture industrielle a conduit à intégrer dans les politiques publiques des mesures visant à corriger ces effets (Deverre et de Sainte Marie, 2008), les enjeux auxquels l'agriculture contemporaine doit répondre nécessitent de repenser les modèles de production. En effet, s'il reste indispensable de produire pour assurer la sécurité alimentaire d'une population mondiale croissante, il est en même temps nécessaire de réduire drastiquement le recours aux intrants chimiques, de manière à garantir une meilleure durabilité environnementale (Duru et al., 2015; Foley et al., 2011; MEA, 2005). Cela implique donc de repenser le paradigme sur lequel s'appuie la production agricole depuis la Révolution Verte. Une solution consiste à aller maintenant vers une intensification écologique de la production agricole en s'appuyant sur la biodiversité dans les agroécosystèmes et en renforçant les processus écologiques à la base de services écosystémiques qui soutiennent la productivité (Bommarco et al., 2013 ; Thérond et al., 2017). Horlings et Marsden (2011) puis Duru et al. (2015) ont proposé deux grandes voies d'intensification écologique de la production agricole. La première voie, d'un niveau d'intensification modéré, concerne des systèmes de production qui s'appuient sur des innovations (bio)-techniques (Thérond et al., 2017). Ces innovations peuvent, pour certaines, être utilisées en substitution partielle voire totale aux intrants chimiques. Ces biosolutions, en renforçant certains processus écologiques dans les agrosystèmes permettent d'améliorer l'efficience d'utilisation des intrants chimiques et/ou de réduire le recours à ces intrants et les impacts qui en découlent. La seconde voie, d'un haut niveau d'intensification écologique, consiste à développer

et piloter la biodiversité dans les agrosystèmes, à différentes échelles spatio-temporelles, pour améliorer la fourniture de services écosystémiques et limiter drastiquement le recours aux intrants (Duru et al., 2015, Thérond et al., 2017).

Dans ce contexte, la « santé » du sol (« healthy soil », Paustian et al., 2016) joue un rôle clé (Lehmann et al., 2020). En effet, le sol, qui est à l'interface de toutes les « sphères » (atmo-, hydro-, bio- et litho-), héberge une très grande diversité d'organismes, tant d'un point de vue taxonomique que fonctionnel (Cameron et al., 2016; El Mutjar et al., 2019; Naeem et al., 2016). Ces organismes régulent un ensemble de processus écologiques à la base de nombreux services écosystémiques concourant à la « multifonctionnalité des sols » (Barrios, 2007; Degado-Baquerizo et al., 2015; Wagg et al., 2014). Si l'on considère le cas des microorganismes du sol et notamment ceux en interaction étroite avec la plante au niveau du microbiome racinaire, ils peuvent, pour certains d'entre eux, influencer positivement la croissance et la santé des plantes (Bardgett et Gibson, 2017; El Mujtar et al., 2019). Ainsi, ces microorganismes peuvent améliorer le statut nutritionnel des plantes en modifiant i) la disponibilité en éléments minéraux du sol via les processus de décomposition/minéralisation des matières organiques du sol (MOS) qui jouent un rôle crucial dans la fertilité des sols (Weiner, 2017) et ii) l'efficience de prélèvement des éléments nutritifs par les plantes (El Mujtar et al., 2019). Ces microorganismes peuvent également participer à la régulation biologique de certains bioagresseurs et améliorer la tolérance des plantes à ces agents (Bardgett et Gibson, 2017).

Si les pratiques agricoles mises en œuvre dans le cadre de l'agriculture dite industrielle ont altérer les interactions fonctionnelles sol-plante-microorganismes bénéfiques (Tsiafouli et al., 2015, de Vries et Wallenstein, 2017), les orientations prises autour de l'intensification écologique de l'agriculture conduisent à revenir « aux racines » de ces interactions (« Going back to the roots : the microbial ecology of the rhizophere », Philippot et al., 2013). Comprendre les interactions fonctionnelles plantes-microorganismes (axe 1 de mes travaux, figure 7) constitue une problématique fondamentale pour pouvoir ensuite les valoriser (axe 2 de mes travaux, figure 7) et les piloter et ainsi produire tout en réduisant la dépendance aux intrants chimiques.

3.2 Axe 1 - Comprendre les interactions bénéfiques plantesmicroorganismes

3.2.1 Volet 1 - Intérêt de la symbiose mycorhizienne dans la régulation biologique d'un bioagresseur du pois

Contributeurs: E. Dumas-Gaudot (DR INRA Dijon), S. Gianinazzi (DR CNRS Dijon), J. Negrel (CR INRA Dijon), S. Rosendahl (Pr. U. Copenhague), C. Azcon-Aguilar (DR CSIC Grenade), JM Barea (Pr. Grenade), MJ Pozo (Ph. D. CSIC Grenade), A. Asselin (Pr. Université Laval), C. Richard (CR, Agriculture Canada)

Parmi les microorganismes bénéfiques qui établissent des interactions bénéfiques avec les plantes, il est possible de distinguer les champignons MA. Ces microorganismes, tel que *Glomus mosseae*, appartiennent au phylum des Gloméromycètes et établissent des symbioses mutualistes avec près de 80% des espèces végétales (Jung et al., 2012). Les endomycorhizes à arbuscules qui sont considérées comme les symbioses les plus anciennes établies entre une plante et un microorganisme, doivent leur nom au fait que le champignon forme dans les cellules corticales des racines des structures caractéristiques appelées « arbuscules » (du latin *arbusculum* ou petit arbre, figure 8).

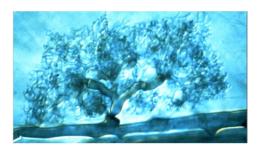


Figure 8. Arbuscule dans une cellule corticale après coloration des racines au bleu trypan (photo personnelle)

Ces arbuscules constituent le site d'échanges privilégié entre les 2 partenaires de l'interaction. Si la plante fournit au champignon les ressources carbonées indispensables à sa croissance, le champignon apporte en retour de nombreux bénéfices à la plante hôte (Smith et al., 2010). Parmi ces bénéfices, l'amélioration de la nutrition de la plante et notamment de la nutrition phosphatée et azotée est sans doute celui qui a été le plus largement décrit (Smith and Smith, 2011). Cependant, les champignons MA peuvent également améliorer la tolérance des plantes mycorhizées à des stress abiotiques (stress hydrique, métaux lourds...) et à des bioagresseurs (Jung et al., 2012). Ainsi, dans les années 1990, les études autour des effets bioprotecteurs de la symbiose endomycorhizienne sont-elles devenues prégnantes. Cette symbiose représentait en effet une alternative pour protéger les plantes cultivées vis-à-vis de leurs bioagresseurs, notamment contre de agents pathogènes vis-à-vis desquels il n'existait aucun moyen de lutte efficace. Ceci est le cas d'*Aphanomyces euteiches* qui a constitué le modèle pour évaluer, dans le cadre de mon DEA puis de mon doctorat financé par la Région Bourgogne et l'Union Nationale Interprofessionnelle des Plantes riches en Protéines (UNIP, devenu Terres Inovia), l'intérêt que représentaient les champignons MA en tant que solution de bioprotection.

A. euteiches est un Oomycète responsable de la pourriture racinaire du pois (figure 9). Cet agent pathogène est considéré, encore aujourd'hui, comme l'un des plus préoccupants sur cette culture, aussi bien aux Etats Unis qu'en Europe (Gaulin et al., 2007).



Figure 9. Parcelle de pois de printemps infestée par *A. euteiches* (source : Arvalis Institut du Végétal)

Décrit pour la première fois en France en 1933, *A. euteiches* s'est progressivement disséminé dans l'ensemble des bassins de production français, ce qui a contribué à réduire les surfaces cultivées en pois sur le territoire (Hughet, 2001). En effet, il n'existe pas contre cet agent pathogène de solutions fongicides ou de variétés tolérantes ou résistantes. De plus, *A. euteiches* est capable de se maintenir dans les sols sous forme d'oospores pendant plus de 10 ans (Gaulin et al., 2007).

L'interaction tripartite étudiée durant mon travail de doctorat entre le pois - A. euteiches et le champignon MA G. mosseae constituait aussi un modèle d'étude pour progresser dans la compréhension des processus sous-jacents à l'effet bioprotecteur de la symbiose mycorhizienne. Au début de mon doctorat, un ensemble de travaux proposaient que la bioprotection puisse résulter de l'amélioration du statut nutritionnel des plantes mycorhizées mais aussi de modifications de la diversité microbienne dans la rhizosphère et de modifications morpho-physiologiques chez la plante hôte suite à l'établissement de la symbiose (Azcon-Aguilar et Barea, 1996). En particulier, certains travaux suggéraient que l'établissement de la symbiose mycorhizienne pouvait, par un effet « priming », potentialiser les réactions de défense de la plante lors d'une attaque ultérieure par un agent pathogène (St Arnaud et al., 1995 ; Cordier et al., 1998). Parmi les mécanismes de défense de la plante impliqués dans la résistance induite par la symbiose mycorhizienne (MIR, Mycorrhiza-Induced Resistance), je me suis intéressée à différentes enzymes hydrolytiques (i.e. chitinases, chitosanases, protéases et β -1,3 glucanases). En effet, ces enzymes sont connues pour avoir des activités antimicrobiennes et pour être reliées à la résistance des plantes à des agents pathogènes. Par ailleurs, certaines de ces enzymes pouvant être différentiellement régulées lors de l'établissement de la symbiose mycorhizienne, nous avions émis l'hypothèse qu'elles pouvaient être impliquées dans la MIR et ainsi, contribuer à la bioprotection (<u>Dumas-Gaudot et al., 1996</u>; <u>Pozo et al., 2001</u>).

Les questions auxquelles nous avons tenté de répondre durant mon doctorat sont présentées à la figure 10.

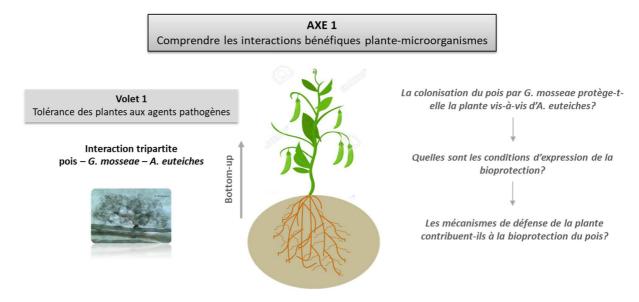


Figure 10. Questions de recherche de la thèse

3.2.1.1 La colonisation du pois par le champignon MA Glomus mosseae permet-elle une protection visà-vis d'A. euteiches ?

La première partie de mon travail a consisté à établir les conditions d'expression de la bioprotection du pois cultivar Frisson (utilisé comme modèle au laboratoire) par *G. mosseae* vis-à-vis d'*A. euteiches*. J'ai ainsi analysé si l'expression de la bioprotection était conditionnée par le pré-établissement de la symbiose mycorhizienne avant contamination par *A. euteiches*. Les symptômes de maladie liés à *A. euteiches* ont été estimés visuellement à l'aide d'un index de maladie établi par Rao et al. (1995). Cependant, la quantification de ces symptômes restant subjective car soumise à l'expertise de l'observateur, j'ai développé en collaboration avec le Professeur S. Rosendahl de l'université de

Copenhague, un test ELISA (Enzyme-Linked-Immunosorbent-Assay) permettant de quantifier l'agent pathogène dans les racines de pois (Slezack et al., 1999).

Nous avons ainsi montré que l'effet bioprotecteur ne se manifeste que lorsque les racines de pois sont colonisées par le champignon MA, en amont de la contamination par l'agent pathogène (<u>Slezack et al., 1999</u>). Dans ces conditions, l'effet bioprotecteur se caractérise par une réduction significative des symptômes de maladie et de la quantité d'agent pathogène dans les racines mycorhizées comparativement aux plantes non mycorhizées (figure 11).

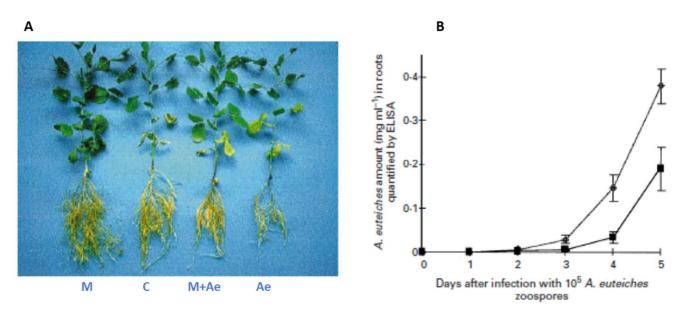


Figure 11. Symptômes de maladie (A) et quantification de l'agent pathogène par ELISA (B) chez le pois cv. Frisson inoculé avec *A. euteiches* (10⁵ zoospores / pot) (modifié d'après <u>Slezack et al., 1999</u>)

Partie A: M, plante mycorhizée avec G. mosseae; C, plante témoin; M+Ae, plante pré-mycorhizée avec G. mosseae pendant 15 jours puis contaminée avec A. euteiches; Ae, plante contaminée avec A. euteiches
Partie B: Cinétique de développement d'A. euteiches dans les racines de pois cv. Frisson contaminées par l'agent pathogène seul (♠) ou pré-mycorhizée avec G. mosseae pendant 15 jours puis contaminée avec A. euteiches (■)

Nous avons également précisé que la bioprotection nécessitait une symbiose mycorhizienne bien établie avec présence d'arbuscules (<u>Slezack et al., 2000, tableau 10</u>). Pour ce faire, nous avons utilisé d'une part un mutant isogénique du pois cv. Frisson résistant à la mycorhization et d'autre part, un traitement hormonal (acide gibbérellique) permettant d'inhiber la formation des arbuscules chez le pois cv. Frisson (El Ghatchouli et al., 1996).

Ces premiers résultats sont venus conforter d'autres travaux ayant montré le rôle bioprotecteur de champignons mycorhiziens vis-à-vis d'agents pathogènes telluriques de différentes espèces végétales, comme par exemple dans le cas de la tomate vis-à-vis de *Phytophthora nicotianae* var. *parasitica* (<u>Pozo et al., 1996</u>).

Tableau 10. Quantification des symptômes de maladie et du développement de l'agent pathogène chez le pois cv. Frisson et son mutant isogénique (Myc⁻) résistant à la mycorhization, traités ou non avec une solution d'acide gibbérellique (10⁻⁴ M) (d'après Slezack et al., 2000)

Hormonal treatment	Pea genotypes	Treat- ments ^x	Root rot score rating	A. euteiches quant. (mg ml-1)2
-Ga ₃	Cv. Frisson (Myc+Nod+)	Nm	l a	0 a
-Ga ₃	Cv. Frisson (Myc*Nod*)	Gm	1 a	0 a
-Ga _s	Cv. Frisson (Myc"Nod")	Ae	3.4 b	0.107 b
-Ga ₃	Cv. Frisson (Myc*Nod*)	GmAe	1.9 c	0.052 c
-Ga ₃	Myc-1 (Myc-Nod-)	Nm	l a	0 a
-Gas	Myc-1 (Myc-Nod-)	Gm	1 a	0 a
-Ga ₃	Myc- (Myc-Nod-)	Ae	3.4 b	0.118 b
-Ga ₃	Myc-1 (Myc-Nod-)	GmAe	3.2 b	0.112 b
+Ga ₃	Cv. Frisson (Myc*Nod*)	Nm	1 a	0 a
+Ga ₃	Cv. Frisson (Myc*Nod*)	Gm	1 a	0 a
+Ga ₃	Cv. Frisson (Myc*Nod*)	Ae	3.0 b	0.108 b
+Ga ₃	Cv. Frisson (Myc*Nod*)	GmAe	3.0 b	0.118 b
+Ga ₃	Myc-1 (Myc-Nod-)	Nm	l a	0 a
+Ga ₃	Myc-1 (Myc-Nod-)	Gm	1 a	0 a
+Ga ₃	Myc-1 (Myc-Nod-)	Ae	3.2 b	0.125 b
+Ga ₃	Myc-1 (Myc-Nod-)	GmAe	31b	0.113 b

Nm (non-mycorrhizal); Gm (G. mosseae-inoculated); Ae (Aphanomyces euteiches-infected); GmAe (G. mosseae pre-inoculated and A. euteiches-infected). Plants were sprayed (+Ga₃) or not (-Ga₃) with gibberellic acid 10⁻⁴ M. Infection with A. euteiches was carried out 15 days after inoculation with G. mosseae. Plants were harvested 10 days after infection.

3.2.1.2 Les mécanismes de défense de la plante sont-ils impliqués dans la bioprotection par les champignons MA?

Plusieurs processus sont susceptibles de concourir à l'effet bioprotecteur des champignons mycorhiziens. La mise en évidence dans mes travaux de la suppression de la bioprotection lorsque les arbuscules sont inhibés par un traitement hormonal (Slezack et al., 2000), a conduit à formuler l'hypothèse que les mécanismes de défense de la plante pourraient être impliqués dans ce phénomène. En effet, il avait été observé, en particulier dans les cellules contenant des arbuscules, l'accumulation de molécules de défense de la plante dont des formes réactives de l'oxygène, des métabolites issus de la voie des phénylpropanoïdes et des isoformes spécifiques d'enzymes hydrolytiques (Dumas-Gaudot et al., 1997; Jung et al., 2012; Slezack et al., 1996). Par conséquent, il a été suggéré que la stimulation faible et transitoire de ces réactions de défense lors de l'établissement de la symbiose pouvait permettre à la plante de réagir ensuite plus rapidement à une attaque par un agent pathogène.

Je me suis donc intéressée de manière ciblée à différentes enzymes hydrolytiques *i.e.* les chitinases, chitosanases et les protéases. De manière à identifier les isoformes de ces enzymes reliées à l'établissement de la symbiose mycorhizienne, j'ai contribué au développement de systèmes d'analyse qualitative et semi-quantitative de ces activités, après séparation en gels natifs d'électrophorèse (<u>Dumas-Gaudot et al., 1997</u>; Grenier et Asselin, 1993; <u>Slezack et al., 1999</u>). Je me suis familiarisée avec ces techniques au travers de 2 stages réalisés *i*) dans le laboratoire de microbiologie des sols du CSIC de Grenade (Espagne) dirigé par le Pr. JM Barea et dans l'équipe du Dr. C Azcon-Aguilar (stage de 3 mois) et *ii*) dans le département de phytologie de l'Université Laval à Québec (Canada) dirigé par le Pr.

⁷ Root rot score rating was determined according to Rao et al. (1995).
² A. euteiches quantification by ELISA carried out following Slezack et al. (1999). Results with the same letter are not significantly different at P = 0.05 (Newman-Keuls test).

A Asselin et le laboratoire de phytopathologie d'Agriculture Canada dirigé par le Dr. C Richard, à Québec (Canada, stage de 5 mois).

Ces travaux ont mis en évidence que l'établissement de la symbiose mycorhizienne s'accompagnait de l'induction de nouvelles isoformes de chitinase acides et neutres, de chitosanases acides et, pour la première fois, de protéases à sérine de type trypsine (Slezack et al., 1999, 2000, 2001, figure 12).

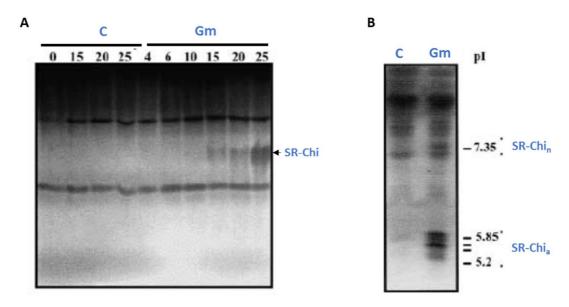


Figure 12. Détection des activités chitinases en système Davis PAGE (A) et après isoélectrofocalisation (B) dans des racines de pois cv. Frisson colonisées par le champignon endomycorhizien *G. mosseae* (Slezack et al., 2001)

Partie A. Cinétique d'induction des activités chitinases de 0 à 25 jours après inoculation des racines de pois par *G. mosseae*. C, racines témoin non mycorhizées ; Gm, racines mycorhizées. Les protéines ont été séparées en système Davis PAGE permettant de détecter les isoformes acides et neutres.

Partie B. Analyse des échantillons de protéines extraites de racines inoculées depuis 25 jours par *G. mosseae* en isoélectrofocalisation (pH 3,5 – 9,5).

Nous avons également montré, en utilisant le mutant isogénique du pois cv. Frisson résistant à la mycorhization et un traitement hormonal à l'acide gibbérellique, que la présence de ces isoformes était reliée à la présence des arbuscules (Slezack et al., 2000). Je me suis concentrée sur la caractérisation des isoformes de chitinase induites par la mycorhization. En collaboration avec le Dr. J. Negrel (INRA Dijon), j'ai mis au point un protocole de purification de ces isoformes. Après séquençage, nous avons ainsi pu obtenir la séquence partielle de l'une des isoformes acides reliées à la mycorhization. Cette isoforme présentait, sur 3 des 4 peptides trypsiques générés et séquencés, une identité de 100% avec des chitinases appartenant à la classe I qui sont des enzymes caractérisées uniquement chez les plantes et notamment le pois (Slezack et al., 2001, figure 13).

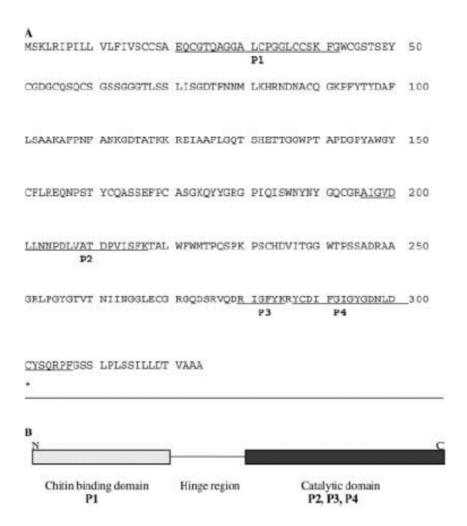


Figure 13. Position des 4 peptides trypsiques générés à partir de l'isoforme acide de chitinase induite lors du développement de la symbiose mycorhizienne chez le pois cv. Frisson sur la séquence en acides aminés de la chitinase de la classe I du pois cv. Alcan (Swiss Prot accession number : P21226 ; Slezack et al., 2001)

La mise en évidence de l'induction d'isoformes d'enzymes hydrolytiques liées à la présence des arbuscules dans les racines mycorhizées nous a conduit a suggéré que ces isoformes pourraient intervenir dans le turnover des arbuscules qui sont des structures éphémères avec une durée de vie de quelques jours (Bonfante et Perotto, 1995). Ainsi, ces isoformes pourraient être impliquées soit dans la ramification des branches de l'arbuscule, soit dans l'élimination des arbuscules sénescents (Slezack et al., 1999, 2001). Ces enzymes pourraient alors jouer un rôle indirect dans la bioprotection du pois (Slezack et al., 2000). En effet, en participant à la morphogénèse ou à la dégradation des arbuscules, les isoformes reliées à la mycorhization pourraient libérer des fragments chitooligosaccharidiques qui pourraient jouer le rôle d'éliciteurs ou de « potentialisateurs » des mécanismes de défense de la plante lors d'une attaque par un agent pathogène.

3.2.1.3 Bilan des travaux de doctorat

Mes travaux de doctorat ont permis de montrer le potentiel que présentent les champignons MA pour protéger la plante vis-à-vis d'agents pathogènes racinaires. En utilisant des « outils » intéressants tels que des mutants isogéniques de pois défaillant vis-à-vis de l'établissement de la symbiose MA, nous avons pu établir les conditions d'expression de la bioprotection vis-à-vis d'*A. euteiches*. Ce résultat a mis en évidence l'importance de l'établissement d'une symbiose effective en amont de l'attaque par l'agent pathogène pour que la bioprotection s'exprime. Enfin, ces travaux ont permis de progresser dans la compréhension des processus qui sous-tendent l'effet bioprotecteur. Nous avons ainsi pu établir pour la première fois, à cette époque, un modèle conceptuel pour expliquer les processus conduisant à l'expression de la bioprotection.

Ces travaux ont donné lieu à 5 publications ACL, 3 chapitres d'ouvrage et 10 communications dans des colloques nationaux et internationaux.

Publications ACL

Dumas-Gaudot E., <u>Slezack S.</u>, Dassi B., Pozo M.J., Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. 1996. Plant hydrolytic enzymes (chitinases and β –1.3-glucanases) in root reactions to pathogenic or symbiotic microorganisms. Plant and Soil 185: 211-221.

Pozo M.J., Dumas-Gaudot E., <u>Slezack S.</u>, Cordier C., Asselin A., Gianinazzi S., Gianinazzi-Pearson V., Azcon-Aguilar C. 1996. Induction of new chitinase isoforms in tomato roots during interactions with *Glomus mosseae* and/or *Phytophthora nicotianae* var. *parasitica*. agronomie 16: 689-697.

<u>Slezack S.</u>, Dumas-Gaudot E., Rosendahl S., Kjoller R., Paynot M., Negrel J., Gianinazzi S. 1999. Endoproteolytic activities in pea roots inoculated with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and/or *Aphanomyces euteiches* in relation to bioprotection. New Phytologist 142: 517-529.

<u>Slezack S.</u>, Dumas-Gaudot E., Paynot M., Gianinazzi S. 2000. Is a fully established mycorrhizal symbiosis required for bioprotection of *Pisum sativum* L. roots against *Aphanomyces euteiches*? Molecular Plant-Microbe Interactions 13, 238-241.

<u>Slezack S.</u>, Negrel J., Bestel-Corre G., Dumas-Gaudot E., Gianinazzi S. 2001. Purification and partial amino acid sequencing of a mycorrhiza-related chitinase isoform from *Glomus mosseae* inoculated roots of *Pisum sativum* L. Planta 213, 781-787.

Chapitres d'ouvrage

<u>Slezack S.</u>, Dassi B., Dumas-Gaudot E. 1996. Arbuscular mycorrhizal-induced chitinase isoforms. Dans « chitin enzymology », Riccardo A.A., Muzzarelli eds, Atec edizioni, Grottamare, 2: 339-347.

Dumas-Gaudot E., Dassi B., <u>Slezack S.</u>, Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. 1997. Targeted approaches for detecting changes in protein expression with mycorrhiza development: hydrolytic isoenzyme analyses and immunological detection of known proteins in root extracts. Dans « Mycorrhiza manual », Varma A. ed., Springer-Verlag, Berlin, 289-309.

Pozo M.J., <u>Slezack S.</u>, Dumas-Gaudot E., Gianinazzi S., Azcon-Aguilar C. 2001. Plant Defence responses to arbuscular mycorrhizal fungi. Dans « Mycorrhiza Technology in Agriculture: from genes to bioproducts », Gianinazzi S., Schuëpp H., Haselwandter K., Barea J.M. eds, Birkhaüser Verlag AG, Basel.

3.2.2 Volet 2 – Influence des espèces végétales sur les communautés microbiennes rhizosphériques

Les plantes impactent les communautés microbiennes du sol, en particulier celles situées dans la rhizosphère qui correspond à la zone du sol directement influencée par les racines vivantes (Hiltner, 1904). Dans le sol, la rhizosphère constitue ainsi un « hot spot » au niveau des interactions plantes – microorganismes. Le « caractère unique » de ce compartiment résulte pour partie de la libération par les racines des plantes de composés organiques selon le processus de rhizodéposition (Nguyen, 2003). Ces rhizodépôts, dont la quantité et la qualité varient en fonction de nombreux facteurs dont, le stade de développement de la plante, l'espèce végétale considérée..., constituent des ressources trophiques pour les microorganismes du sol majoritairement hétérotrophes pour le C. Ces composés peuvent alors influencer les communautés microbiennes, en augmentant leur taille, en stimulant leur activité et en modifiant leur diversité (« effet rhizosphère », Lynch et Wipps, 1990 ; Merbach et al., 1999). Ce sont des questions qui étaient largement travaillées au sein de l'équipe rhizosphère de l'UMR Agronomie et Environnement et par lesquelles j'ai débuté mes travaux de recherche suite à mon recrutement en tant que Maître de Conférences en 2002 (figure 14).

Je me suis ensuite intéressée plus particulièrement à l'influence de la plante au travers de ses rhizodépôts sur des communautés microbiennes qui interviennent dans les processus de décomposition / minéralisation des matières organiques du sol. C'était (et ce sont toujours!) des questions qui, dans le contexte d'une préoccupation croissante pour une gestion durable des agrosystèmes, étaient importantes dans la mesure où les interactions plantes-microorganismes dans la rhizosphère pouvaient influencer la fertilité minérale du sol *i.e.* la disponibilité en éléments minéraux et, *in fine*, la nutrition de la plante (Philippot et al., 2013). Si un certain nombre de travaux avaient mis en évidence que les transformations de N étaient différentes dans la rhizosphère comparativement à un sol global (Dedourge et al., 2004; Knights et al., 2001; Qian et al., 1997), la question pouvait se poser pour d'autres éléments comme S. S est un élément qui, même s'il a une contribution majeure dans l'élaboration du rendement et de la qualité des récoltes et s'il permet une meilleure valorisation de N, était un élément plutôt « oublié ». L'objectif général de nos travaux a donc été de comprendre la dynamique du S dans la rhizosphère qui dépend largement, comme N, de processus microbiens.

Dans la majorité des travaux que j'ai engagés, la rhizodéposition a été considérée comme le principal déterminant par lequel les plantes influencent les communautés microbiennes rhizosphériques et notamment celles participant à la dynamique des éléments minéraux. Dans une époque assez récente, ces approches sont apparues comme étant trop réductrices. En effet, les plantes au cours de leur croissance peuvent influencer le fonctionnement des communautés microbiennes en modifiant le pH du sol, en prélevant des éléments nutritifs et en créant ainsi des conditions plus ou moins limitantes en nutriments pour les microorganismes... (Hinsinger et al., 2009 ; Vitousek et al., 1997). A une échelle un peu plus large que l'interface sol-racines, les plantes peuvent également influencer les communautés microbiennes en restituant au sol des résidus de récolte. En rejoignant en 2011 l'équipe AGISEM, suite à la dissolution de l'équipe rhizosphère, et afin d'avoir une vision plus intégrative de l'influence de la plante sur les communautés microbiennes, j'ai développé des approches basées sur l'analyse des traits de plante (figure 14). Ces traits, parce qu'ils rendent compte de la façon dont la plante interagit avec son environnement, devaient permettre de mieux comprendre les déterminants par lesquels les plantes modifient le fonctionnement des communautés microbiennes et in fine, la disponibilité en éléments minéraux dans le sol (Bardgett et al., 2014; Laliberté, 2017; Philippot et al., 2013).

AXE 1 Comprendre les interactions bénéfiques plante-microorganismes Volet 2 Disponibilité en éléments minéraux N et S La rhizodéposition influence-t-elle la structure et Traits de plante influençant les l'activité des communautés microbiennes? Top-down communautés microbiennes fonctionnelles? Impact des mucilages ? Cas des communautés microbiennes impliquées dans la dynamique du soufre ? Les traits racinaires pour comprendre les interactions plante-microorganismes dans la rhizosphère?

Figure 14. Axes de recherche du volet 2

Cas des activités microbiennes impliquées dans la décomposition/minéralisation de l'azote

3.2.2.1 Impact de la rhizodéposition sur la structure et l'activité des communautés microbiennes du sol... Le cas des mucilages.

Contributeurs: C. Nguyen (DR INRA), E. Benizri (Pr. U. Lorraine), S. Piutti (MC U. Lorraine), L. Philippot (DR INRA), F. Martin-Laurent (DR INRA), D. Chèneby (IR INRA), S. Hallet (TR INRA), JC Germon (DR INRA), C. Robin (DR INRA), E. Mounier (DEA), Y. Gruet (DEA).

Lors de mon recrutement au sein du LAE, il avait déjà été bien décrit que les communautés microbiennes rhizosphériques se différenciaient des communautés microbiennes d'un sol non rhizosphérique, tant d'un point de vue de leur taille que de leur structure (Kuske et al., 2002; Schmalenberger et Tebbe, 2003). Ces travaux bénéficiaient notamment du développement récent d'outils de biologie moléculaire qui permettaient d'analyser, après extraction de l'ADN du sol, l'abondance et la diversité des communautés microbiennes totales en s'affranchissant de la non cultivabilité de certains microorganismes du sol. Les travaux portant sur la caractérisation des communautés microbiennes rhizosphériques et sur l'étude de la rhizodéposition comme déterminant des interactions entre plantes et communautés microbiennes, constituaient alors l'une des thématiques émergentes du LAE (Baudoin et al., 2001, 2002, 2003). Certains de ces travaux avaient notamment conduit à suggérer que les rhizodépôts, selon leur nature, pouvaient influencer différentiellement les communautés microbiennes rhizosphériques (Baudoin et al., 2001, 2002). Les rhizodépôts, qui représentent selon les estimations environ 11% du C net fixé, sont en effet constitués de composés organiques de natures chimiques variées, libérés de manière passive ou active par les racines (Dennis et al., 2010; Nguyen, 2003, figure 15).

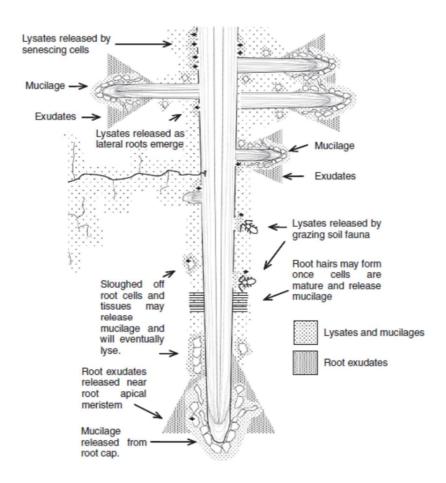


Figure 15. Libération des différentes classes de rhizodépôts (mucilages, exsudats, débris et lysats cellulaires) le long de l'axe racinaire (modifié d'après Dennis et al., 2010)

Dans le cadre du programme PNSE « Rhizosphère bioréacteur » auquel j'ai participé et qui a permis d'établir une collaboration avec l'UMR Microbiologie et Géochimie des sols de Dijon (en particulier D. Chèneby, F. Martin-Laurent, JC. Germon et L. Philippot) et a fait l'objet des DEA de Y. Gruet et E. Mounier, nous nous sommes intéressés à l'effet des mucilages sur les communautés microbiennes rhizosphériques. D'un point de vue quantitatif, les mucilages constituent avec les exsudats les principaux rhizodépôts (Nguyen, 2003). Comparativement aux exsudats racinaires qui sont constitués de molécules organiques simples (sucres, acides organiques, acides aminés) et qui diffusent passivement vers le sol, les mucilages sont des polymères complexes, composés de polysaccharides associés à des protéines (jusqu'à 6% de la masse totale du mucilage), et qui sont sécrétés activement par les cellules de la coiffe racinaire. Knee et al., en 2001, avaient mis en évidence que les mucilages pouvaient être utilisés comme seule source de C par certaines souches microbiennes de la rhizosphère. Cependant, l'effet de ce type de rhizodépôts sur la taille et la structure des communautés microbiennes totales n'avait jusqu'alors jamais été analysé. De la même façon, l'effet de ces mucilages sur des communautés microbiennes intervenant dans des processus microbiens tels que la dénitrification qui conduit à l'émission par le sol de gaz à effet de serre (N₂O) n'avait pas été exploré.

Du mucilage a donc été récolté sur les racines nodales de maïs prélevés au champ juste avant floraison. Après immersion des pieds de maïs dans l'eau, le mucilage recouvrant les apex des racines nodales a été collecté par aspiration, centrifugé afin d'éliminer les débris racinaires puis dialysé. Un sol a alors été amendé pendant 15 jours avec le mucilage à raison d'un apport équivalent à 70 µg C/g sol sec.

Concernant les communautés bactériennes totales du sol, l'apport de mucilage a eu des effets positifs sur la croissance microbienne et a modifié la structure génétique et les aptitudes cataboliques de ces communautés (Benizri et al., 2007, figure 16 et tableau 11).

Tableau 11. Effet des mucilages (70 μ g/g sol sec / j pendant 15 j) sur l'abondance des bactéries cultivables et la biomasse microbienne C (d'après Benizri et al., 2007)

	Control soils	Mucilage amended soils
Cultivable bacteria Log (CFUg ⁻¹ dry soil)	7.8b	8.5a
Microbial C (mg Ckg ⁻¹ soil)	123b (12.6)	152a (17.4)

Standard deviation is given within brackets, n = 5. Letters indicate mean grouping by the Tukey test at P < 0.05.

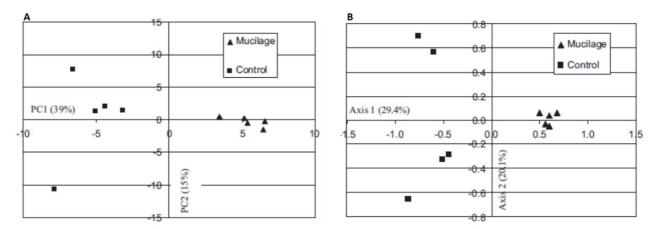


Figure 16. Analyse en composantes principales de l'effet de l'apport de mucilage (70 μg/g sol sec / j pendant 15 j) sur les aptitudes cataboliques (A) et la structure génétique (B) des communautés bactériennes du sol (d'après <u>Benizri et al., 2007)</u>

Partie A. Les aptitudes cataboliques des communautés bactériennes ont été analysées à l'aide de plaques Biolog GN2. Comparativement aux sols « control », les communautés bactériennes des sols amendés avec du mucilage présentent un potentiel catabolique plus important vis-à-vis des glucides et plus faible vis-à-vis des acides carboxyliques.

Partie B. La structure génétique des communautés bactériennes a été analysée en RISA (Ribosomal Intergenic Spacer Analysis).

De plus, il a été suggéré que les mucilages pourraient conduire à un turn-over élevé des microorganismes du sol. Ceci pourrait augmenter la dynamique d'éléments nutritifs comme N dans les sols et ainsi, améliorer la disponibilité en éléments minéraux pour la plante (Benizri et al., 2007).

Concernant les communautés bactériennes dénitrifiantes, si les mucilages n'ont eu que peu d'effet sur la diversité de ces communautés fonctionnelles (tableau 12), ces rhizodépôts ont augmenté l'activité de dénitrification dans les sols (10,8 μ g N g sol sec / j dans les sols amendés en mucilages contre 3,9 μ g / g sol sec / j dans les sols témoin) (Mounier et al., 2004).

Tableau 12. Effet des mucilages sur les communautés bactériennes dénitrifiantes narG et nosZ (d'après Mounier et al., 2004)

Gene	Source	Number of clones*	RFLP analysis results				
			OTU ^b	1/D ^d	H*	H/H _{max}	
narG	Control soil	378	76 (28)°	6.3 ± 1.6	1.1 ± 0.13	0.22	
nosZ	Amended soil Control soil	360 362	81 (32)° 118 (53)°	9.3 ± 4.8 21.7 ± 7.5	1.1 ± 0.07 4.8 ± 0.4	0.2	
	Amended soil	351	108 (42)°	18.4 ± 7.6	4.7 ± 0.4	0.68	

- a. Number of clones in the libraries.
- b. Number of Operational Taxonomic Units based on RFLP.
- c. Number of OTU containing only one clone.
- d. Reciprocal of Simpson's index.
- e. Shannon-Wiener index.
- f. Eveness

De manière originale, ces travaux ont mis en évidence que les mucilages sont des rhizodépôts qui contribuent à expliquer l'effet « rhizosphère » observé sous différents couverts végétaux. Ces travaux soulignent également que les impacts des rhizodépôts type mucilage sur les communautés microbiennes peuvent être antagonistes en potentialisant d'un côté l'émission d'un GES et les pertes de N qui en résultent et, d'un autre côté, en contribuant au recyclage de la matière organique pour améliorer in fine la disponibilité en éléments nutritifs pour les plantes.

3.2.2.2 Le Soufre, un élément « oublié » et pourtant majeur pour la nutrition des plantes

Contributeurs: PC Vong (IE U. Lorraine), E. Benizri (Pr. U. Lorraine), S. Piutti (MC U. Lorraine), A. Guckert (Pr. émérite U. Lorraine), S. Recous (DR INRA), I. Crovisier (TR U. Lorraine), Hamid (Doct.), L. Hamdan (Doct.), M. Crégut (Doct.)

A l'issue des premiers travaux visant à comprendre certains des processus déterminant les interactions entre les communautés microbiennes et les racines, j'ai poursuivi mes activités en les recentrant sur les communautés microbiennes impliquées dans la dynamique de S. Mes travaux ont été menés en collaboration interne étroite avec S. Piutti et E. Benizri et sont venus renforcer les activités développées par le Dr. P-C. Vong sur l'analyse des flux de S dans la rhizosphère. Ils ont également permis d'établir une collaboration avec S. Recous de l'UMR 614 Fractionnement des Agro Ressources et Environnement INRA / URCA. Ils ont été financés par 2 projets du Département Environnement et Agronomie de l'INRA et par une ANR ECOGER-MICAGRO.

Comparativement à N et P historiquement travaillés, S est un élément qui a longtemps été occulté des champs de recherche, tant à l'échelle nationale qu'internationale, car il n'était pas considéré comme limitant pour la production agricole. Cependant, l'apparition de déficiences en S sur certaines cultures à la fin des années 1980 a conduit à reconsidérer cet élément, notamment dans les activités de l'INRA. Ceci a donné lieu à l'organisation par l'INRA d'un colloque en 2017 durant lequel nos travaux ont été présentés.

Pourquoi s'intéresser aux communautés microbiennes impliquées dans la dynamique du soufre ?

S est l'un des six macroéléments (5^{ième} élément majeur) requis pour la croissance et le développement des organismes vivants (Kertesz *et al.*, 2007). Il intervient dans de nombreuses fonctions métaboliques et, en tout premier lieu, dans la synthèse des protéines, en tant que constituant de deux acides aminés : la cystéine et la méthionine. Ces deux acides aminés sont également des précurseurs des enzymes impliquées dans la synthèse de la chlorophylle, de certains coenzymes (coenzyme A...) et de vitamines (biotine, thiamine...). Par ailleurs, le S intervient dans la résistance des plantes aux stress biotiques ou

abiotiques (Bloem et al., 2005; Leustek et Saito, 1999; Walker et Dawson, 2002). Par ailleurs, le S permet une meilleure valorisation de N par la plante et contribue de fait à limiter les risques de pertes de N dans l'environnement soit vers les eaux, soit vers l'atmosphère.

En Europe de l'Ouest, des déficiences en S ont été observées depuis une trentaine d'années sur crucifères et céréales (Zhao et al., 1996). Les facteurs qui ont contribué à l'apparition de ces carences et qui ont fait du S l'un des éléments les plus limitants des productions végétales sont principalement la diminution des émissions soufrées dans l'atmosphère (SO₂) et l'utilisation d'engrais ne contenant plus de S libre (Scherer, 2001). Un apport systématique de S minéral est donc généralement réalisé sur colza (voire sur céréales) pour prévenir les déficiences. Cependant, dans les sols, jusqu'à 95% du S est présent sous des formes organiques (Tabatabai, 1984). Plusieurs fractions, plus ou moins réduites, peuvent être distinguées (Freney et al., 1975 ; Zhao et al., 2006) : i) les esters de sulfate liés au carbone par l'intermédiaire d'un atome d'O (C-O-S). Cette fraction représente de 30 à 70% du S organique d'un sol, ii) les sulfamates dans lesquels le S est lié au C par l'intermédiaire d'un atome de N (C-N-S), iii) le S directement lié au carbone (C-S), fraction comprenant notamment les sulfonates, les acides aminés et représentant de 20 à 30% du S du sol. Toutes les fractions de S organique précédemment citées sont potentiellement susceptibles de contribuer à la nutrition soufrée de la plante. Il est cependant admis que les esters de sulfate constituent l'une des formes de S organique parmi les plus labiles et les plus abondantes dans les sols (Eriksen, 1994; McLaren et al., 1985). Différents travaux ont ainsi pu mettre en évidence que cette fraction de S organique contribuait plus facilement à la nutrition soufrée de la plante que les fractions C-S (Blair et al., 1985 ; Maynard et al., 1994). La biodisponibilité de S pour la plante qui absorbe quasi exclusivement des sulfates va dépendre étroitement des processus de transformation du S organique du sol. Ces transformations sont assurées par des microorganismes majoritairement hétérotrophes pour le carbone (C) et qui, étaient alors considérés comme « une boîte noire », génératrice de flux. Dans le cadre de mes travaux, j'ai engagé des approches visant à mieux comprendre les processus microbiens impliqués dans la transformation de S dans les sols dont à caractériser les communautés microbiennes impliquées dans la minéralisation du S.

Quelles communautés microbiennes suivre?

La minéralisation des matières organiques (MO) est régulée par la taille mais aussi la diversité des communautés microbiennes du sol (Fontaine et Barot, 2005 ; Schimel et Bennett, 2004). Si les analyses de diversité taxonomique des communautés microbiennes peuvent contribuer à expliquer ces processus, plusieurs travaux ont montré que les analyses de diversité fonctionnelle sont plus pertinentes pour appréhender le fonctionnement des écosystèmes (Bell et al., 2005 ; Hooper et al., 2005; Reiss et al., 2009). En effet, la composition des communautés microbiennes va influencer les enzymes synthétisées par les microorganismes i.e. les effecteurs de la dégradation des MO (Sinsabaugh et al., 2008; Gianfreda et Ruggiero, 2006). Concernant plus spécifiquement la minéralisation du S organique dans les sols, l'arylsulfatase (ARS) qui catalyse l'hydrolyse des esters de sulfate en sulfates est reconnue comme une enzyme microbienne clé. Des travaux du laboratoire avaient notamment mis en évidence que cette enzyme était positivement corrélée à l'immobilisation brute de S par les microorganismes et au prélèvement de S par la plante (Dedourge et al., 2003 ; Vong et al., 2002, 2003). Cette enzyme, facilement mesurable dans les sols et caractérisée chez des souches bactériennes et fongiques modèles (Kertesz, 1999; Marzluf, 1997) a donc été utilisée comme marqueur fonctionnel pour identifier les communautés microbiennes du sol impliquées dans les processus de minéralisation de S.

Le C, dont le C rhizodéposé, peut-il influencer les communautés microbiennes impliquées dans la minéralisation de S et si oui, comment ?

Quelques travaux avaient suggéré que le C dans les sols pouvait largement influencer les transformations de S (Deng et al., 1997; Klose et Tabatabai, 1999; Knights et al., 2001). Dans une première partie de nos travaux, nous avons abordé cette question en analysant l'effet de différents couverts végétaux sur les activités microbiennes ARS. Ainsi, dans le cadre d'un projet Région Lorraine, d'un projet innovant INRA et de la thèse de Mickael Crégut, nous avons montré, en nous appuyant sur un dispositif expérimental mis en place sur le site de Martincourt (54), que les activités ARS variaient selon les espèces végétales implantées et leur stade de développement (Cregut et al., 2009; Vong et al., 2007, 2008, figure 17). En particulier, nous avons observé que le niveau d'activité ARS était globalement plus élevé sous couvert de colza comparativement à un couvert d'orge ou à un sol global. Ces différences d'activité se sont de plus accompagnées d'une minéralisation de S plus importante sous couvert de colza (Vong et al., 2007).

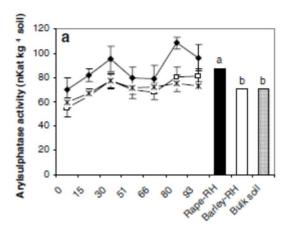
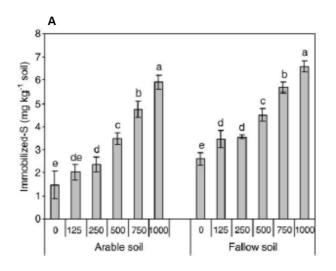


Figure 17. Evolution de l'activité ARS dans la rhizosphère du colza (Rape-RH), de l'orge d'hiver (Barley-RH) et dans un sol global (Bulk soil) (d'après Vong et al., 2007)

Sept prélèvements de sol ont été réalisés du printemps (fin mars : stade formation des boutons floraux pour le colza et début épiaison pour l'orge) à maturité (fin juin).

Ces premiers résultats nous ont conduit à émettre l'hypothèse que les espèces végétales via leur rhizodéposition mais aussi de leur exigence en S influençaient la dynamique de S dans la rhizosphère et les processus microbiens impliqués dans cette dynamique. Nous avons donc analysé plus finement l'effet de différentes formes de C en conditions contrôlées (microcosmes de sol amendés avec les différentes sources de C). Nous avons considéré des formes simples de C comme des sucres (glucose) ou des acides organiques (glutamate, salicylate) qui sont présents dans les rhizodépôts ou des extraits à l'eau chaude de C soluble de racines, ce C extrait étant considéré comme un bon indicateur du C rhizodéposé (Dilkes et al., 2004). Nous avons montré que le C, selon sa nature, influençait différentiellement les flux nets de S et les activités microbiennes ARS. Ainsi, les formes simples de C conduisent à une immobilisation nette de S, d'autant plus importante que ces formes sont facilement utilisables par les microorganismes de sol pour leur croissance et leur activité. C'est notamment le cas du glucose et du glutamate qui conduisent à une immobilisation plus importante de S comparativement au salicylate au cours des cinétiques d'incubation (Vong et al., 2010). L'immobilisation de S suite à un apport de C simple tel que le glucose s'accompagne également de manière corrélée à une augmentation des activités ARS (Vong et al., 2008, figure 18).



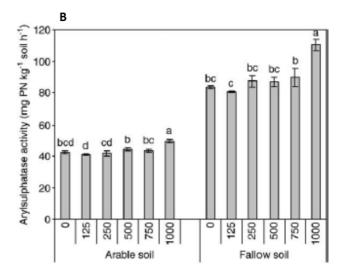
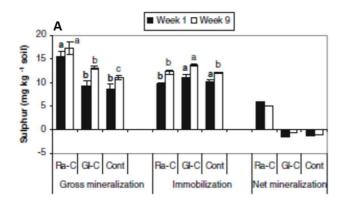


Figure 18. S immobilisé (A) et activités ARS (B) mesurés après une semaine d'incubation en conditions contrôlées dans 2 types de sols amendés avec des doses croissantes de glucose (d'après Vong et al., 2008).

Doses de glucose en équivalent C : 0, 125, 250, 500, 750 et 1000 mg / kg de sol.

Comparativement à ces formes simples de C, le C soluble extrait à l'eau chaude des racines de colza et d'orge induit plutôt une minéralisation nette de S (Vong et al., 2007). Cette minéralisation nette est plus importante dans les sols amendés avec des extraits de C soluble provenant de racines de colza comparativement à ceux provenant de racines d'orge (figure 19).



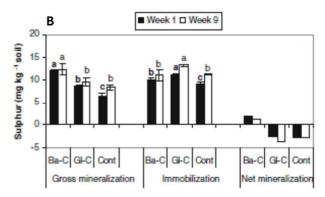


Figure 19. Minéralisation brute, immobilisation et minéralisation nette de S mesurées après 1 et 9 semaines d'incubation en conditions contrôlées dans les sols rhizosphériques de colza (A) et d'orge (B) amendés avec des extraits de C soluble racinaire ou du glucose (d'après Vong et al., 2007)

Ra-C : extrait de C soluble racinaire de colza, Ba-C : extrait de C soluble racinaire d'orge, Gl-C : solution de glucose, Cont : témoin non amendé.

La première partie des travaux a permis de montrer que des processus microbiens comme les activités ARS et la résultante en termes de flux nets sont influencés par la qualité et la disponibilité en C dans le

sol. Les espèces rhizodéposant le plus de C et les plus exigeantes en S, tel que le colza (Vong et al., 2007), stimulent plus fortement les activités ARS que des espèces tel que l'orge. Les espèces végétales selon leur capacité à libérer plus ou moins de C labile et à induire, selon leurs prélèvements, des conditions plus ou moins limitantes en S dans la rhizosphère, pourraient donc influencer la croissance, la structure et l'activité des communautés microbiennes impliquées dans la minéralisation de S. Nous avons donc entrepris de caractériser ces communautés possédant une activité ARS.

Les communautés microbiennes impliquées dans la minéralisation de S dans les sols étaient jusqu'au début de nos travaux considérées comme une « boite noire », les souches microbiennes caractérisées jusqu'alors provenant d'environnements cliniques ou étant des souches modèles. Dans le cadre des doctorats de M. Cregut et L. Hamdan et de l'ANR Ecoger-Micagro, nous avons donc entrepris d'ouvrir cette « boite noire sol », de manière à caractériser les mécanismes régulant les activités impliquées dans les processus microbiens de minéralisation de S. Afin d'identifier les microorganismes du sol, bactéries et champignons, possédant une activité ARS, nous avons développé des milieux de culture semi-sélectifs. Ces milieux de cultures (M9-XS pour les bactéries et Czapec-XS pour les champignons) sont composés d'une base minérale de laquelle le S minéral a été exclu et remplacé par une forme organique de S, le 5-bromo-4-chloro-3-indolyl sulfate (XS), un substrat chromogénique des ARS (Cregut et al., 2009 ; Hamdan L., 2010 ; Slezack-Deschaumes et al., 2012). Sur ces milieux de culture, les microorganismes possédant une activité ARS sont détectés par leur couleur bleue qui résulte de la libération du chromogène suite à l'hydrolyse du XS par l'ARS (figure 20).

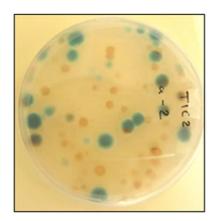




Figure 20. Colonies fongiques se développant sur un milieu Czapec-XS (<u>Hamdan L. et al.,</u> 2010).

Les colonies bleues correspondent aux microorganismes hydrolysant le XS via une activité ARS.

Les milieux de culture ainsi développés ont été utilisés pour dénombrer et isoler les microorganismes du sol ayant une activité ARS. Par cette approche, nous avons tout d'abord montré que la densité de microorganismes possédant des activités ARS varient selon les couverts et le stade de développement des plantes (figure 21, <u>Cregut et al., 2009</u>).

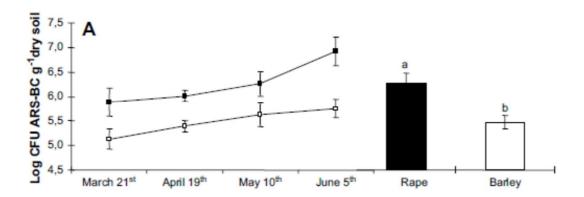


Figure 21. Evolution de la densité de bactéries ARS rhizosphériques au cours de la phénologie de l'orge et du colza (<u>Cregut et al., 2009</u>)

De manière intéressante, nous avons également mis en évidence que les évolutions de densités des microorganismes ARS+ contribuaient à expliquer au moins partiellement les évolutions d'activité dans les sols (Slezack-Deschaumes et al., 2012, figure 22). Il apparait que les communautés fongiques contribuent alors plus fortement aux évolutions de l'activité ARS que les communautés bactériennes, ces dernières n'étant corrélées significativement aux activités ARS qu'à partir des stades reproducteurs du colza (Piutti et al., 2015 ; Slezack-Deschaumes et al., 2012).

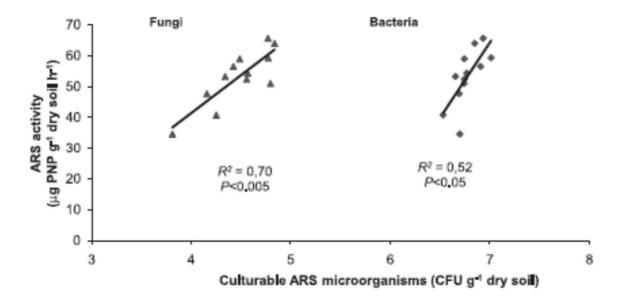


Figure 22. Corrélations entre les densités de microorganismes (bactéries et champignons) possédant une activité ARS et les activités ARS dans un sol de la floraison à la maturité du colza (Slezack-Deschaumes et al., 2012)

Ces résultats tendent à suggérer qu'une fraction des activités ARS dans les sols est exprimée de manière constitutive, le niveau d'activité évoluant avec la taille de la biomasse microbienne. Il faut noter aussi que concernant les communautés bactériennes possédant une activité ARS, les relations entre le niveau d'activité et la densité de ces communautés sont plus faibles que celles observées pour les champignons. Ces résultats nous ont donc conduit à proposer que les communautés bactériennes et fongiques ARS régulent différentiellement leurs activités ARS, et ce, en réponse à la disponibilité

en S minéral dans les sols. Du fait d'un ratio C/S plus faible chez les bactéries comparativement aux champignons (Coughenour et al., 1980), les bactéries pourraient percevoir plus rapidement des limitations en S-sulfates (forme privilégiée de S pour les microorganismes) dans le milieu et ainsi, induire leurs activités ARS de manière à accéder à des formes complémentaires de S (Slezack-Deschaumes et al., 2012). Les relations observées entre les densités de bactéries possédant une activité ARS et les teneurs en S-sulfates (r=0,69, p<0,05) tendent d'ailleurs à renforcer cette hypothèse (Piutti et al., 2015).

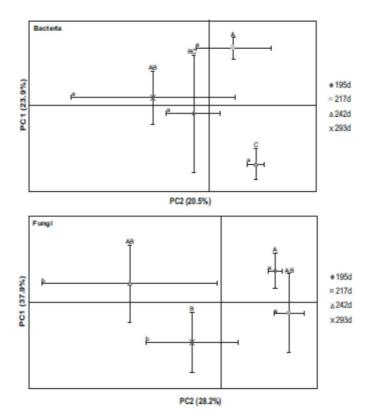


Figure 23. Analyse en Composantes Principales de la structure génétique des communautés bactériennes et fongiques possédant une activité ARS au cours de la phénologie du colza (Slezack-Deschaumes et al., 2012)

Les analyses ont été réalisées à 4 stades de développement du colza : élongation (195 j), floraison (217 j), développement des grains (242 j) et maturité (293 j). Les valeurs présentées sont les valeurs moyennes auxquelles est associé l'écart type correspondant. Les données suivies d'une lettre différente sont significativement différentes.

Les différences de structure génétique des communautés microbiennes entre les couverts et au cours de la phénologie des plantes pourraient également contribuer à expliquer les évolutions d'activité ARS dans les sols (figure 23, <u>Cregut et al., 2009 ; Slezack-Deschaumes et al., 2012</u>).

Pour répondre à ce questionnement nous avons engagé des travaux de manière à progresser dans la compréhension des mécanismes pouvant réguler les activités ARS de microorganismes du sol, dans des conditions de limitations en S. En effet, jusqu'au début de nos travaux, les activités ARS avaient été principalement caractérisées sur des souches microbiennes modèles et, pour certaines, isolées d'environnements très différents de celui que constitue un sol. Le travail a été engagé sur des souches bactériennes et fongiques affiliées aux genres principalement représentés dans les sols et en particulier dans le compartiment rhizosphérique. Il s'agit d'Actinobactéries affiliées aux genres

Streptomyces, Microbacterium et Rhodococcus et de champignons affiliés au genre Fusarium (Cregut et al., 2013 ; Hamdan L., 2010).

Chez ces microorganismes, les activités ARS ont été détectées principalement dans deux compartiments cellulaires, *i.e.* au niveau du compartiment intracellulaire et des membranes et, dans une moindre mesure, pour les champignons, dans le compartiment extracellulaire (tableau 13). Ces résultats étaient originaux dans la mesure où jusqu'alors, les activités ARS n'avaient pas été caractérisées au niveau membranaire chez les microorganismes (Kertész, 1999; Marzluf, 1997). En particulier, pour les eucaryotes, les seules ARS localisées dans les membranes plasmiques étaient des enzymes non fonctionnelles (Mitsunaga-Nakatsubo et al., 2009).

Tableau 13. Compartimentation des activités ARS chez des microorganismes isolés de la rhizosphère (modifié d'après <u>Cregut et al., 2013</u>)

	Isolat	Activité ARS (% activité totale)			
		Intracellulaire	Membranaire	Extracellulaire	
Actinobactéries	Streptomyces sp.	31,9	68,1	0	
	Microbacterium sp.	0,5	99,5	0	
	Rhodococcus sp.	1,25	98,25	0	
Champignons	Fusarium R1 sp.	36,0	58,4	5,6	
	Fusarium R2 sp.	32,1	32,1 65,9 2,0		
	Fusarium R3 sp.	47,1	44,7	8,2	

L'analyse de la régulation de ces activités par la disponibilité en S du milieu et selon leur compartimentation cellulaire, a alors été analysée en conditions *in vitro*. Pour cela, les microorganismes d'intérêt ont été mis en culture sur des milieux contenant du S sous forme minérale (S-sulfates), et/ou dans le cas des bactéries, des esters de sulfate, formes organiques de S et substrats des ARS. Par ces approches, nous avons montré chez les isolats bactériens, que les ARS, selon leur localisation, sont régulées différemment par la disponibilité et la forme de S du milieu (<u>Cregut et al., 2013</u>, figure 24).

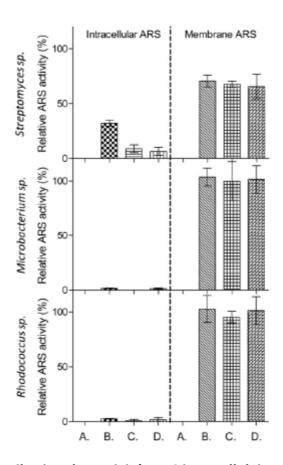


Figure 24. Pourcentage de contribution des activités ARS intracellulaires et membranaires à l'activité ARS totale, en fonction de la nature et de la disponibilité en S du milieu chez 3 isolats bactériens rhizosphériques affiliés à *Streptomyces* sp., *Microbacterium* sp. et *Rhodococcus* sp. (Cregut et al., 2013)

A : milieu M9 supplémenté avec 250 μ m de S-sulfates ; B : milieu M9 sans sulfates ; C : milieu M9 supplémenté avec 250 μ m de S sous forme de p-nitrophényl sulfate (ester de sulfate) et D : M9 supplémenté avec 250 μ m de S sous forme de p-nitrophényl sulfate et 250 μ m de S-sulfates.

Ainsi, il est apparu que les ARS membranaires sont plutôt induites par la présence du substrat, indépendamment de la présence de sulfates dans le milieu de culture. Par contre, les activités intracellulaires sont plutôt régulées par la demande en sulfates, indépendamment de la présence d'esters de sulfate dans le milieu (cas de *Streptomyces*, figure 24).

Concernant les isolats de *Fusarium* sp., les ARS, quelle que soit leur localisation cellulaire, semblent, tout comme les ARS intracellulaires des bactéries plutôt régulées par la demande en sulfates. En effet, dès l'apport de $50\,\mu m$ de S-sulfates dans le milieu de culture, les activités ARS sont réprimées (<u>Hamdan, 2010</u>).

3.2.2.3 D'une approche « rhizodéposition » centrée à une approche « traits fonctionnels » pour comprendre l'influence complexe des plantes sur les communautés microbiennes

Contributeurs: S. Piutti (MC, U. Lorraine), B. Amiaud (Pr. U. Lorraine), JB Cliquet (MC, U. Caen - Basse Normandie), E. Personeni (MC, U. Caen - Basse Normandie), N. Legay (Master 2), N. Romillac (Doct.)

Jusqu'à mon changement d'équipe de recherche en 2011, l'ensemble de mes travaux avaient considérés la « rhizodéposition » comme principal pilote des interactions plantes - microorganismes. Si la rhizodéposition est effectivement une caractéristique des plantes qui joue un rôle déterminant dans les interactions avec les microorganismes, d'autres effecteurs doivent être considérés. En effet, les plantes influencent plus globalement la physico-chimie du sol environnant les racines (Hinsinger et al., 2009; Philippot et al., 2013). Selon leur stratégie d'acquisition des éléments nutritifs, les plantes peuvent par exemple modifier la disponibilité en minéraux pour les microorganismes et ainsi, influencer les communautés microbiennes impliquées dans la dynamique de ces éléments. Dans le cadre de travaux de master 2 de N. Legay menés en collaboration avec J.B. Cliquet et E. Personeni de l'UMR 950 EVA de l'Université de Caen Basse Normandie, nous avons montré pour S, en comparant différentes espèces de graminées prairiales, que les espèces exploitatives (vitesse de croissance et prélèvement d'éléments nutritifs élevés) tendent en limitant la disponibilité en S minéral pour les microorganismes rhizosphériques à plus stimuler les activités microbiennes arylsulfatase que les espèces conservatives (Legay et al., 2014).

Ces résultats soulignent que pour comprendre un système complexe tel que la rhizosphère, il est nécessaire de mettre en œuvre des approches plus intégratives que celles basées uniquement sur la rhizodéposition. Ceci est particulièrement crucial pour comprendre l'influence de la plante sur des processus microbiens qui gouvernent notamment la minéralisation et la disponibilité des éléments et qui restent encore mal compris (Grigulis et al., 2013). Pour cela, à l'échelle de la plante entière, des approches s'appuyant sur l'analyse de traits fonctionnels de plante peuvent être pertinentes (Powell et al., 2013, figure 25). Le concept de trait émane de l'écologie végétale et dépasse la notion d'espèce. Il s'agit d'une caractéristique biologique mesurable à l'échelle d'un individu (Violle et al., 2007). Il peut ainsi s'agir de caractéristiques morphologiques, physiologiques, d'architecture qui sont des proxis d'une fonction voire de la fonction elle-même (Violle et al., 2007). « Historiquement », les traits fonctionnels pris en compte ont été des traits aériens car facilement mesurables. Cependant, il est apparu que les traits racinaires, même s'ils moins accessibles, pourraient être beaucoup plus intéressants à prendre en compte, dans la mesure où les racines constituent les organes de la plante par lesquels les flux d'éléments nutritifs, d'eau et de C s'effectuent (Bardgett et al., 2014). De plus, les racines sont des organes particulièrement plastiques qui permettent à la plante de s'adapter aux fluctuations en termes de disponibilités en ressources dans les sols, tel que cela peut être le cas au cours de la croissance ou selon la zone de sol prospectée (Hodge, 2004).

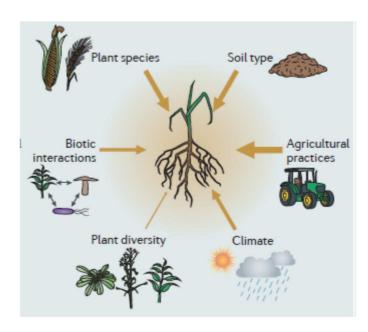


Figure 25. Drivers des communautés microbiennes rhizosphériques

Nous avons donc abordé ces questions dans le cadre de la thèse de N. Romillac, ces travaux ayant comme objectif général d'évaluer l'effet de la diversification de rotations colza-céréales par l'introduction de légumineuses sur la fertilité dite intrinsèque du sol (Piutti et al., 2015). Nous avons surtout mis l'accent sur N dans la mesure où il est admis que les légumineuses, en plus de leur capacité à fixer le N atmosphérique ont un effet positif sur la minéralisation nette de N (van der Krift et Berendse, 2001; Gan et al., 2010). Les résidus de ces cultures peuvent également avoir un effet positif sur la minéralisation nette de N, ceci contribuant à augmenter la disponibilité en N minéral pour la céréale succédant à la légumineuse. Notre étude s'est focalisée plus spécifiquement sur le pois, qui est l'espèce de légumineuses à graines la plus cultivée en France, et sur le blé (Romillac, 2015). Afin de mieux comprendre ces effets, notre démarche a été la suivante. En conditions contrôlées, nous avons tout d'abord cherché à identifier les traits racinaires par lesquels le pois influençait les processus de minéralisation de N. En particulier, nous nous sommes intéressés aux activités microbiennes d'ammonification et /ou protéases qui sont des activités clés dans la minéralisation de N (Jan et al., 2009; Geisseler et al., 2010) (figure 26).

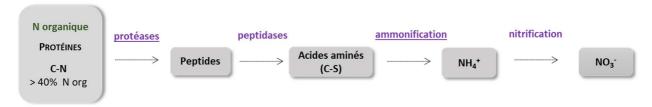


Figure 26. Etapes de décomposition du N organique dans les sols

En violet, les activités microbiennes impliquées dans les processus de décomposition

Les traits racinaires mesurés au cours de la phénologie sont présentés à la figure 27. Ces traits étaient relatifs à l'efficience de libération de C et de prélèvement des éléments nutritifs *i.e.* des traits susceptibles de moduler la disponibilité en ressources pour les microorganismes du sol.

Traits architecture

Longueur totale racinaire, SRL, %
de racines fines, diamètre

Traits morphologiques

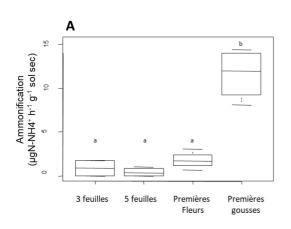
RDMC, RMF, biomasse

Traits physiologiques
C & N total, C & N extractibles à
l'eau chaude, N uptake

Figure 27. Traits racinaires mesurés sur le pois et le blé (Romillac et al., 2015, 2019)

Nous avons ensuite analysé les effets résiduels du pois relativement à ceux du blé lui succédant sur les activités microbiennes de minéralisation de N. Les traits racinaires du blé mesurés étaient similaires à ceux analysés chez le pois (figure 27).

Concernant le pois, sachant que cette espèce libère au cours de sa croissance des rhizodépôts ayant des C/N faibles et, en particulier des acides aminés (Fustec et al., 2010, Wichern et al., 2007), nous avons donc formulé l'hypothèse que les activités d'ammonification pourraient être stimulées comparativement aux activités protéases (Farrell et al., 2013, 2014). En effet, les microorganismes disposant ainsi de sources C/N facilement accessibles, cela ne nécessite pas qu'ils dégradent *via* des activités protéases des formes de N plus récalcitrantes pour répondre à leurs besoins nutritionnels (Allison et Vitousek, 2005). Les traits racinaires indicateurs de la rhizodéposition N et de la disponibilité en C seraient alors les principaux traits influençant les activités d'ammonification (Romillac et al., 2015). A l'aide d'une partition de variance, nous avons montré qu'une combinaison de traits racinaires permettait, avec la teneur en C extractible du sol, d'expliquer plus de 50% de la variation d'activité d'ammonification au cours de la phénologie du pois (figure 28).



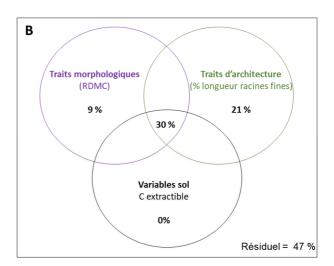


Figure 28. Evolution de l'activité d'ammonification au cours de la phénologie du pois (A) et contribution des traits racinaires du pois et de variables sol aux variations de l'activité (B) (modifié d'après Romillac et al., 2015)

En particulier, nous avons montré que les racines fines qui sont corrélées positivement à l'activité d'ammonification (r=0,74, p<0,01), expliquent 21% des variations d'activité alors que le RDMC (r=0,86, p<0,001) n'explique que 9% de ces variations. Nous avons également montré que le C extractible du sol qui est indicateur de disponibilité en C labile pour les microorganismes, s'il ne contribue pas directement à expliquer les variations d'activité d'ammonification, est corrélé positivement au RMF (r=0,95, p<0,001), considéré comme un indicateur de l'allocation de C aux racines. L'ensemble de ces résultats nous ont donc conduit à formuler le modèle conceptuel suivant. Au cours de la phénologie du pois, la diminution de l'allocation de C aux racines puis au sol pourrait créer des conditions limitantes pour la croissance microbienne. En parallèle, l'augmentation de la longueur de racines fines qui sont des racines dont le turnover est élevé et qui ont des teneurs importantes en acides aminés ((Eissenstat et al., 2000, Jones et al., 2005) pourrait augmenter la disponibilité en acides aminés dans le sol. Les microorganismes pourraient alors exploiter ces acides aminés comme source de C en les minéralisant via une activité d'ammonification et ainsi, surmonter les conditions limitantes en C. Le N minéral excédentaire libéré pourrait contribuer à expliquer le bilan net positif de N dans le sol sous couvert de légumineuse.

Concernant les activités protéases qui interviennent dans les premières étapes de décomposition du N organique, nous avons observé que si le pois, au cours de sa croissance n'influençait pas ces activités, il avait un effet résiduel dans le blé qui lui succède (Romillac et al., 2019, figure 29).

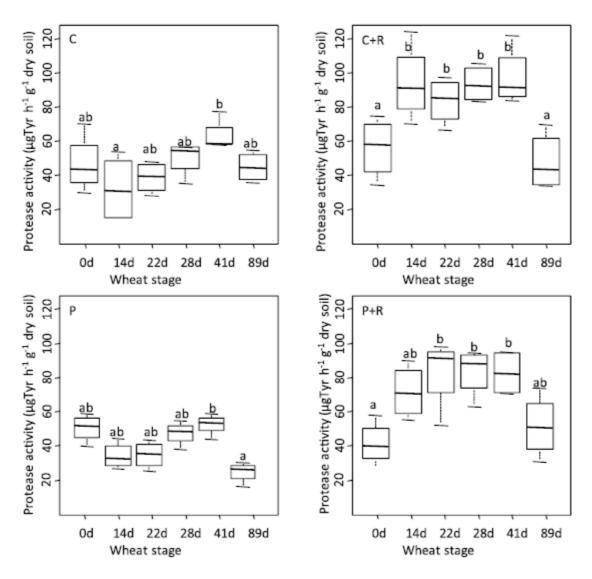


Figure 29. Evolution des activités protéases au cours de la phénologie du blé dans différents traitements de sol (Romillac et al., 2019)

C : sol témoin ; C+R : sol plus résidus de culture de pois (1g équivalent C/kg sol sec) ; P : sol précédemment cultivé avec du pois ; P+R : sol précédemment cultivé avec du pois plus résidus de culture de pois (1g équivalent C/kg sol sec).

Stades de développement du blé. 0d : semis ; 14d : 3 feuilles ; 22d : début tallage ; 28d : 2 nœuds ; 41d : début floraison ; 89d : maturité.

Ainsi, les activités protéases augmentent significativement avec l'apport de résidus de pois (p<0,001) qui sont des composés riches en protéines (Munier-Jolain et Salon, 2005). Par contre, tout comme sous un couvert de pois, les activités protéases ne sont pas significativement influencées par la croissance du blé. Le seul trait racinaire du blé significativement corrélé aux activités protéases est la longueur de racines fines (r=-0,30, p<0,01), ce trait ne contribuant cependant à expliquer que moins de 10% des variations d'activité. Il faut noter que, de manière intéressante, ces relations ont été établies uniquement si l'on considère les racines de diamètre inférieur à 0,1 mm et non les racines de moins de 0,2 mm (qui correspond au seuil de coupure généralement appliqué pour les racines fines). Ces résultats nous ont conduit à proposer que les activités protéases dans les sols sont principalement

régulées par la présence de leurs substrats (protéines dans les résidus de pois). De manière minoritaire, les plantes en modulant la disponibilité en N voire C dans les sols pourrait également participer à la régulation ces activités. Ainsi, le turnover des racines fines du blé pourrait libérer du N labile permettant de lever les limitations en N pour les microorganismes, notamment en fin de cycle de développement de la culture (Steinauer et al., 2017). Ceci contribuerait à réguler négativement les activités protéases.

3.2.2.4 Bilan des travaux

Les travaux engagés pour progresser dans la compréhension des interactions entre les espèces végétales et les communautés microbiennes rhizosphériques ont tout d'abord souligné que les formes complexes de C rhizodéposé, tels que les mucilages, peuvent avoir une influence sur la structure, la taille mais aussi les activités des communautés microbiennes. Ces travaux sur l'effet de la rhizodéposition, menés sur les communautés totales de la rhizosphère ont ensuite été focalisés sur les communautés microbiennes fonctionnelles impliquées dans la minéralisation de S. Comme cela a été mentionné, le S est un élément majeur pour la croissance des plantes mais paradoxalement « oublié » comparativement à d'autres éléments comme N. La mise en évidence d'une variation de l'activité microbienne ARS qui intervient dans la dégradation des esters des sulfate, formes abondantes et parmi les plus labiles de S organique dans les sols au cours de la phénologie de plantes cultivées a permis de suggérer que la rhizodéposition pouvait influencer cette activité. Une analyse plus fine a ainsi mis en évidence que le C rhizodéposé, selon sa nature pouvait moduler les activités ARS et la résultante en termes de flux nets de S. En ouvrant la « boite noire » du sol, nos travaux ont permis de progresser concernant la caractérisation des communautés microbiennes possédant une activité ARS et les mécanismes régulant cette activité dans les sols. En développant des milieux de culture différentiels contenant un ester de sulfate couplé à un chromogène comme seule source de S, nous avons i) caractérisé taxonomiquement les microorganismes bactériens et fongiques cultivables possédant une activité ARS et ii) montré que les évolutions de densités de ces microorganismes contribuent à expliquer au moins partiellement les variations d'activité ARS. Ces observations nous ont conduit à suggérer qu'une fraction des ARS dans les sols pouvait être synthétisée de manière constitutive alors qu'une autre fraction pouvait être induite en réponse aux conditions du milieu i.e. en réponse à la disponibilité en sulfates et/ou à la présence des substrats de l'enzyme. En utilisant des souches microbiennes représentatives de la communauté microbienne fonctionnelle du sol, nous avons précisé les conditions d'induction de l'ARS. Ainsi, chez les bactéries, cette enzyme semble régulée par le substrat quand elle membranaire et par la disponibilité en sulfates quand elle est intracellulaire, tout comme chez les champignons d'ailleurs, et ce, quelle que soit la localisation cellulaire de l'enzyme chez ces microorganismes. L'extrapolation de ces résultats suggèrent, qu'au-delà de la présence de substrats, l'activité ARS dans les sols pourrait être modulée par la disponibilité en sulfates. Ceci souligne donc qu'au-delà de la rhizodéposition, d'autres caractéristiques fonctionnelles chez les plantes peuvent influencer les communautés microbiennes du sol et notamment celles jouant un rôle dans la dynamique des éléments nutritifs. En développant des approches plus intégratives basées sur l'analyse de traits fonctionnels, nous avons pu montrer que les traits racinaires influencent certaines activités microbiennes impliquées la minéralisation de N et ce, de manière plus ou moins importante selon l'activité considérée. En particulier, nos résultats ont mis en évidence que le pourcentage de longueur de racines fines, considérées comme les racines principalement impliquées dans le prélèvement des éléments nutritifs, semble un trait déterminant à considérer dans ces effets.

Ces résultats restent évidemment encore difficilement généralisables dans la mesure où ils n'ont été obtenus que sur 2 espèces végétales. De plus, ils n'intègrent pas d'autres facteurs susceptibles de moduler les interactions fonctionnelles plantes-communautés microbiennes (types de sols, pratiques

agricoles, climat). Un ensemble de données obtenues dans le cadre de la thèse de Nicolas Romillac et de collaborations avec l'UMR EVA Caen (Pari Scientifique, E. Personeni, S. Lemauviel et JB. Cliquet) et l'UMR Agroécologie (Projet Légitimes, AS. Voisin) pourraient apporter des informations complémentaires. Cependant, ces travaux restent encore à valoriser... idéalement d'ici à fin 2021.

Les travaux présentés ont donné lieu à 13 publications dans des revues internationales (ACL) et 27 communications dans des colloques nationaux et internationaux.

Publications

Mounier E., Hallet S., Chèneby D., Benizri E., Gruet Y., Nguyen C., Piutti S., Robin C., <u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Martin-Laurent F., Germon G., Philippot P. 2004. Influence of maize mucilage on the diversity and activity of the denitrifying community. Environmental Microbiology 6, 301-312.

Benizri E., Nguyen C., Piutti S., <u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Philippot L. 2007. Additions of maize mucilage to soil changed the structure of bacterial the community. Soil Biology and Biochemistry, 39, 1230-1233.

Vong P.C., Piutti S., Benizri E., <u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Robin C., Guckert A. 2007. Water-soluble carbon in roots of rape and barley: impacts on labile soil organic carbon, arylsulphatase activity and sulphur mineralization. Plant Soil, 294, 19-29.

Vong P-C, Piutti S., <u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Benizri E., Guckert A. 2008. Sulphur immobilization and arylsulphatase activity in two calcareous arable and fallow soils as affected by glucose additions. Geoderma, 148, 79-84.

Crégut M., Piutti S., Vong P-C., <u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Crovisier I., Benizri E. 2009. Density, structure, and diversity of the cultivable arylsulfatase-producing bacterial community in the rhizosphere of field-grown rape and barley. Soil Biology and Biochemistry, 41, 704-710.

Vong P.-C., Piutti S., Slezack-Deschaumes S., Benizri E., Guckert A. 2010. Effects of low-molecular weight organic compounds on sulphur immobilization and re-mineralization and extraction of immobilized sulphur by hot-water and acid hydrolysis. European Journal of Soil Science, 61, 287-297.

<u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Piutti S., Vong P-C., Benizri E. 2012. Dynamic of cultivable arylsulfatase-producing bacterial and fungal communities along the phenology of field-grown rape. European Journal of Soil Biology, 48, 66-72.

Crégut M., Piutti S., <u>Slezack-Deschaumes S</u>., Benizri E. 2013. Compartmentalization and regulation of arylsulfatase activities in Streptomyces sp., Microbacterium sp. and Rhodococcus sp. soil isolates in response to inorganic sulfate limitation. Microbiological Research, 168, 12 - 21.

Piutti S., <u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Niknahad Gharmakher H., Vong P.-C., Recous S., Benizri E. 2015. Relationships between the density and activity of microbial communities possessing arylsulfatase activity and soil sulfate dynamics during the decomposition of plant residues in soil. European Journal of Soil Biology, 70, 88-96.

Legay N., Personeni E., <u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Piutti S., Cliquet J.-B. 2014. Grassland species show similar strategies for sulphur and nitrogen acquisition. Plant and Soil, 375, 113 - 126.

Romillac N., Piutti S., Amiaud B., <u>Slezack-Deschaumes S</u>. 2015. Influence of pea root traits modulating soil bioavailable C and N effects upon ammonification activity. Soil Biology and Biochemistry, 90, 148–151.

Piutti S., Romillac N., Chanseaume A., <u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Manneville V., Amiaud B. 2015. Enjeux et contributions des prairies temporaires pour améliorer la fertilité des sols. Fourrages 223, 179-187.

Romillac N., Piutti S., Amiaud B., <u>Slezack-Deschaumes S</u>. 2019. Combined effects of pea residues and wheat root functional traits of soil protease activity. Pedobiologia 77, 150576.

3.3 Axe 2 - Valoriser les interactions bénéfiques plante - microorganismes

Contributeurs: S. Piutti (MC U. Lorraine), B. Paul (Pr. U. Bourgogne), I. Masih (Doct.), S. Roselli (post-doc), P. L'Yvonnet (Master 2)

3.3.1 Des microorganismes pour réduire la dépendance aux intrants

L'intensification qu'a connu l'agriculture dans les pays développés à partir de la seconde moitié du XX^{ième} siècle a permis de mieux maitriser les facteurs limitants la production agricole via un recours important à des intrants chimiques (Tilman et al., 2002). La généralisation de l'emploi de ces intrants explique pour beaucoup la croissance très rapide de la production agricole à partir des années 1950 (figure 30).

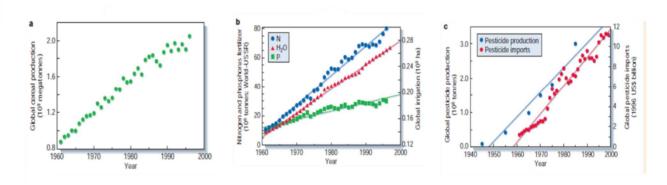


Figure 30. Evolution de la production de céréales (A) en relation avec la consommation d'intrants, fertilisants (B) et produits phytosanitaires (C), entre 1960 et 2000 (d'après Tilman et al., 2002)

Actuellement, si le maintien voire l'accroissement de la production agricole constitue un enjeu majeur pour répondre à la demande alimentaire mondiale (Pii et al., 2015), il est également indispensable de i) préserver certaines ressources fossiles comme le phosphore qui s'épuisent et ii) limiter les conséquences environnementales inacceptables du point de vue sociétal, des modèles agricoles conventionnels. En particulier, l'usage intensif de fertilisants minéraux tels que les fertilisants azotés a conduit au transfert de N vers les eaux de surface et souterraines et à l'émission de N20, NOx... dans l'atmosphère qui participent à l'effet de serre et à la destruction de la couche d'ozone (Binbradan et al., 2015; Sebilo et al., 2013). Ces effets négatifs résultent majoritairement d'une médiocre efficience d'utilisation des engrais par les plantes cultivées (Bindraban et al., 2015). Concernant les produits phytosanitaires, ceux-ci sont également à l'origine de pollutions des ressources en eaux, de résidus dans les denrées alimentaires et d'altération de la biodiversité. Il est donc apparu nécessaire de développer de nouvelles solutions innovantes en substitution partielle voire totale aux intrants chimiques (Chojnacka, 2015). L'une des solutions envisageables est en particulier de mieux valoriser certaines ressources microbiennes du microbiote de la plante pour améliorer i) la disponibilité en éléments minéraux dans les sols et les capacités d'interception de ces éléments par les plantes, et/ou ii) la tolérance de la plante à des bioagresseurs (Martinez-Hidalgo et al, 2019). Ces bio-solutions, appelées biofertilisants, biostimulants ou solutions de biocontrôle, pourraient permettre réduire en partie la dépendance aux fertilisants chimiques et leurs impacts négatifs sur l'environnement et la santé humaine.

Parmi les microorganismes du microbiote de la plante susceptibles d'améliorer la croissance et la santé des plantes cultivées, il est possible de s'intéresser aux microorganismes présents à la surface de la plante en distinguant des bactéries de l'environnement racinaire appelées PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) et les microorganismes épiphytes. Plusieurs mécanismes sont susceptibles de concourir à l'effet bénéfique de ces microorganismes sur la plante (figure 31).

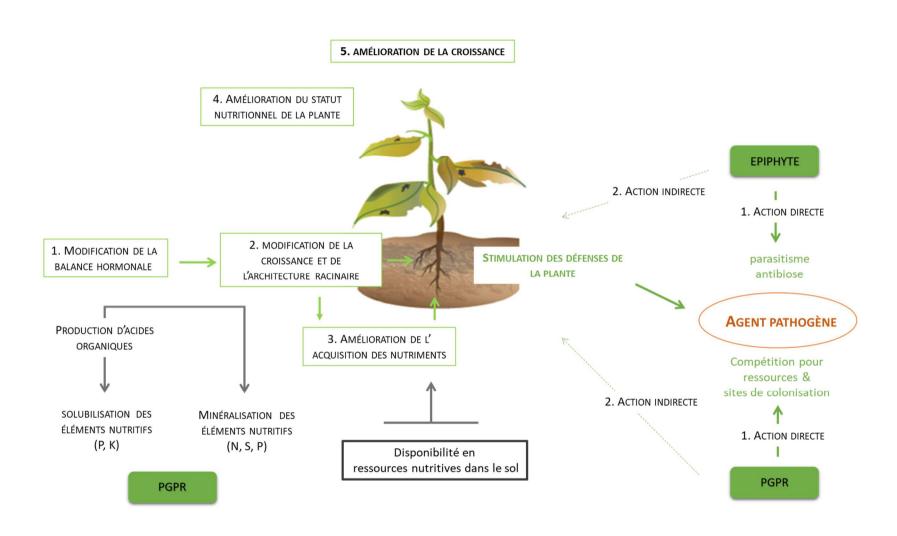
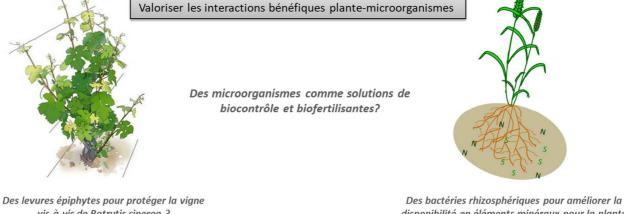


Figure 31. Principaux modes d'action des microorganismes pouvant être valorisés en tant que solution biofertilisante, biostimulante ou de biocontrôle

3.3.2 Quelques résultats

Les travaux menés dans le cadre de mon contrat d'ATER et ceux du post-doctorat de S. Roselli ont contribué à la caractérisation de microorganismes présentant des potentialités en tant que respectivement, agent de biocontrôle vis-à-vis de l'agent de la pourriture grise de la vigne, Botrytis cinerea (Masih et al., 2001) et biofertilisants (Brevets N° de délivrance FR 1873596 et FR 1873624) (figure 32).

AXE 2



vis-à-vis de Botrvtis cinerea ?

Caractérisation de souches mycoparasites

disponibilité en éléments minéraux pour la plante

Caractérisation de souches hiofertilisantes

Figure 32. Cadre des travaux de l'axe 2

Pour ces travaux, la démarche mise en œuvre pour identifier des souches candidates a été assez similaire et 'classique'. Elle s'est appuyée sur l'isolement puis la caractérisation taxonomique et fonctionnelle d'isolats microbiens (figure 33). Pour ce dernier point, les caractéristiques fonctionnelles des microorganismes analysées ont été :

- Candidats de biocontrôle : capacité des souches microbiennes à produire in vitro des enzymes hydrolytiques dégradant les parois fongiques (chitinases, glucanases...) et à parasiter les hyphes de *Botrytis cinerea*,
- Candidats biofertilisants: capacité des souches microbiennes à produire in vitro des arylsulfatases et protéases intervenant dans la minéralisation des formes organiques de N et S dans les sols et des auxines

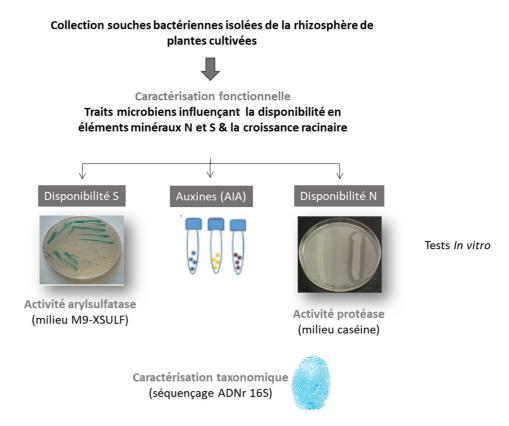


Figure 33. Exemple de démarche mise en œuvre pour isoler des bactéries candidates pour développer une solution biofertilisante

Ce premier screening a permis de sélectionner des souches microbiennes candidates dont l'efficacité en tant qu'agent de biocontrôle ou solution biofertilisante a été ensuite évaluée en conditions contrôlées.

Ainsi, les travaux engagés dans le cadre de mon poste d'ATER et durant lequel j'ai participé à l'encadrement du doctorat de I. Masih ont permis d'isoler au sein de la flore épiphyte des baies de raisin (cépage Chardonnay) un isolat de levure affilié au genre *Pichia* espèce *membranifaciens* (<u>Masih et al., 2001</u>). Les observations microscopiques ont montré que cet isolat qui produit des β -1,3 glucanases peut en conditions de culture *in vitro* contaminer les hyphes de *B. cinerea* et provoquer une lyse de ces hyphes (figure 34). L'inoculation de la souche de levure sur des vitroplants de vigne (cépages chardonnay et pinot noir) permet de protéger la plante vis-à-vis de *B. cinerea*.

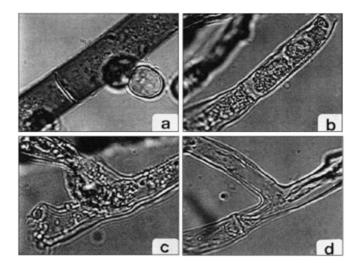


Figure 34. Observation en microscopie optique de l'interaction entre B. cinerea et la souche de *P. membranifaciens* (Masih et al., 2001)

A. Hyphe de *B. cinerea* seul ; B. « coagulation » du contenu cellulaire de l'hyphe de *B. cinerea* en présence de *P. membranifaciens* ; C. et D. hyphes *de B. cinerea* vidés de leur contenu cellulaire

Dans le cadre des travaux de post-doctorat de S. Roselli et du master 2 de P. L'Yvonnet, nous avons valorisé une collection d'environ 100 isolats de bactéries provenant de la rhizosphère de plantes cultivées (céréales et colza) que nous avions constitué. Nous avons caractérisé au sein de cette collection, 3 souches présentant des potentialités intéressantes et affiliées aux genres *Ochrobactrum*, *Microbacterium* et *Pseudomonas*. En conditions contrôlées, nous avons montré que ces souches, lorsqu'elles sont inoculées sur un sol agricole, modifient le fonctionnement biologique du sol en lien avec la minéralisation de N et dans une moindre mesure de S (Roselli et al., en préparation). En particulier, deux de ces souches, affiliées respectivement à *Pseudomonas* et *Microbacterium*, stimulent les activités microbiennes ARS, protéases et aminopeptidases et permettent *in fine* d'améliorer significativement la disponibilité en nitrates dans le sol (figure 35).

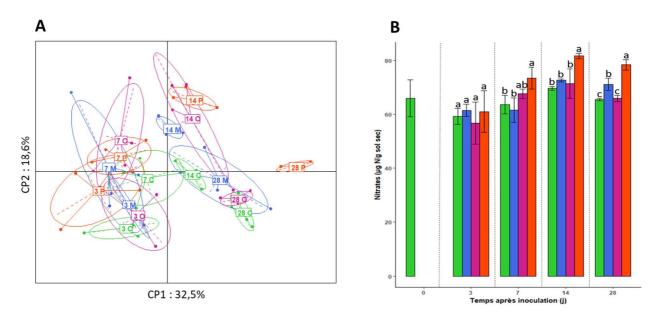


Figure 35. Analyse en Composantes Principales de l'effet des souches bactériennes sur le fonctionnement biologique du sol (A) et la disponibilité en nitrates (B) au cours d'une cinétique d'incubation de sol de 28 jours

Vert : sol témoin non inoculé ; Bleu : sol inoculé avec *Microbacterium* ; Rose : sol inoculé avec *Ochrobactrum* ; Rouge : sol inoculé avec *Pseudomonas*

Par ailleurs, la souche affiliée à *Pseudomonas*, permet, quand elle est inoculée sur des semences de maïs, de stimuler le développement racinaire de la plante dans ces stades précoces de développement (1-2 feuilles), en augmentant notamment la longueur et la surface de racines fines. Ces résultats ont permis la délivrance de 2 brevets (N° FR 1873596 et FR 1873624) pour lesquels une demande d'extension internationale est en cours. Nous avons engagé des travaux visant au développement et à la mise en marché des souches d'intérêt en tant que biofertilisants dans le cadre d'un projet de maturation avec la SATT SAYENS GE et un industriel (projet confidentiel).

3.3.3 Bilan des activités

La valorisation de collections de souches microbiennes isolées de la rhizosphere ou de la surface de parties aériennes de plantes d'intérêt agronomique a permis d'aboutir à la caractérisation de microorganismes ayant des potentialités intéressantes pour développer des solutions de biocontrôle ou biofertilisantes. Concernant les souches biofertilisantes, qui permettent également d'améliorer le développement racinaire de la plante, les résultats obtenus ont permis d'aboutir à un niveau de maturité technologique suffisant (TRL 4) pour s'engager dans un projet de maturation, en partenariat avec un industriel. Ce projet qui a débuté en septembre 2020 avec le recrutement d'une ingénieure d'études (L. Auger) et d'un alternant (N. Kahn) a pour principaux objectifs de *i*) définir les conditions permettant la production des souches à grande echelle tout en garantissant leur viabilité sur le moyen terme et *ii*) préciser les conditions d'application garantissant l'efficacité de ces inoculants (types de substrats, cultures, doses d'application...). Le projet de maturation doit aboutir à l'homologation de ces solutions sur le marché des Matières Fertilisantes et Supports de Cultures (MFSC).

Ce travail a donné lieu à 1 article dans une revue internationale (ACL), 2 brevets, un article de vulgarisation et 4 communications dans des colloques nationaux et internationaux. Un article portant sur la caractérisation des souches biofertilisantes doit être soumis dans les prochains mois.

Publications & Brevets

Masih E.I., <u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Marmaras I., Aït Barka E., Vernet G., Charpentier C., Adholeya A., Paul B. 2001. Characterization of the yeast *Pichia membranifaciens* and its possible use in the biological control of *Botrytis cinerea*, causing the grey mould of grapevine. FEMS Microbiology Letters 202, 227-232.

<u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Clivot H., Pernot J., Genestier J., Braun V., Piutti S. 2018. Vibrance® Gold, une action biostimulante? Mieux comprendre les effets du Vibrance® Gold sur la croissance et le statut nutritionnel du blé. Phytoma 718, 35-38.

<u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Piutti S., L'Yvonnet P., Roselli S. 2018. Souche bactérienne M biofertilisante. Délivrance N° FR 1873624 / Numéro de publication FR3090689. Demande d'extension internationale N°PCT/FR2019/053222 en cours (numéro de publication: WO 2020/128375 A1).

<u>Slezack-Deschaumes S.</u>, Piutti S., L'Yvonnet P., Roselli S. 2018. Souche bactérienne P biofertilisante. Délivrance N° FR 1873596 / Numéro de publication FR3090690. Demande d'extension internationale N°PCT/FR2019/053221 en cours (numéro de publication: WO 2020/128374 A1).

3.4. Conclusion générale

Depuis mon doctorat, mes travaux de recherche se sont inscrits dans le contexte général de la dépendance aux intrants chimiques de l'agriculture « industrielle » et des multiples impacts de ces intrants. Ils ont eu pour finalité d'identifier des solutions permettant d'améliorer la disponibilité et l'efficience d'utilisation des éléments minéraux par les plantes cultivées et la régulation biologique d'agents pathogènes et ce, afin de réduire le recours aux intrants. Ces travaux ont été plus particulièrement centrés sur les interactions fonctionnelles entre les plantes cultivées et des microorganismes du microbiote racinaire. Jusqu'alors, ils ont visé à progresser dans la compréhension des processus qui interviennent dans ces interactions et qui, in fine, peuvent contribuer à l'amélioration soit, de la tolérance de la plante à des stress biotiques, soit de son statut nutritionnel. Une attention particulière a notamment été portée à l'analyse de l'effet des espèces végétales cultivées et à leurs caractéristiques fonctionnelles sur la structure et la fonctionnalité des communautés microbiennes rhizosphériques. Ces travaux ont également permis d'ouvrir des perspectives d'utilisation de certains microorganismes rhizosphériques présentant des attributs intéressants en tant que biofertilisants. Dans une période plus récente, mes activités de recherche se sont diversifiées. Ceci m'a conduit à considérer dans mes approches les communautés microbiennes établissant les relations parmi les plus « intimes » avec la plante, à savoir les communautés endophytes des racines, de manière à caractériser des solutions permettant de lutter contre des maladies cryptogamiques. Ces travaux, menés en complémentarité avec des scientifiques de l'équipe M2 de mon unité, constituent dorénavant un axe majeur de mes recherches. Ceci m'a donc incité à proposer de nouvelles voies d'orientation de mes recherches, tout en les inscrivant dans la continuité de mes travaux passés et ce, afin de potentialiser les acquis antérieurs. D'un point de vue opérationnel, ce projet visera à tirer profit de la multifonctionnalité du microbiote racinaire bénéfique de la plante pour développer des bio-solutions améliorant les performances globales de la plante cultivée, tant d'un point de sa croissance que de sa tolérance à des stress biotiques (figure 36).

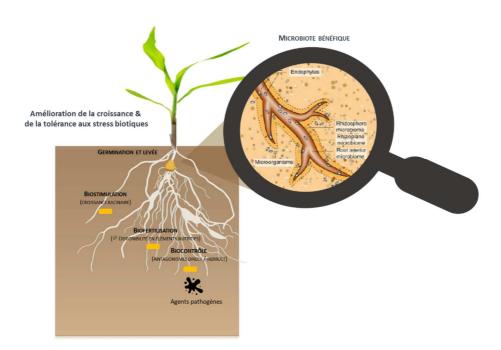


Figure 36. Effet du microbiote racinaire bénéfique sur les performances de la plante (modifié d'après Gaiero et al., 2013)

PROJET SCIENTIFIQUE

4. Projet scientifique

4.1 Contexte, enjeux et objectifs du projet

Actuellement, l'agriculture se doit de résoudre une équation complexe en maintenant son niveau de productivité, de manière à garantir la sécurité alimentaire mais tout en réduisant l'utilisation des intrants chimiques dont les effets délétères multiples ne sont plus acceptables (Jez et al., 2016). Pour atténuer ces effets, le développement de systèmes de culture s'appuyant plutôt sur une intensification des processus écologiques et des services écosystémiques en résultant que sur le recours aux intrants chimiques s'avère nécessaire. A l'échelle nationale, cette transition est largement soutenue par un ensemble de politiques publiques, qu'il s'agisse du plan Ecophyto 2+ qui a pour objectif une réduction de 50% du recours aux produits phytosanitaires d'ici à 2025 ou le projet Agroécologie pour la France qui vise à promouvoir l'engagement des exploitations agricoles vers des systèmes de production multiperformants notamment au niveau environnemental.

Dans ce contexte, une meilleure prise en compte et une valorisation des microorganismes bénéfiques associés aux plantes semble pertinent. En effet, les plantes vivent en interaction étroite avec une large diversité de microorganismes (Bulgarelli et al., 2013). Certains de ces microorganismes se développent à proximité / en surface des plantes (rhizosphère, phyllosphère...) alors que d'autres établissent des relations beaucoup plus « intimes » avec leur hôte, en colonisant les tissus internes (endosphère). L'ensemble de ces microorganismes constituent le microbiote de la plante (Besset-Manzoni et al., 2018). Conceptuellement, ce microbiote peut être considéré comme une extension du génome de la plante influençant son métabolisme et ses capacités d'adaptation à son environnement (Cordovez et al., 2019). Ainsi et tout comme cela a pu être mis en évidence chez l'Homme, les plantes dépendent de leur microbiote pour différentes fonctions tel que l'acquisition d'éléments nutritifs, la suppression de maladies, le microbiote pouvant même influencer jusqu'à la phénologie de la plante (Bulgarelli et al., 2013; Hacquart et al., 2015; Mendes et Raaijmakers, 2015; Panke-Buisse et al., 2015). Un renforcement des interactions plante-microbiote bénéfique peut donc conduire à une amélioration de la nutrition et de la tolérance aux stress de la plante et, ainsi, contribuer à une optimisation de la productivité des agrosystèmes (« We are standing on a treasure of beneficial microbes, each of them contributing a little bit to plant yield - A. Jousset » dans East, 2013; « The Littlest Farmhands », de Vrieze, 2015). De ce fait, l'utilisation de microorganismes bénéfiques est considérée comme l'une des stratégies les plus prometteuses pour réduire en partie la dépendance aux intrants chimiques tout en maintenant les rendements (Singh et al., 2011). Cependant, et même si plusieurs centaines de produits à base de microorganismes sont actuellement homologués dans le monde, il a été constaté que ces solutions présentent souvent au champ des efficacités limitées et variables qui pénalisent leur utilisation (Triverdi et al., 2017; van Lenteren et al., 2018). Il semble donc nécessaire d'améliorer l'efficacité de ces solutions microbiennes ainsi que leur mise en œuvre afin de garantir leur activité biologique en conditions réelles d'utilisation (Hayat et al., 2010). Pour cela, plusieurs aspects peuvent ou doivent être pris en compte (Ikeda-Ohtsubo et al., 2018 ; Mazzola et Freilich, 2017). Le premier de ces aspects concerne l'isolement et la sélection de microorganismes présentant les traits fonctionnels d'intérêt. Si les outils du séquençage haut débit ont contribué à une meilleure description de la composition du microbiote associé aux plantes, au moins jusqu'au niveau « espèce », l'isolement de souches microbiennes reste néanmoins encore indispensable i) pour développer des inoculants et ii) parce que 2 souches, même si elles sont affiliées à un même taxon, peuvent avoir des aptitudes métaboliques et des effets contrastés (Mitter et al., 2016 ; Sheibani-Tezerji et al., 2015, Timm et al., 2015). Pour cela, il s'avère déjà nécessaire d'isoler de manière plus efficiente les souches d'intérêt du microbiote de la plante, en identifiant les bons « réservoirs » et en tentant de dépasser le paradigme selon lequel, seulement 1% des microorganismes sont cultivables (Berg et al., 2013; Martiny, 2018). De plus, alors qu'une très grande majorité des solutions actuellement disponibles sont des formulations d'une seule souche de microorganisme, un ensemble de travaux récents suggèrent que le recours à des consortia microbiens, seuls ou associés à des biomolécules prébiotiques, pourrait être une stratégie plus efficace pour améliorer la croissance de la plante et sa tolérance aux stress au champ (Brugman et al. 2018, Besset-Manzoni et al., 2019; Hu et al., 2016; Pascale et al., 2020). Il s'agit donc de raisonner les associations de souches en fonction des traits fonctionnels de ces microorganismes, de manière à potentialiser leurs effets bénéfiques et à améliorer *in fine*, l'efficacité (Vannier et al., 2019).

Par ailleurs, il parait aussi nécessaire de mieux comprendre les interactions complexes entre l'inoculant, la plante hôte et son microbiote indigène, dans la mesure où ces interactions peuvent influencer les bénéfices attendus. Un ensemble de travaux ont permis d'identifier les principaux facteurs influençant les interactions entre la plante et le microbiote racinaire, l'influence relative de ces facteurs pouvant varier selon qu'est considéré le microbiote rhizosphérique ou le microbiote racinaire sensu stricto (Bulgarelli et al., 2015; Hartman et al., 2018; Mendes et al. 2018; Perez-Jaramillo et al., 2019). Le type de sol, la plante hôte, les pratiques agricoles ou encore des stress sont ainsi autant de facteurs influençant l'assemblage du microbiote racinaire (Compant et al., 2019). En particulier, il a été montré que la plante hôte, selon le génotype considéré et le stade de développement, influence la composition du microbiote racinaire (Perez-Jaramillo et al., 2017). La plante, au travers de ces traits fonctionnels pourrait moduler la capacité d'un inoculant microbien à coloniser le système racinaire et, ainsi, conditionner son efficacité. Si la plante peut influencer la composition du microbiote, en retour, le microbiote peut altérer le métabolisme de l'hôte, notamment le métabolisme spécialisé qui intervient dans l'adaptation de la plante à son environnement et notamment la réponse à des bioagresseurs (Hiruma, 2019). Jusqu'alors, les études portant sur l'effet de microorganismes sur le métabolisme de la plante hôte ont majoritairement analysé l'effet de souches inoculées sans considérer le microbiote endogène de la plante. Il semble donc intéressant d'analyser de manière plus globale les relations entre un inoculant microbien, le microbiote endogène et le métabolome de la plante (Etalo et al., 2018; Korenblum et Aharoni, 2019).

Ce projet dont la finalité est la valorisation de microorganismes bénéfiques pour améliorer la croissance et la tolérance de la plante à des agents pathogènes aura donc comme objectifs de contribuer :

Au développement de stratégies pour isoler et caractériser les microorganismes présentant les propriétés fonctionnelles les plus intéressantes,

A l'amélioration de l'efficacité intrinsèque des bio-solutions microbiennes en analysant l'intérêt de consortia microbiens en comparaison de souches individuelles,

A la compréhension des relations entre la composition du microbiote racinaire et la plante hôte, en *i*) caractérisant les traits fonctionnels influençant le microbiote endophyte et possiblement la colonisation des racines par des consortia microbiens et *ii*) en analysant l'impact des consortia sur l'interaction microbiote racinaire – métabolome de la plante.

4.2. Quels modèles d'interaction plante-microorganismes étudier et pour quels bénéfices ?

Dans le cadre de mes activités de recherche, j'ai été amenée à considérer différents modèles d'interaction entre les plantes cultivées et les microorganismes. J'ai également pris en compte

différents bénéfices que la plante peut tirer de son interaction avec certains microorganismes, qu'il s'agisse de bénéfices nutritionnels ou de bénéfices liés à la diminution de l'incidence d'agents pathogènes. Le projet que je propose sera principalement centré sur l'une des plantes cultivées modèles sur laquelle j'ai travaillé jusqu'alors, à savoir le blé. En effet, le blé est l'une des toutes premières céréales produites mondialement et pour laquelle les enjeux en termes de production et de qualité (sanitaire et nutritionnelle) sont importants, en particulier dans une logique de réduction des intrants chimiques (Figueroa et al., 2018; http://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/fr/). Concernant cette céréale, une progression de la production d'environ 1,6% / an jusqu'en 2050 semble nécessaire pour répondre à l'accroissement de la demande mondiale (Singh et al., 2016). Pour autant, le recours aux intrants (fertilisants minéraux et en particulier fertilisants azotés ou produits phytosanitaires), qui ont largement contribué à l'augmentation des rendements observés sur les 50 à 60 dernières années, est actuellement largement remis en cause du fait des impacts négatifs de ces produits sur l'environnement, la biodiversité mais aussi la santé humaine (Han et al., 2015). L'utilisation de microorganismes du microbiote de la plante capables d'actions complémentaires en améliorant la croissance de la plante, notamment via sa nutrition N tout en diminuant l'incidence d'agents pathogènes est une alternative encore peu explorée mais intéressante. En effet, la disponibilité en N peut moduler la sensibilité de la plante à un agent pathogène et ce, en interférant de manière directe, avec l'expression des facteurs de virulence de l'agent pathogène par exemple ou de manière indirecte, en influençant l'expression des défenses de la plante et son microbiote (Berg et Koskella, 2018 ; Fagard et al., 2014). Il a été montré également que l'effet disponibilité en N sur la sensibilité de la plante à un agent pathogène dépend du caractère biotrophe ou nécrotrophe de cet agent (Fagard et al., 2014). Concernant le blé, plusieurs agents pathogènes sont susceptibles de contaminer la culture au cours de son cycle de développement (Figueroa et al., 2018). Il est possible de citer les agents des fusarioses, affiliés aux genres Fusarium et Microdochium (Xu et Nicholson, 2009). Ces champignons peuvent survivre dans le sol, être transmis par les semences et ainsi provoquer un ensemble de maladies, allant, selon l'espèce considérée, de fontes de semis et pourritures du collet sur plantules jusqu'à des symptômes de nécroses et d'échaudage sur les épis (Leplat et al., 2011). Ces agents pathogènes constitueront les modèles de bioagresseurs qui seront pris en compte dans le cadre de ce projet, sachant que F. graminearum constitue déjà un modèle d'étude de la thèse de Yuka Munakata (2018-2021), de Omar Hafidi (2020-2023) et du projet Agrobiote (Projet Région Grandes Entreprises - 2020-2021) dont notre UMR est partenaire et dans lequel je porte l'un des Work Packages. Nous nous focaliserons principalement sur les maladies racinaires provoquées par ces champignons. D'autres agents pathogènes également impliqués dans des symptômes de pourritures racinaires comme, par exemple, ceux affiliés au genre Rhizoctonia pourront également être considérés ultérieurement.

Au-delà des modèles de bioagresseurs, il convient également de se poser la question des ressources microbiennes susceptibles d'être ciblées pour aboutir à la sélection de microorganismes présentant les caractéristiques fonctionnelles attendues. Si mes travaux ont porté majoritairement jusqu'alors sur la composante rhizosphérique du microbiote de la plante et ont abouti notamment à la caractérisation de 2 souches biofertilisantes, d'autres composantes de ce microbiote peuvent être pertinentes à explorer. Il s'agit des communautés microbiennes se développant dans les tissus internes de la plante et constituant la **composante endophyte du microbiote** (Gaiero et al., 2013). Au niveau du compartiment racinaire, le microbiote endophyte présente une structure taxonomique distincte de celle du microbiote rhizosphérique, la plante « filtrant » les microorganismes susceptibles de coloniser racines (Bulgarelli et al., 2012; Bulgarelli et al., 2013; Lundberg et al., 2012). Les microorganismes ayant pénétrés dans les racines peuvent ensuite, et au moins pour certains d'entre eux, coloniser l'ensemble des organes de la plante de manière systémique (Compant et al., 2010). Comme cela a été

démontré pour les microorganismes de la rhizosphère, les endophytes peuvent promouvoir la croissance et la santé de la plante. Il semble d'ailleurs que ces caractéristiques sont plus répandues chez les endophytes comparativement aux microorganismes de la rhizosphère (Compant et al., 2010). De plus, du fait des différentes niches qu'ils occupent, les microorganismes endophytes pourraient également présenter des potentialités métaboliques différentes de celles des microorganismes libres de la rhizosphère, notamment en termes de production de métabolites spécialisés à activité antimicrobienne (Bräder et al., 2014). Nous cherchons d'ailleurs actuellement à explorer, dans le cadre de collaborations avec le L2CM de l'Université de Lorraine et l'UMR transfrontalière BioEcoAgro de l'Université de Lille (Dr. F. Coutte et E. Heuson), les potentialités métaboliques de bactéries endophytes isolées de différentes espèces végétales issues de la pharmacopée soudanaise (Khiralla et al., 2016; 2020) ou de rhizomes de Vétivers (Chrysopogon zizanioides) collectés dans différentes zones géographiques en Afrique et en Europe (Munakata et al., 2021). En particulier, nous avons entrepris d'identifier les molécules impliquées dans les activités antagonistes vis-à-vis de F. graminearum de certaines des souches isolées du Vétiver (tableau 14).

Tableau 14. Caractérisation taxonomique d'isolats bactériens endophytes des rhizomes de Vétiver présentant une activité antagoniste *in vitro* vis-à-vis de *Fusarium graminearum* (d'après Munakata et al., 2021)

Site	Accession	Inhibition rate (%)	Phylum	Genus	Top hit	Identity (%
Madagascar	M1_08	71.3	Proteobacteria	Serratia	Serratia marcescens subsp. marcescens ATCC 13880 strain DSM 30121	100
Portugal F	P2_28	70.6	Actinobacteriota	Microbacterium	Microbacterium hominis strain IFO 15708	100
	P2_02	73.5	Proteobacteria	Pseudomonas	Pseudomonas koreensis strain Ps 9-14	100
	P2_16	72.1			Pseudomonas vancouverensis strain DhA-51	100
	P2 06	78.5			Pseudomonas vancouverensis strain DhA-51	99.61
	P2 25	79.2			Pseudomonas vancouverensis strain DhA-51	100
	P2 15	73.1		Serratia Pseudomonas	Serratia grimesii strain DSM 30063	99.67
	P3 18	70.6			Pseudomonas koreensis strain Ps 9-14	99.44
	P3 08	71.0			Pseudomonas koreensis strain Ps 9-14	100
	P3_19	71.7			Pseudomonas koreensis strain Ps 9-14	99.42
	P3_26	72.1			Pseudomonas koreensis strain Ps 9-14	99.79
	P3 27	73.8			Pseudomonas koreensis strain Ps 9-14	99.51
	P3 24	74.2	Proteobacteria Firmicutes	Serratia Bacillus Pseudomonas Bacillus	Pseudomonas koreensis strain Ps 9-14	99.45
	P3_01	72.1			Serratia grimesii strain DSM 30063	99.69
	P3_07	73.1			Serratia grimesii strain DSM 30063	99.68
	P3 25	73.1			Serratia grimesii strain DSM 30063	99.65
	P3 30	73.5			Serratia grimesii strain DSM 30063	99.7
	P3_17	73.8			Serratia grimesii strain DSM 30063	99.67
	P3 13	74.9			Serratia grimesii strain DSM 30063	99.67
	P3 28	78.1			Serratia grimesii strain DSM 30063	99.67
	P3 29	79.9			Serratia grimesii strain DSM 30063	99.71
	R22 05	81.7			Bacillus subtilis strain IAM 12118	99.83
	R22 06	81.7			Bacillus subtilis strain IAM 12118	100
	R22 17	93.3			Bacillus subtilis strain IAM 12118	97.95
	R22 08	70.0	Proteobacteria		Pseudomonas nitroreducens strain NBRC 12694	100
	R23 17	78.3			Bacillus cereus ATCC 14579	100
	R23 12	70.0	Firmicutes		Bacillus subtilis strain IAM 12118	99.86
	R23 28	73.3			Bacillus subtilis strain IAM 12118	100
	R23 08	75.0			Bacillus subtilis strain IAM 12118	100
Senegal	S1 29	82.8	Proteobacteria	Kosakonia	Kosakonia orysendophytica strain REICA 082	100
	S2 18	76.0		1 - 1 - 1 - 1 - 1	Janthinobacterium agaricidamnosum strain NBRC 102515	100
	S2 11	82.5	Proteobacteria	Janthinobacterium	Janthinobacterium lividum strain DSM 1522	99.71

En conséquence, les endophytes peuvent constituer un réservoir de microorganismes bénéfiques pour la plante et qui, du fait de leur localisation dans les tissus internes de la plante et dans l'optique d'une application au champ, pourraient être moins pénalisés par les variations de conditions environnementales et les phénomènes de compétition dans la rhizosphère qui affectent l'efficacité de ce type de solutions (De Silva et al., 2019 ; Sessitsch et al., 2019). Dans le cadre de mon projet, je me focaliserai donc sur la composante bactérienne de l'endorhizosphère.

4.3 Quelles stratégies pour caractériser les microorganismes bénéfiques au sein du microbiote endophyte de la plante ?

Deux grandes « voies » peuvent être envisagées pour potentialiser les effets bénéfiques du microbiote de la plante. La première voie, indirecte, consiste à piloter / « customiser » le microbiote via les pratiques agricoles alors que la seconde voie plus directe vise à introduire des inoculants microbiens, de manière à renforcer certaines fonctions bénéfiques pour la croissance de la plante. Cette seconde approche nécessite d'identifier des souches ou des cortèges microbiens, portant les fonctions d'intérêt et capables de coloniser la plante ou son environnement proche. Il s'agit d'une étape critique du fait de la complexité des interactions entre les différents taxons microbiens, la plante selon son génotype, le sol... qui rend la caractérisation des « bons » candidats délicate (Heath et Stinchcombe, 2014). Audelà de ces aspects, il s'agit aussi d'une étape critique dans la mesure ou un très faible pourcentage de microorganismes est cultivable (Martiny, 2019).

4.3.1 Une approche d'ingénierie pour sélectionner les microorganismes candidats

Différentes approches peuvent être mises en œuvre pour identifier des microorganismes candidats pertinents (Eljounaidi et al., 2016). Par exemple, et comme cela a été mentionné dans le paragraphe précédent, dans le cadre des travaux de thèse de Yuka Munakata, nous avons exploité pour le sourcing de microorganismes endophytes antagonistes de *F. graminearum*, une espèce végétale aromatique se développant plutôt en milieu tropical, le Vétiver (Munakata et al., 2021). Un autre exemple concerne la collaboration avec le L2CM de l'université de Lorraine, l'université de Khartoum (collaboration avec le Pr. S. Yagi, Khiralla et al., 2016) et plus récemment, l'université Félix Houphouët-Boigny d'Abidjan (collaboration avec le Pr. A. Zézé, thèse Evrad Ahoty, à partir juin 2021). Dans ce projet nous avons/allons exploré/r les ressources microbiennes endophytes de plantes médicinales issues de la pharmacopée traditionnelle du Soudan et de Côte d'Ivoire. En effet, il est suggéré que les plantes des milieux tropicaux ou médicinales pouvaient héberger des microorganismes présentant des potentialités originales (Strobel et Daisy, 2003).

Une seconde approche, explorée dans le cadre de la thèse de Y. Munakata et de celle de Omar Hafidi qui a débuté en octobre 2020, consiste à sélectionner artificiellement le microbiote bénéfique d'intérêt en s'appuyant sur la plante hôte (« Host-Mediated Microbiome Engineering - HMME », Mueller et Sachs, 2015). Cette approche s'appuie sur l'hypothèse selon laquelle, la plante est capable de recruter plus ou moins de microorganismes lui permettant notamment d'améliorer sa nutrition et sa tolérance aux stress (Mendes et al., 2013). La domestication et la sélection variétale sont des processus qui modifient un ensemble de caractéristiques phénotypique, génétique et métabolique chez les plantes. Il est très probable que de telles modifications influencent les interactions avec le microbiote bénéfique (Bulgarelli et al., 2015 ; Johnston-Monje et Raizada, 2011 ; Perez-Jaramillo et al., 2019). Il a par exemple été montré qu'une espèce sauvage de tomate, *Lycopersicon cheesmani*, supportait mieux la croissance de bactéries (*B. cereus*) ayant des activités de biocontrôle vis-à-vis de *Pythium torulosum* que l'espèce cultivée (Perez-Jaramillo et al., 2016 ; Smith et al., 1999). Récemment, Mendes et al. (2018) ont également montré que l'abondance relative de taxons microbiens connus pour leurs effets bénéfiques sur la croissance et la tolérance à *Fusarium oxysporum* chez le haricot variait selon le profil de résistance à ce champignon pathogène des variétés utilisées.

Dans le cadre de ce projet, je souhaite mettre en œuvre l'approche HMME. J'envisage d'utiliser différents génotypes de blé, à savoir des variétés anciennes, des variétés différents dans leur profil de résistance à la fusariose voire des espèces sauvages ou proches du blé qui pourraient différer

dans leur capacité à recruter des microorganismes bénéfiques (Mueller et Sachs, 2015 ; Tkacz et al., 2020).

D'un point de vue méthodologique et dans la mesure où le sol constitue « l'inoculum primaire » à partir duquel la plante recrute le microbiote endophyte (Bulgarelli et al., 2013), j'utiliserai différents types de sol. Pour augmenter la probabilité de recruter les microorganismes d'intérêt, j'appliquerai une pression de sélection à chacun des cycles du processus. Cette approche, et en s'appuyant sur le paradigme des sols suppressifs, pourrait permettre la sélection par la plante d'un microbiote la protégeant vis à vis d'agents pathogènes telluriques auxquels elle est normalement sensible (Mendes et al., 2011). Si ces effets ont surtout été décrits dans le cas des communautés microbiennes rhizosphériques qui peuvent être perçues comme la « première ligne » de défense de la plante (Berendsen et al., 2018), les travaux récents de Carrion et al. (2019) suggèrent que les communautés endophytes des racines pourraient également intervenir dans la suppressivité et ainsi jouer le rôle d'une seconde ligne de défense vis-à-vis d'un bioagresseur. En conditions contrôlées, les plantes seront donc inoculées à chaque cycle avec les agents pathogènes cibles. A chacun des cycles, les sols des plantes présentant les phénotypes les plus intéressants en termes de croissance et de symptômes de maladie seront collectés et serviront de substrats pour la mise en culture de nouvelles plantes. Le nombre de cycles de culture sera défini en fonction de l'évolution des symptômes de maladie entre chaque cycle.

4.3.2 Comparer la diversité taxonomique pour identifier les microorganismes candidats... puis les isoler

La caractérisation des microorganismes qui participent à l'amélioration de la tolérance de la plante aux bioagresseurs est une étape délicate. Du fait de la diversité des microorganismes présents dans les racines et de la complexité de ces interactions et même si des tests *in vitro* peuvent être utilisés pour caractériser fonctionnellement ces microorganismes, il peut être difficile d'identifier les « meilleurs » candidats capables d'interagir positivement et d'être réellement efficients *in planta* (Finkel et al., 2017). Aussi, il a été proposé de pouvoir coupler les analyses de diversité basées sur le séquençage haut débit de l'ADNr 16S à des analyses d'inférence, et ce de manière à comprendre les réseaux d'interactions entre les microorganismes pour les mettre en relation avec un phénotype donné d'une plante (Vannier et al., 2019). Par ces approches, il semble ainsi possible de cibler les consortia microbiens les plus pertinents pour obtenir le phénotype attendu, comme cela a pu être observé dans les travaux de Carrion et al. (2019).

Ce sont ces approches que je souhaiterais en œuvre dans le cadre de mon projet. N'ayant pas forcément les compétences requises à ce jour, j'envisage notamment de m'appuyer sur un soutien du Dr. J. Villerd, biomathématicien au sein de notre unité concernant les analyses d'inférence et sur une collaboration avec le Dr. F. Borges (Laboratoire d'Ingénierie des Biomolécules de l'université de Lorraine), spécialisé dans l'analyse de réseaux microbiens de matrices alimentaires. Ces travaux me permettront d'identifier les taxons microbiens significativement associés aux phénotypes tolérants aux bioagresseurs cibles et pourront ainsi guider l'isolement de souches représentatives de ces taxons. Il s'agit en effet de pouvoir disposer de représentants des microorganismes d'intérêt pour confirmer leur implication dans la tolérance de la plante aux agents pathogènes mais aussi pour analyser plus finement ces interactions multipartites.

Un frein à cette approche concerne le fait que seul un très faible pourcentage des microorganismes identifiés par des approches moléculaires sont cultivables (Torsvik et Ovreas, 2002). En effet, et même si les travaux de Martiny (2019) tendent à le remettre en cause, il est communément admis qu'un très

faible pourcentage des microorganismes identifiés par des approches moléculaires sont cultivables (Torsvik et Ovreas, 2002). Nos travaux récents concernant la caractérisation taxonomique et fonctionnelle du microbiote endophyte du Vétiver vont plutôt dans ce sens. Nous avons en effet constaté, comme dans d'autres travaux, un découplage entre les données de taxonomie obtenues par métabarcoding et celles obtenues par une approche pasteurienne (Munakata et al., 2021).

Dans le cadre de ce projet, nous tenterons donc d'améliorer les procédures d'isolement des bactéries endophytes des racines en utilisant différents milieux de culture et en adaptant les temps d'incubation (Alain et Querellou, 2009). En fonction des taxons caractérisés par métabarcoding, nous pourrons utiliser des milieux de culture (semi) sélectifs s'ils existent (Berendsen et al., 2018). Nous pourrons également utiliser des milieux dont la composition pourra être ajustée selon les connaissances décrites dans la littérature scientifique concernant la physiologie des taxons microbiens. Dans ce cas, des bases minérales telles que la base M9 modifiée utilisée dans nos précédents travaux pour isoler les microorganismes du sol possédant une activité ARS pourront être envisagées. Ces bases seront supplémentées avec des sources de C et N plus ou moins complexes voire avec des extraits de plantes qui semblent plus adaptés pour l'isolement de microorganismes endophytes (Alain et Querellou, 2009; Eevers et al., 2015). Enfin, seront étalées sur ces milieux des dilutions des suspensions mère et ce, de manière à permettre aux microorganismes à croissance lente (K-strategists) de se développer. Les banques d'isolats seront constituées, chacun des individus sera caractérisé taxonomiquement en utilisant l'ADNr 16S comme marqueur et les données seront comparées aux données de métabarcoding.

4.3.3 Caractériser fonctionnellement les microorganismes isolés pour les associer en consortia

Différents travaux ont mis en évidence que les consortia microbiens composés de plusieurs souches antagonistes d'un même agent pathogène confèrent une meilleure protection à la plante, y compris dans les conditions de plein champs (Compant et al., 2010; Santhanam et al., 2015). Les isolats microbiens affiliés aux taxons associés aux phénotypes tolérants aux agents pathogènes cibles seront donc caractérisés fonctionnellement et ce, de manière à constituer différents assemblages.

Caractériser les souches candidates - La première phase de screening des isolats microbiens consistera en des bio-tests in planta dans lesquels des semences de blé d'une variété sensible seront inoculées en conditions contrôlées avec un isolat endophyte et l'agent pathogène. Les jeunes plants de blé seront ensuite récoltés de manière à quantifier les symptômes de maladie au niveau racinaire. Des semences de blé seront également inoculées avec l'isolat endophyte seul, de manière à évaluer les potentiels effets biostimulants de la croissance de la plante. Pour cela, nous estimerons un ensemble de variables de croissance de la plante (taux/vitesse de germination, hauteur, biomasse des parties aériennes et racinaires, teneurs en C et N total...) ainsi que des variables d'architecture racinaire. Cette première phase permettra de sélectionner, sans a priori en termes de mode d'action, les isolats microbiens en fonction de leurs effets sur la croissance et la tolérance aux agents pathogènes cibles du blé.

En complément, des tests fonctionnels *in vitro* seront réalisés de manière à progresser dans la compréhension du/des mode(s) d'action des isolats bactériens. En particulier, des tests *in vitro* de co-culture de l'agent pathogène avec chacun des isolats bactériens pré sélectionnés seront mis en place de manière à évaluer les activités antagonistes de ces isolats (Pliego et al., 2011). Ces tests de co-culture seront privilégiés dans la mesure où ils semblent plus adaptés à la production par les agents microbiens de métabolites à activité antimicrobienne, une aptitude qui peut être corrélée dans certains cas à l'activité de biocontrôle *in vivo* (Pliego et al., 2011; Vinale et al., 2017). Ce travail sera

réalisé avec mes collègues de l'équipe M2, le Pr. A. Hehn et le Dr. R. Larbat mais pourra aussi s'appuyer sur des collaborations établies avec le Dr. E. Rondags (UMR UL-CNRS, Laboratoire Réactions et Génie des Procédés) qui s'intéresse à la caractérisation d'agents de biocontrôle des *Fusarium* sp. impliqués dans le phénomène de gushing au cours du maltage et avec le Dr. F. Coutte (UMR transfrontalière BioEcoAgro – Institut Charles Violette – Université de Lille) qui travaille sur la caractérisation de métabolites microbiens. Des tests en conditions de culture *in vitro* seront également mis en place afin d'évaluer le potentiel des isolats microbiens à promouvoir la croissance de la plante. Pour cela, des traits microbiens tel que la production d'AIA (Marques et al., 2010), de sidérophores (Saleh et al., 2019), d'activités ACC désaminase (Marques et al., 2010) ... seront mesurés.

Ingénierie de consortia synthétiques - Ces tests fonctionnels permettront d'orienter les choix des combinaisons d'isolats à réaliser pour constituer les consortia microbiens. Plusieurs possibilités pourront alors être envisagées. Ainsi, il sera possible de jouer sur la redondance fonctionnelle, en associant des isolats présentant les mêmes caractéristiques fonctionnelles afin de le renforcer et/ou de jouer sur la complémentarité fonctionnelle, en associant des isolats présentant des caractéristiques différentes, afin de créer une synergie (Garrido-Oter et al., 2018; Vannier et al., 2019). Il sera également intéressant pour établir ces assemblages d'analyser en conditions in vitro les interactions entre les isolats sélectionnés et ce, afin d'évaluer si la croissance de ces isolats est possible voire stimulée par la présence des autres membres du consortium ou au contraire inhibée (Berendsen et al., 2018). Ces interactions bactérie-bactérie, en influençant les assemblages microbiens et en interférant avec la colonisation de la plante par les différentes souches, peuvent en effet altérer les performances des consortia en comparaison des isolats seuls (Herrera-Paredes et al., 2018; Thomloudi et al., 2019).

Les consortia microbiens synthétiques ainsi constituées seront alors évalués pour leur capacité à protéger la plante vis-à-vis des bioagresseurs cibles et à améliorer la croissance de la plante. Les cultures de blé seront conduites en conditions contrôlées, en considérant plusieurs stades de développement de la culture. L'inoculation des plantes avec les isolats seuls ou associés en consortia et des agents pathogènes sera réalisée au moment du semis. A différents stades de développement, les symptômes de maladie seront quantifiés et plusieurs variables en lien avec la croissance seront mesurées (biomasse aérienne et racinaire, hauteur, teneurs C, N, P...).

4.3.4 Evaluer les consortia

Les consortia les plus efficaces pourront ultérieurement être évaluer dans des essais au champs, dans la mesure où le contexte pédoclimatique et les pratiques agricoles sont des facteurs pouvant largement moduler l'efficacité de ces solutions. Pour ces essais, il sera possible de s'appuyer sur le réseau d'essais de certains des mécènes de la chaire Bio4Solutions mais aussi sur le domaine expérimental de l'ENSAIA porté par A. Laflotte, ingénieur agronome responsable R&D du domaine. Sur ce domaine et en interaction avec les collègues agronomes de l'ENSAIA, il pourra être envisagé de mettre en place des prototypes de « systèmes de culture » dans lesquels des combinaisons de pratiques seront évaluées en complément de l'intégration des consortia microbiens concernant la maitrise des bioagresseurs cibles. Une attention particulière pourra notamment être porté à la diversification des couverts végétaux à l'échelle de la rotation (diversité interspécifique) mais aussi à l'échelle du peuplement à l'année n sur une parcelle (diversité intraspécifique), dans la mesure ou il s'agit de déterminants importants du développement des maladies (Jeuffroy et al., 2010). Les consortia microbiens seront appliqués au semis du blé et des suivis de symptômes de maladie et de composantes du rendement seront réalisés sur le cycle de culture de la céréale.

Pour l'ensemble de ces approches, il conviendra de disposer des outils moléculaires permettant de suivre les isolats microbiens inoculés, de manière à estimer le taux de colonisation des plantes inoculées mais aussi les organes dans lesquels ces microorganismes sont détectés.

4.4 Comprendre les interactions plante - microbiote bénéfique

Le pilotage du microbiote bénéfique des plantes tel que proposé dans ce projet par l'utilisation de consortia microbiens, s'il est prometteur doit cependant encore être optimisé pour garantir une efficacité suffisante en termes de protection et d'amélioration de la croissance de l'hôte. Pour cela, il est nécessaire de progresser dans la compréhension des interactions du microbiote avec la plante hôte et notamment de progresser dans la compréhension des facteurs qui influencent le recrutement de microorganismes bénéfiques par la plante, le succès de colonisation d'une plante par un inoculant étant un déterminant de l'efficacité. Il s'agit aussi de mieux comprendre l'impact des inoculants sur la physiologie de l'hôte.

4.4.1 Quels traits racinaires pour faciliter le recrutement d'un microbiote bénéfique ?

Comme nous l'avons préalablement décrit, l'aptitude d'une plante à recruter un microbiote bénéfique est une caractéristique qui peut dépendre du génotype considéré (Wallenstein, 2017). Il faut noter que cet effet du génotype peut varier en fonction du stade de développement de la plante (Wissuwa et al., 2009). L'utilisation de génotypes de plante qui auraient une grande capacité à sélectionner des microorganismes bénéfiques pourrait être une stratégie intéressante pour améliorer la colonisation et la persistance d'un microbiote bénéfique dont d'inoculants chez l'hôte (Wissuwa et al., 2009). Cependant, il a été mis en évidence que l'Homme, en domestiquant puis en sélectionnant les espèces cultivées, a conduit à une diminution de la richesse allélique dans les variétés récentes et à une profonde modification de leur phénotype (Meyer et al., 2012). Ces modifications influencent les interactions avec le microbiote et notamment le recrutement de microorganismes bénéfiques par la plante (Perez-Jaramillo et al., 2016). Il a par exemple été montré que les cultivars anciens sont généralement plus aptes à contracter des interactions efficientes avec les champignons endomycorhiziens que des cultivars récents (Sangabriel-Conde et al., 2015 ; Xing et al., 2012). De la même façon, il a été décrit que l'abondance relative de certains taxa microbiens du microbiote rhizosphérique varient entre des espèces sauvages et les espèces domestiquées apparentées ou entre des variétés récentes (Bulgarelli et al., 2013 ; Cardinale et al., 2015 ; Mendès et al., 2018). Cependant, les mécanismes sous-jacents à ces effets ne sont pas encore bien compris. Récemment, Roucou et al. (2018) ont ainsi montré que la domestication du blé a entrainé une augmentation de la teneur en nutriments dans les tissus aériens, une diminution de l'allocation de biomasse aux racines au profit des parties aériennes et une modification de l'architecture et de la morphologie des racines. Ces modifications des traits de la plante au cours de la domestication et de la sélection pourraient influencer le recrutement de microorganismes par la plante et notamment de microorganismes présents dans des inoculants. L'identification de tels traits pourraient permettre d'intégrer ces caractères dans de futurs programmes de sélection, de manière à développer des variétés « optimisées » pour leur capacité à établir des interactions avec des microorganismes bénéfiques (Triverdi et al., 2017; Spor et al., 2020; Tkacz et al., 2020). Cela permettrait aussi d'utiliser au sein des variétés existantes celles qui présentent les traits favorables à une interaction avec un inoculant microbien.

En utilisant des ressources génétiques retraçant l'histoire de la domestication et de la sélection du blé, nous analyserons un ensemble de traits qui peuvent influencer les interactions avec le microbiote, avec une attention particulière portés aux traits racinaires (Bardgett et al., 2014;

Philippot et al., 2013). Un ensemble de traits en lien avec l'acquisition des ressources seront mesurés ou calculés au niveau des racines (% racines fines, SRL, diamètre moyen des racines, RDMC...) et des parties aériennes (SLA, LDMC...) (Fort et al., 2012 ; Moreau et al., 2015).

Des traits « biochimiques » pourront également être analysés. Ainsi, au niveau racinaire, les teneurs en C/N total, en C/N extractible, sucres, acides aminés pourront être mesurées. Les teneurs en différents polymères des parois des cellules végétales (cellulose, lignine, subérine, pectines...) seront également analysées. En effet, des travaux ont mis en évidence i) que la production par les bactéries d'enzymes lytiques dégradant les polysaccharides pariétaux sont des traits bactériens qui interviennent dans la colonisation du rhizoplan (Ofek-Lalzar et al., 2014) et ii) que les perturbations de la biosynthèse des lignines influencent la composition du microbiote endophyte (Beckers et al., 2016). La teneur des tissus racinaires en composés structuraux pourrait donc influencer la colonisation par des microorganismes (Pascale et al., 2020). Enfin des mesures de teneurs en certains composés issus du métabolisme spécialisé (coumarines, benzoxaninones...) pourront également être réalisées dans la mesure ou des travaux récents ont montré que ces composés pouvaient également influencer la composition du microbiote rhizosphérique (Voges et al., 2019). Les analyses de traits biochimiques seront réalisées en collaboration avec mes collègues de l'équipe M2, le Pr. A. Hehn et le Dr. R. Larbat. Afin d'identifier parmi ces traits, ceux qui pourraient influencer la colonisation des racines par les microorganismes endophytes, ces communautés microbiennes seront taxonomiquement par séquençage haut débit de l'ADNr 16S. Les données générées seront ensuite mises en relation avec les traits de plante, de manière à identifier les relations entre la structure des communautés endophytes et ces traits (Kembel et al., 2014 ; Spor et al., 2020). De manière à évaluer si la domestication du blé influence, au-delà de la structure taxonomique des communautés, des fonctions microbiennes qui participent aux effets bénéfiques de certains microorganismes, des gènes de fonction tels que par exemple les gènes NRPS et PKS codant pour la synthèse de métabolites à activité antimicrobienne (Miller et al., 2012) seront quantifiés par PCR quantitative et mis en relation avec les traits de plante et la structure des communautés.

Enfin, nous évaluerons l'influence de la domestication du blé sur les capacités de cette espèce, selon le génotype considéré, à « supporter » des inoculants microbiens. Pour cela, certains des consortia microbiens préalablement obtenus seront sélectionnés et inoculés sur les différentes accessions de blé. La colonisation des racines par les différents isolats des consortia sera suivie et mise en relation avec les traits.

4.4.2 Quels effets des consortia microbiens sur l'holobionte?

Comme cela a été mentionné préalablement, l'utilisation de consortia microbiens est considérée comme une solution prometteuse notamment parce que ces solutions permettraient de résoudre certaines des difficultés rencontrées avec les inoculants microbiens actuels (Kong et al., 2018). Pour garantir l'efficacité mais aussi mieux maitriser les risques qui peuvent être associés à ce type de solutions, il est nécessaire de mieux comprendre les interactions multi-trophiques complexes qui s'établissent entre ces consortia, la plante hôte et son microbiote indigène, dans des situations contrastées en termes de stress (Kong et al., 2018). En effet, la recherche de solutions microbiennes efficaces ne doit pas exclure d'anticiper de potentiels effets indésirables tels que ceux observés chez une variété de fétuque, tolérante au stress hydrique du fait de la présence d'un endophyte fongique producteur d'alcaloïdes toxiques pour le bétail (Young et al., 2014).

Des études ont montré que des souches bactériennes rhizosphériques ou endophytes influencent significativement le métabolisme de la plante hôte (Etalo et al., 2018). Il a par exemple été mis en évidence qu'une souche endophyte affiliée au genre *Paenibacillus* et qui a des effets de promotion de

croissance, induit des changements importants dans le métabolisme primaire du peuplier en conditions *in vitro*, en réduisant la synthèse d'acides organiques et en augmentant le turnover des acides aminés (Scherling et al., 2009). Walker et al. (2011, 2012) ont quant à eux mis en évidence que des souches bénéfiques de *Pseudomonas*, *Azospirillum* et *Glomus* modulent le métabolisme spécialisé des racines de maïs, notamment celui des benzoxazinoides et ce, de manière spécifique selon la souche considérée. L'altération du métabolome des plantes par des microorganismes racinaires peut résulter d'une modulation de l'expression de gènes de certaines voies métaboliques de la plante (Li et al., 2012) et/ou directement de la production des métabolites par les microorganismes (*de novo* ou à partir de précurseurs synthétisés par la plante) (Del Guidice et al., 2008). **Cette « reprogrammation » du métabolisme de l'hôte par des microorganismes bénéfiques pourrait alors contribuer aux effets de promotion de croissance et/ou de tolérance aux bioagresseurs (Badri et al., 2013 ; Etalo et al., 2018 ; van de Mortel et al., 2012 ; Zhou et al., 2018).**

Par ailleurs, l'inoculation de microorganismes bénéfiques peut influencer la structure du microbiote endogène de la plante (Agnolucci et al., 2019; Berendsen et al., 2012; Gadhave et al., 2018; Liu et al., 2020). De manière intéressante, Erlacher et al. (2014) ont mis en évidence qu'un microorganisme bénéfique de biocontrôle pouvait compenser les effets de l'agent pathogène cible sur la structure du microbiote endogène. Les modifications du microbiote indigène induite par un inoculant microbien pourraient donc directement contribuer aux effets bénéfiques de cet inoculant. Cependant jusqu'alors, peu (si ce n'est aucun) des travaux analysant les effets de souches microbiennes bénéfiques sur le méta-organisme que constitue la plante et son microbiote n'ont analysé, de manière intégrée, l'interaction complexe entre microorganismes bénéfiques inoculés – microbiote endogène et métabolisme de la plante. Par ailleurs, les travaux portant sur l'effet de l'inoculation de microorganismes bénéfiques sur le métabolisme de la plante hôte ou son microbiote n'ont principalement considéré que des souches seules et non des consortia.

Dans le cadre de ce projet nous tenterons donc d'analyser l'effet des consortia microbiens préalablement constitués, sur le métabolisme du blé et son microbiote associé et ce, de manière à progresser dans la compréhension des déterminants des effets des consortia sur la croissance et la tolérance aux agents pathogènes cibles de la céréale. Ces travaux seront réalisés en considérant des situations avec ou sans agent pathogène, dans la mesure où les effets des consortia microbiens pourraient être amplifiés en présence d'un stress. Par ailleurs, nous évaluerons si l'effet des consortia microbiens sur le métabolisme de l'hôte et les communautés indigènes peut dépendre des caractéristiques fonctionnelles (aptitude à produire des phytohormones, des métabolites à activité antimicrobienne...) des souches constituant les consortia. Ces travaux pourront être réalisés en considérant différents génotypes de blé en lien avec la « réceptivité » de ces génotypes à la colonisation par des consortia microbiens et de manière dynamique à différents stades de développement de la plante.

Les communautés microbiennes endophytes seront caractérisées taxonomiquement par séquençage haut débit de l'ADNr 16S. Des analyses d'inférence permettront d'identifier les réseaux d'interaction entre les taxons présents au sein du microbiote endophyte et de comprendre l'influence des consortia microbiens sur ces réseaux. En parallèle et en collaboration avec mes collègues de l'équipe M2, des approches de transcriptomique et de métabolomique seront mises en œuvre et les données seront intégrées, afin de caractériser l'influence des consortia microbiens sur la reprogrammation du métabolisme de l'hôte. Afin de de comprendre si ces effets peuvent être « médiés » par le microbiote endophyte, 2 approches pourront être envisagées. Dans une première approche, des plantes issues de cultures *in vitro* pourront être utilisées en témoin et les résultats des analyses de transcriptomique et de métabolomique seront comparés à ceux obtenus dans les plantes « sauvages » (Dupont et al.,

2015). Dans une seconde approche, nous pourrons utiliser des modèles de médiation, de manière à identifier les taxons qui sont susceptibles de moduler la production de certains métabolites (Tang et al., 2019).

L'ensemble de ces analyses pourront être conduites en considérant le compartiment racinaire et aérien de la plante, et ce, de manière à évaluer si les effets des consortia microbiens sont systémiques ou non. Cela pourrait alors conditionner les interactions de la plante avec d'autres organismes et notamment, des agents pathogènes foliaires tel que l'agent de la septoriose *Zymoseptoria tritici*, la maladie la plus préjudiciable sur blé (Couleaud, 2014). Ceci pourrait aussi moduler les interactions avec des insectes, qu'ils soient des ravageurs ou des auxiliaires. Ces effets pourront être explorés dans le cadre de collaborations en interne au laboratoire (cas de insectes, Dr. Alan Kergunteuil) mais aussi avec des collègues d'autres laboratoires (F. Suffert, UMR Bioger, Ali Siah, Institut Charles Violette...).

4.5 Moyens pour développer le projet

Pour développer ce projet pluridisciplinaire, je m'appuierai sur mes collaborations actuelles qui devront être renforcées et étendues à des équipes de recherche dont les activités sont complémentaires à celles proposées dans le cadre de ce projet. Ce projet bénéficiera également du soutien partenarial de la chaire Bio4Solutions. Cette chaire de mécénat, en agrégeant la recherche publique à des acteurs de la distribution agricole et des industriels de la protection des plantes est en effet un creuset favorable au développement de bio-solutions performantes, capables de répondre aux attentes des utilisateurs finaux que sont les agriculteurs et à une transition vers des systèmes de culture basés sur l'intensification de processus écologiques plutôt que sur les intrants chimiques.

La réalisation de ce projet nécessitera également des financements. Dans ce contexte, différentes actions sont en cours ou envisagées. Nous bénéficions actuellement d'un projet Agrobiote financé par la Région Grand Est, d'un projet de maturation financé par la SATT SAYENS et également de 2 bourses de thèses environnées dans le cadre des projets IMPACT de l-Site Lorraine Université d'Excellence et de la chaire Bio4Solutions. Nous envisagerons également de réaliser avec les partenaires de la chaire une demande à l'ANR pour une chaire industrielle.

5. Conclusion générale

La compréhension des processus gouvernant les interactions plante-communautés microbiennes du sol et en particulier des interactions bénéfiques pour la croissance et/ou la santé de la plante a toujours été au centre de mes activités de recherche. D'abord orientées sur la physiologie des interactions en considérant des modèles d'étude, mes recherches ont intégré progressivement des concepts issus de l'écologie microbienne et de l'écologie fonctionnelle et ce sont positionnées, en partie, à l'échelle des communautés. Au-delà de ces aspects de compréhension, j'ai également toujours essayé d'inscrire mes travaux dans un cadre plus finalisé. Pour cela, j'ai mobilisé une partie des connaissances acquises et de mes compétences pour contribuer au développement de nouvelles solutions de bio-fertilisation ou de biocontrôle, qui sont parmi les leviers envisagés pour répondre aux attentes sociétales en matière de réduction du recours aux intrants chimiques en agriculture. Cette partie plus appliquée de mes travaux est importante pour moi car elle me permet de me « sentir (très modestement) utile » dans mon activité professionnelle quotidienne. De manière plus pragmatique, elle me permet aussi de m'ouvrir en termes de collaborations à des partenaires qui ne sont pas uniquement des académiques mais également des acteurs du monde socio-économique. Ces interactions avec des acteurs privés ont débuté en apportant mon expertise sur des actions de recherche ponctuelles et se sont récemment renforcées avec la création de la chaire Bio4solutions. Cette chaire, telle qu'elle est construite, me semble un levier particulièrement intéressant à actionner tant d'un point de vue de la formation continue / initiale à l'ENSAIA que de la recherche. Pour cela, je souhaite donc dans les années à venir, m'investir de manière encore plus prégnante dans l'animation et le développement du réseau de partenaires de la chaire. L'obtention de mon HDR, en me permettant d'être plus « visible » et « audible » dans la communauté universitaire, pourra sans doute m'aider à atteindre ces objectifs.



BIBLIOGRAPHIE CITEE

ACTA 2020. Index ACTA Biocontrôle 4^{ième} édition. ACTA Editions 457p.

Alain K., Querellou J. 2009. Cultivating the uncultured: limits, advances and future challenges. Extremophiles 13, 583-594.

Agnolucci M., Palla M., Cristani C., Cavallo N., Giovannetti M., De Angelis M., Gobetti M., Minervini F. 2019. Beneficial plant microorganisms affect the endophytic bacterial communities of durum wheat roots as detected by different molecular approaches. Frontiers in Microbiology 10, 2500.

Azcon-Aguilar C., Barea JM. 1996. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-born plant pathogens – an overview of the mechanisms involved. Mycorrhiza 6, 457-464.

В

Badri DV., Zolla G., Bakker MG., Manter DK., Vivanco JM. 2013. Potential impact of soil microbiomes on the leaf metabolome and on herbivore feeding behavior. New Phytologiste 198, 264-273.

Bardgett RD., Gibson DJ. 2017. Plant ecological solutions to global food security. Journal of Ecology 105, 859-864.Beckers

Bardgett RD., Mommer L., De Vries FT. 2014. Goind underground: root traits as drivers pf ecosystem processes. Trends in Ecology and Evolution 29, 692-699.

Barrios E. 2007. Soil biota, ecosystem services and land productivity. Ecological Economics 64, 269-285.

Bartoli C., Aubertot J-N., Litrico-Chiarelli I., Mougel C. 2020. Protection agroécologique pour le maintien de la santé des plantes. Dans « Biocontrôle – Eléments pour une protection agroécologique des cultures », Fauvergue X., Rusch A., Barret M., Bardin M., Jacquin-Joly E., Malausa T., Lannou C. Editions QUAE, pp. 143-150.

Beckers B., De Beek MO., Weyens N., Van Acker R., Van Montagu M., Boerjan W., Vangronsveld J. 2016. Lignin engineering in field-grown poplar trees affects the endosphere bacterial microbiome. Proceedings of the National Academy of Science 113, 2312-2317.

Bell T., Newman JA., Silverman BW., Turner SL., Liley, AK. 2005. The contribution of species richness and composition to bacterial services. Nature. 436, 1157–1160.

Besset-Manzoni Y., Rieusset L., Joly P., Comte G., Prigent-Combaret C. 2018. Exploiting rhizosphere microbial cooperation for developing sustainable agriculture strategies. Environmental Science and Pollution Research 25, 29953–29970.

Berg G., Zachow C., Müller H., Philipps J., Tilcher R. 2013. Next-generation bio-products sowing the seeds of sucess for sustainable agriculture. Agronomy 3, 648-656.

Berendsen RL., Pieterse CMJ., Bakker PAHM. 2012. The rhizosphere microbiome and plant health. Trends in Plant Science 17, 478-486.

Berendsen RL., Vismans G., Yu K., Song Y., de Jonge R., Burgman WP., Burmolle M., Herschend J., Bakker PAHM., Pieterse CMJ. 2018. Disease-induced assemblage of a plant-bénéficial bacterial consortium. The ISME Journal 12, 1496-1507.

Berg M., Koskella B. 2018. Nutrient- and dose-dependent microbiome-mediated protection against a plant pathogen. Current Microbiology 28, 2487-2492.

Binbridan PS, Dimkpa C, Nagarajan L, Roy A, Rabbinge R. 2015. Revisiting fertilisers and fertilization strategies for improved nutrient uptake by plants. Biology and Fertility of Soils 51, 897-911.

Blair GJ., Till AR., Shedley CD. 1994. Transformations of sulfur in soil and subsequent uptake by subterranean clover. Australian Journal of Soil Research 32, 1207-1214.

Bloem E., Haneklaus S., Schnug E. 2005. Significance of sulfur compounds in the protection of plants against pests and diseases. Journal of Plant Nutrition 28, 763-784.

Bommarco R, Kleijn D, Potts SG. 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. Trends in Ecology and Evolution 28, 230-238.

Bonfante P., Perroto S. 1995. Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants. New Phytologist 130, 3-21.

Bräder G., Compant S., Mitter B., Trognitz F., Sessitsch A. 2014. Metabolic potential of endophytic bacteria. Current Opinion in Biotechnology 27, 30-37.

Brugman S., Ikeda-Ohtsubo W., Braber S., Folkerts G., Pieterse CMJ., Bakker PAHM. 2018. A comparative review on microbiota manipulation: lessons from fish, plants, livestock and human research. Frontiers in Nutrition 5, 80.

Bulgarelli D., Garrido Oter R., Muench P., Weiman A., Droege J., Pan Y., McHardy A. and Schulze-Lefert P. (2015) Structure and functions of the bacterial root microbiota in wild and domesticated barley. Cell Host and Microbe 17, 392-403.

Bulgarelli D., Schlaeppi K., Spaepen S., Ver Loren van Themaat E., Schulze-Lefert P. 2013. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. Annual Review of Plant Biology 64, 807–38.

C

Cameron EK., Martins IS., Lavelle P., Mathieu J., Tedersoo L., Gottschall F., Guerra CA., Hines J., Patoine G., Siebert J., Winter M., Cesarz S., Delgado-Baquerizo M., Ferlian O., Fierer N., Kreft H., Lovejoy TE., Montanarella L., Orgiazzi A., Pereira HM., Phillipps HRP., Settele J., Wall DH., Eisenhauer N. 2018. Global gaps in soil biodiversity data. Nature Ecology and Evolution 2, 1042-1043.

Cardinale M., Grube M., Erlacher A., Quehenberger J., Berg G. 2015. Bacterial networks and co-occurrence relationships in the lettuce root microbiota. Environmental Microbiology 17, 239-252.

Carson R. 1962. Silent spring. The Riverside Press, Cambridge, Massachussetts, USA, 368p.

Carvalhais LC., Dennis PG., Badri DV., Kidd BN., Vivanco JM., Schenk PM. 2015. Linking jasonic acid signaling, root exudates and rhizosphere microbiome. Molecular Plant Microbe Interactions 28, 1049-1058.

Chojnacka K. 2015. Innovative bio-products for agriculture. Open Chemistry 13, 932-937.

Compant S., Clément C., Sessitsch A. 2010. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo and endosphere of plants: their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. Soil Biology and Biochemistry 42, 669-678.

Compant S., Samad A., Faist H., Sessisch A. 2019. A review of the plant microbiome: Ecology, functions, and emerging trends in microbial application. Journal of Advanced Research 19, 29-37.

Cordier C., Pozo MJ., Barea JM., Gianinazzi S., Gianinazzi-Pearson V. 1998. Cell defense responses associated with localized and systemic resistance to *Phytophthora parasitica* induced in tomato by arbuscular mycorrhizal fungus. Molecular Plant Microbe Interactions 11, 1017-1028.

Cordovez V., Dini-Andreote F., Carrion VJ., Raaijmakers JM. 2019. Ecology and Evolution of Plant Microbiomes. Annual Review of Microbiology 73, 69-88.

Coughenour MB., Parton WJ., Lauenroth WK., Dodd JL., Woodmansee RG. 1980. Simulation of a grassland sulfur-cycle. Ecological Modelling 9, 179-213.

Couleaud G. 2014. Apport de la modélisation dans la protection contre la septoriose – Cas de Septo-Lis blé tendre. ARVALIS, les Rencontres du BSV, Rennes, 34p.

D

Dedourge O., Vong P., Benizri E., Lasserre-Joulin F., Guckert A. 2003. Immobilization of Sulphur-35, microbial biomass and arylsulphatase activity in soils from field-grown rape, barley and fallow. Biology and Fertility of Soils 38, 181-185.

Dedourge O., Vong P-C., Lasserre-Joulin F., Benizri E., Guckert A. 2004. Effects of glucose and rhizodeposits (with or without cysteine-S) on immobilized-³⁵S and arylsulphatase activity in a calcareous and an acid brown soil. European Journal of Soil Science 55, 649-656.

Delgado-Baquerizo M., Maestre FT., Reich PB., Jeffries TC, Gaitan JJ., Encinar D., Berdugo M., Campbell CD., Singh BK. 2015. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. Nature communications 7, 10541.

Deng SP., Tabatabai MA. 1997. Effect of tillage and residue management on enzyme activities in soils. 3. Phosphatases and aeylsulfatase. Biology and Fertility of Soils 24, 141-146.

Dennis PG., Miller AJ., Hirsch PR. 2010. Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities? FEMS Microbial Ecology 72, 313-327.

De Silva NI., Brooks S., Lumyong S., Hyde KD. 2019. Use of endophytes as biocontrol agents. Fungal Biology Reviews 33, 133-148.

Dijkstra FA., Carrillo Y., Pendall E., Morgan JA. 2013. Rhizosphere priming: a nutrient perspective. Frontiers in Microbiology 4, 1-8.

Dilkes NB., Jones LD., Farrar JF. 2004. Temporal dynamic of carbon partitioning and rhizodeposition in wheat. Plant Physiology 134, 706-715.

Duru M, Therond O, Martin G, Martin-Clouaire R, Magne M-A, Justes E, Journet E-P, Aubertot J-N, Savary S, Bergez J-E, Sarthou JP. 2015. How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. Agronomy for Sustainable Development 35, 1259-1281.

Ε

East R. 2013. Soil science comes to life. Nature 501, S18-S19.

Eissenstat DM., Wells CE., Yanai RD., Whitbeck JL. 2000. Building roots in changing environment: implication for root longevity. New Phytologist 147, 33-42.

El Ghatchouli N., Martin-Tanguy J., Paynot M., Gianinazzi S. 1996. First report of the inhibition of arbuscular mycorrhizal infection in *Pisum sativum* by specific and irreversible inhibition of polyamine biosynthesis or by gibberellic acid treatment. FEBS Letters 385, 189-192.

Eljounaidi K., Lee SK., Bae H. 2016. Bacterial endophytes as potential biocontrol agents of vascular wilt diseases – Review and future prospects. Biological Control 103, 62-68.

El Mujtar V., Munoz N., Mc Cormick BP., Pulleman M., Tittonel P. 2019. Role and management of soil biodiversity for food security and nutrition; where do we stand? Global Food Security 20, 132-144.

Eriksen J. 1994. Soil organic matter as a source of plant-available sulfur. Norwegian Journal of Agricultural Sciences 15: 77-81.

Erlacher A., Cardinale M., Grosch R., Grube M., Berg G. 2014. The impact of the pathogen *Rhizoctonia* solani and its counterpart *Bacillus amyloliquefaciens* on the indigenous lettuce microbiome. Frontiers in Microbiology 5, 175.

Etalo DW., Jeon J-S., Raaijmakers JM. 2018. Modulation of plant chemistry by beneficial root microbiota. Natural Product Reports 35, 398-409.

Eevers N., Gielen M., Sanchez-Lopez A., Jaspers S., White JC., Vangronsveld J., Weyens N. 2015. Optimization of isolation and cultivation of bacterial endophytes through addition of plant extract to nutrient media. Microbial Biotechnology 8, 707-715.

Ē

Fagard M., Launay A., Clément G., Courtial J., Dellagi A., Farjad M., Krapp A., Soulié M-C., Masclaux-Daubresse C. 2014. Nitrogen metabolism meets phytopathology. Journal of Experimental Botany 65, 5643-5656.

Farrell M., Hill PW., Farrar J., DeLuca TH., Roberts P., Kielland K., Dahlgren R., Murphy DV., Hobbs PJ., Bardgett RD., Jones DL. 2013. Oligopeptides represent a preferred source of organic N uptake: a global phenomenon? Ecosystems 16, 133-145.

Farrell M., Prendergast-Miller M., Jones DL., Hill PW., Condron LM. 2014. Soil microbial nitrogen organic uptake is regulated by C availability. Soil Biology and Biochemistry 77, 261-267.

Figueroa M., Hammond-Kosack KE., Solomon PS. 2018. A review of wheat diseases – a field perspective. Molecular Plant Pathology 19, 1523-1536.

Foley JA, Defries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, Helkowski JH, Holloway T, Howard EA, Kucharik CJ, Monfreda C, Patz JA, Prentice IC, Ramankutty N, Snyder PK. 2005. Global consequences of land use. Science 309, 570-574.

Foley JA, Ramankutty N, Brauman KA, Cassidy ES, Gerber JS, Johnston M, Mueller ND, O'Connell C, Ray DK, West PC, Balzer C, Bennett EM, Carpenter SR, Hill J, Monfreda C, Polasky S, Rockström J, Sheehan J, Siebert S, Tilman D, Zaks DPM. 2011. Solutions for a cultivated planet. Nature 478, 337-342.

Fontaine S., Barot S. 2005. Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. Ecology Letters 8:1075-1087.

Fort F., Jouany C., Cruz P. 2012. Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: implications of differing resource-acquisition strategies. Journal of Plant Ecology 6, 211-219.

Freney JR., Melville GE., Williams CH. 1975. Soil organic matter fractions as sources of plant available sulphur. Soil Biology and Biochemistry 7, 217-221.

Fustec J., Lesuffleur F., Mahieu S., Cliquet J-B. 2010. Nitrogen rhizodeposition of legumes. A review. Agronomy for Sustainable Development 30, 57–66.

Gadhave KR., Devlin PF., Ebertz A., Ross A., Gange AC. 2018. Soil inoculation with *Bacillus* spp. modifies root endophytic bacterial diversity, evenness and community composition in a context-specific manner. Microbial Ecology 76, 741-750.

Gaiero JR., McCall C., Thompson KA., Day NJ., Best AS., Dunfield KE. 2013. Inside the root microbiome: bacterial root endophytes and plant growth promotion. American Journal of Botany 100, 1738-1750.

Gan Y., Campbell CA., Janzen HH., Lemke RL., Basnyat P., McDonald CL. 2010. Nitrogen accumulation in plant tissues and roots and N mineralization under oilseeds, pulses, and spring wheat. Plant Soil 332, 451–461.

Garrido-Oter R., Nakano RT., Dombrowski N., Ma K-W., The AgBiome Team, McHardy AC., Schulze-Lefert P. 2018. Modular traits of the rhizobiales root microbiota and their evolutionary relationship with symbiotic rhizobia. Cell Host and Microbe 24, 155-167.

Gaulin E., Jacquet C., Bottin A., Dumas B. 2007. Root rot disease of legumes caused by *Aphanomyces euteiches*. Molecular Plant Pathology 8, 539-548.

Gianfreda L., Ruggiero P. 2006. Enzyme Activities in Soil. In: P. Nannipieri and K. Smalla, Editors, *Nucleic Acids and Proteins in Soil* vol. 8, Springer, Berlin, pp. 257–311.

Grenier J., Asselin A. 1993. Detection of 2-1,3 glucanases activity in gels containing alkali-soluble glucans. Analytical Biochemistry 212, 301-302.

Grigulis K., Lavorel S., Krainer U., Legay N., Baxendale C., Dumont M., Kastl E., Arnoldi C., Bardgett RD., Poly F., Pommier T., Schloter M., Tappeiner U., Bahn M., Clément J-C. 2013. Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. Journal of Ecology 101, 47-57.

Н

Hacquart S., Garrido-Ober R., Gonzalez A., Spaepen S., Ackermann G., Lebeis S., McHardy AC., Dangl JL., Knight R., Ley R., Schulze-Lefert P. 2015. Microbiota and host nutrition across plant and animal Kingdoms. Cell Host & Microbe 17, 603-616.

Han M., Okamoto M., Beatty PH., Rothstein SJ., Good AG. 2015. The genetics of nitrogen use efficiency in crop plants. Annual Review of Genetics 49, 269-289.

Hartman K., van der Heijden MGA., Wittner RA., Banerjee S., Walser J-C., Schlaeppi K. 2018. Cropping practices manipulate abundance patterns of root and soil microbiome members paving the way to smart farming. Microbiome 6, 14-28.

Hayat R., Ali S., Amara U., Khalid R., Ahmed I. 2010. Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. Annals of Microbiology 60, 579-598.

Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira M.C, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Freitas H, Giller PS, Good J, Harris PM, Hödberg P, Huss-Danel Kl, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley PW, Loreau M, Minns A, Mulder CPH, O'Donovan G,Otway SJ, Pereira JS, Prinz A, Read AF,Scherer-Lorenzen M, Schulze ED, Siamantziouras ASD, Spehn E, Terry C, Troumbis AY, Woodward FI, Yachi S, Lawton JH. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. Science 286, 1123-1127.

Heath KD., Stinchcombe JR. 2014. Explaining mutualism variation: a new evolutionary paradox. Evolution 68, 309-317.

Herrera-Paredes S., Gao T., Law TF., Finkel OM., Mucyn T., Peirera Lima Teixeira PJ., Gonzales IS., Feltcher ME., Powers MJ., Shank EA., Jones CD., Jojic V., Dangl J., Castrillo G. 2018. Design of synthetic bacterial communities for predictable plant phenotypes. PLoS Biology 16, e2003962.

Hiltner L. 1904. Über neuere ehrfahrungen und probleme auf dem gebiet der bodenbakteriologie unter besonderer berücksichtigung der grundüngung und brache. Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftlichen Gesellschaft 98, 59-78.

Hiruma K. 2019. Roles of plant-derived secondary metabolites during interactions with pathogenic and beneficial microbes under conditions of environmental stress. Microorganisms 7, 362.

Hodge A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. New Phytologist 162, 9-24.

Hughet B. 2001. Maladies du pois. Phytoma 6, 36-38.

Hinsinger P, Bengough AG., Vetterlein D., Young IM. 2009. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. Plant Soil 321, 117-152

Hinsinger P, Betencourt E, Bernard L, Brauman A, Plassard C, Shen J, Tang X, Zhang F. 2011. P for two, sharing a scarce resource: soil phosphorus acquisition in the rhizosphere of intercropped species. Plant Physiology 156, 1078–1086.

Hooper DU., Chapin FS., Ewel JJ., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton JH., Lodge DM., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setala H., Symstad AL., Vandermeer J., Wardle DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs 75, 3-35.

Hu J., Wei Z., Friman V-P., Gu S-H., Wang X-F., Eisenhauer N., Yang T-J., Ma J., Shen Q-R., Xu Y-C., Jousset A. 2016. Probiotic diversity enhances rhizosphere microbiome function and plant disease suppression. mBio 7, e01790-16.

ı

Ishii H., 2006. Impact of fungicide resistance in plant pathogens on crop disease control and agricultural environment. Japan Agricultural Research Quarterly 40, 205-211.

J

Jez JM, Lee SG, Sherp AM. 2016. The next green movement: plant biology for the environment and sustainability. Science 353, 1241-1244.

Jeuffroy M-H., Meynard J-M., de Vallavieille-Pope C., Fraj M.B., Saulas P. 2010. Les associations de variétés de blé : performances et maitrise des maladies. Le sélectionneur français 61, 75-84.

Johnston-Monje D., Raizada MN. 2011. Conservation and diversity of seed associated endophytes in *Zea* across boundaries of evolution, ethnography and ecology. PLoS One 6, e20396.

Jones DL., Headley JR., Willett VB., Farrar JF., Hodge A. 2005. Dissolved organic nitrogen uptake by plants – An important N uptake pathway? Soil Biology and Biochemistry 37, 413-423.

Jung SC., Martinez-Medina A., Lopez-Raez JA., Pozo MJ. 2012. Mycorrhiza-induced resistance and priming of plant defenses. Journal of Chemical Ecology 38, 651-664.

Kertesz MA., 1999. Riding the sulfur cycle – metabolism of sulfonates and sulfates esters in Gramnegative bacteria. FEMS Microbiology Reviews 24, 135-175.

Kertesz MA., Fellows E., Schmalenberger A. 2007. Rhizobacteria and plant sulfur supply. Advances in applied microbiology 62, 235-268.

Klose S., Tabatabai MA. 1999. Arylsulfatase activity of microbial biomass in soils. Soil Science Society of America Journal 63, 569-574.

Knee EM., Gong FC., Gao M., Teplitski M., Jones AR., Foxworthy A. 2001. Root mucilage from pea and its utilization by rhizosphere bacteria as a sole carbon source. Molecular Plant-Microbe Interactions 14, 775-784.

Knights JS., Zhao FJ., McGrath SP., Magan N. 2001. Long-term effects of land use and fertilizer treatments on sulphur transformations in soils from Broadbalk experiment. Soil Biology and Biochemistry 33, 1797–1804.

Kong Z., Hart M., Liu H. Paving the way from the lab to the field: using synthetic microbial consortia to produce high-quality crops. Frontiers in Plant Science 9, 1467.

Korenblum E., Aharoni A. 2019. Phytobiome metabolism: beneficial soil microbes steer crop plants' secondary metabolism. Pest Management Science 75, 2378 – 2384.

Kuske CR., Ticknor LO., Miller ME., Dunbar JD., Davis JA., Barns SM., Belnap J. 2002. Comparison of soil bacterial communities in rhizospheres of three plant species and interspaces in an arid grassland. Applied Environmental Microbiology 68, 1854-1863.

L

Laliberté E. 2017. Below-ground frontiers in trait-based plant ecology. New Phytologist 213, 1597-1603.

Lebeis SL., Parades SH., Lundberg DS., Breakfield N., Gehring J., MacDonald M., Malfatti S., del Rio TG., Jones DG., Tringe SG., Dangl JL. 2015. Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa. Science 349, 860-864.

Leustek T., Saito K. 1999. Sulfate transport and assimilation in plants. Plant Physiology 120, 637-643.

Li J., Zhao G-Z., Varma A., Qin S., Xiong Z., Huang H-Y., Zhu W-Y., Zhao L-X., Xu L-H., Zhang S., Li WJ. 2012. An endophytic *Pseudonocardia* species induces the production of artemisinin in *Artemisia annua*. PLoS One 17, e51410.

Liu H., Brettell LE., Qiu Z., Singh B. 2020. Microbiome-mediated stress resistance in plants. Trends in Plant Science 25, 733-743.

Lynch JM., Whipps JM. 1990. Substrate flow in the rhizosphere. Plant and Soil 129, 1-10.

M

Marques APGC., Pires C., Moreira H., Rangel AOSS., Castro PML. 2010. Assessment of the plant growth promotion abilities of six bacterial isolates using *Zea mays* as indicator plant. Soil Biology and Biochemistry 42, 1229-1235.

Martinez-Hidalgo P., Maymon M., Pule-Meulenberg F., Hirsch AM. 2019. Engineering root microbiomes for healthier crops and soils using beneficial, environmentally safe bacteria. Canadian Journal of Microbiology 65, 91-104.

Martiny AC. 2019. High proportions of bacteria are culturable across major biomes. The ISME Journal 13, 2125–2128.

Marzluf GA. 1997. Genetics and molecular genetics of sulfur assimilation in fungi. Annual Review of Microbiology 51, 73-96.

Maynard DG., Stewart JWB., Bettany JR. 1985. The effects of plants on soil sulfur transformations. Soil Biology and Biochemistry 17, 127-134.

McLaren RG., Keer JI., Swift RS. 1985. Sulfur transformations in soils using sulfur-35 labelling. Soil Biology and Biochemistry 17, 73-79.

Mendes R., Kruijt M., De Bruijn I., Dekkers E., Van der Voort M., Schneider JH., Piceno YM., DeSantis TZ., Andersen GL., Bakker PAHM., Raaijmakers JM. 2011. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. Science 332, 1097-1100. ¶

Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers JM. 2013. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic and human pathogenic microorganisms. FEMS Microbiology Reviews 37, 634-663.

Mendes R., Raaijmakers JM. 2015. Cross-kingdom similarities in microbiome functions. The ISME Journal 9, 1905-1907.

Mendes LW., Raaijmakers JM., de Hollander M., Mendes R., Tsai SM. 2018. Influence of resistance breeding in common bean on rhizosphere microbiome composition and function. The ISME Journal 12, 212-224.

Merbach W., Mirus E., Knof G., Remus R., Ruppel S., Russow R., Gransee A., Schulze J. 1999. Release of carbon and nitrogen compounds by plant roots and their possible ecological importance. Journal of Plant Nutrition and Soil Science 162, 787-796.

Mitter B., Pfaffenbichler N., Sessitsch A. 2016. Plant-microbe partnerships in 2020. Microbial Biotechnology 9, 635-640.

Mitsunaga-Nakatsubo K., Kusunoki S., Kawakami H., Akasaka K., Akimoto Y. 2009. Cell-surface arylsulfatase A and B on sinusoidal endothelial cells, hepatocytes and Kupffer cells in mammalian livers. Med. Mol. Morphol. 42, 63-69.

Mommer L., Hinsinger P., Prigent-Combaret C., Visser EJW. 2016. Advances in the rhizosphere: stretching the interface of life. Plant and Soil 407, 1-8.

Moreau D., Pivato B., Busset H., Deau F., Faivre C., Matejicek A., Strbik F., Philippot L., Mougel C. 2015. Plants traits related to nitrogen uptake influence plant-microbe competition. Ecology 96, 2300-2310.

van de Mortel JE., de Vos RicCH., Dekkers E., Pineda A., Guillod L., Bouwmeester K., van Loon JJA., Dicke M., Raaijmakers JM. 2012. Metabolic and transcriptomic changes induced in Arabidopsis by the rhizobacterium *Pseudomonas fluorescens* SS101. Plant Physiology 160, 2173-2188.

Mueller UG., Sachs JL. 2015. Engineering microbiomes to improve plant and animal health. Trends in Microbiology 23, 606-617.

Munier-Jolain N., Salon C. 2005. Are the carbon costs of seed production related to quantitative and qualitative performance? An appraisal for legumes and other crops. Plant Cell Environment 28, 1388-1395.

Ν

Nguyen C. 2003. Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. Agronomie 23, 375-396.

0

Ofek-Lalzar M., Sela N., Goldman-Voronov M., Green SJ., Hadar Y., Minz D. 2014. Niche and host-associated functional signatures of the root surface microbiome. Nature Communications 5, 4950.

P

Panke-Buisse K., Poole AC., Goodrich JK., Ley RE., Kao-Kniffin J. 2015. Selection on soil microbiomes reveals reproducible impacts on plant function. The ISME Journal 9, 980-989.

Pascale A., Proietti S., Pantelides IS., Stringlis IA. 2020. Modulation of the root microbiome by plant molecules: the basis for targeted disease suppression and plant growth promotion. Frontiers in Plant Science 10, 1741.

Paustian K., Lehmann J., Ogle S., Reay D., Robertson GP., Smith P. 2016. Climate-smart soils. Nature 532, 49-57.

Penuelas J, Poulter B, Sardans J, Ciais P, van der Velde M, Bopp L, Boucher O, Godderis Y, Hinsinger P, Llusia J, Nardin E, Vicca S, Obersteiner M, Janssens IA. 2013. Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. Nature Communications 4, S2924.

Perez-Jaramillo JE., Carrion VJ., Bosse M., Ferrao LFV., de Hollander M., Garcia AAF., Ramirez CA., Mendes R., JM. Raaijmakers JM. 2017. Linking rhizosphere microbiome composition of wild and domesticated *Phaseolus vulgaris* to genotypic and root phenotypic traits. The ISME Journal 11, 2244-2257.

Perez-Jaramillo JE., de Hollander M., Ramirez CA., Mendes R., Raaijmakers JM., Carrion VJ. 2019. Deciphering rhizosphere microbiome assembly of wild and modern common bean (*Phaseolus vulgaris*) in native and agricultural soils from Colombia. Microbiome 7, 114-130.

Perez-Jaramillo JE., Mendes R., Raaijmakers JM. 2016. Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions. Plant Molecular Biology 90, 635-644.

Philippot L., Raaijmakers JM., Lemanceau P., van der Putten WH. 2013. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. Nature reviews 11, 789-799.

Pieterse CMJ., Van der Does D., Zamioudis C., Leon-Reyes A., Van Wees SCM. 2012. Hormonal modulation of plant immunity. Annual Review of Cell and Developmental Biology 28, 489-512.

Pii Y, Mimmo T, Tomasi N, Terzano R, Cesco S, Crecchio C. 2015. Microbial interactions in the rhizosphere: beneficial influences of plant growth-promoting rhizobacteria on nutrient acquisition process. A review. Biology and Fertility of Soils 51, 403-415.

Powell JR., Anderson IC., Rillig MC. 2013. A new tool of the trade: plant-trait based approaches in microbial ecology. Plant Soil 365, 35-40.

Q

Qian JH., Doran JW., Walters DT. 1997. Maize plant contributions to root zone available carbon and microbial transformations of nitrogen. Soil Biology and Biochemistry 9, 1451-1462.

R

Rao A., Gritton ET., Grau CR., Peterson LA. 1995. Aeroponic chambers for evaluating resistance to *Aphanomyces* root rot of peas (*Pisum sativum*). Plant Disease 79, 128-132.

Reiss J., Bridle JR., Montoya M. Woodward G. 2009. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. Trends in Ecology and Evolution 24, 505-514.

Roucou A., Violle C., Fort F., Roumet P., Ecarnot M., Vile D. 2018. Shifts in plant functional strategies over the course of wheat domestication. Journal of Applied Ecology 55, 25-37.

Ruisi P., Frangipane B., Amato G., Frenda AS., Plaia A., Giambalvo D., Saia S. 2015. Nitrogen uptake and nitrogen fertilizer recovery in old and modern wheat genotypes grown in the presence or absence of interspecific competition. Frontiers in Plant Science 6, 185.

S

Saleh D., Jarry J., Rani M., Aliferis KA., Seguin P., Jabaji SH. 2019. Diversity, distribution and multifunctional attributes of bacterial communities associated with the rhizosphere and endosphere of timothy (*Phleum pratense* L.). Journal of Applied Microbiology 127, 794-811.

Sangabriel-Conde W. Maldonado-Mendoza IE., Mancera-Lopez ME., Cordero-Ramirez JD., Trejo-Aguilar D., Negrete-Yankelevich S. 2015. Glomeromycota associated with Mexican native maize landraces in Los Tuxtlas, Mexico. Applied Soil Ecology 87, 63-71.

Santhanam R., Luu VT., Weinhold A., Goldberg J., Oh Y., Baldwin IT. 2015. Native root-associated bacteria rescue a plant from a sudden-wilt disease that emerged during continuous cropping. Proceedings of the National Academy of Sciences 112, e5013-e5020.

Scherer HW. 2001. Sulphur in crop production. European Journal of Agronomy 14, 81-111.

Scherling C., Ulrich K., Ewald D., Weckwerth W. 2009. A metabolic signature of the beneficial interaction of the endophyte Paenibacillus sp. isolate and in vitro-grown poplar plants revealed by metabolomics. Molecular Plant Microbe Interactions 22, 1032-1037.

Schmalenberger A., Tebbe C. 2003. Bacterial diversity in maize rhizospheres: conclusions on the use of genetic profiles based on PCR-amplified partial small sub-unit rRNA genes in ecological studies. Microbial Ecology 12, 251-262.

Sebilo M, Mayer B, Nicolardot B, Pinay G, Mariotti A. 2013. Long-term fate of nitrate fertilizer in agricultural soils. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 110, 18185-18189.

Sessitsch A., Pfaffenbichler N., Mitter B. 2019. Microbiome applications from lab to field: facing complexity. Trends in Plant Science 24, 194-198.

Sheibani-Tezerji R., Naveed M., Jehl M-A., Sessitsch A., Rattei T., Mitter B. 2015. The genomes of closely related Pantoea ananatis maize seed endophytes having different effects on the host plant differ in secretion system genes and mobile genetic elements. Frontiers in Microbiology 6, 440.

Singh JS., Pandey VC., Singh DP. 2011. Efficient soil microorganisms: a new dimension for sustainable agriculture and environmental development. Agriculture, Ecosystems & Environment 140, 339-353.

Singh RP., Singh PK., Rutkoski J., Hodson DP., He X., Jorgensen LN., Hovmoller MS., Huerta-Espino J. 2016. Disease impact on wheat yield potential and prospects of genetic control. Annual Review of Phytopathology 54, 303-322.

Sinsabaugh RL., Lauber CL., Weintraub MN., Ahmed B., Allison SD., Crenshaw C., Contosta AR., Cusack D., Frey S., Gallo ME., Gartner TB., Hobbie SE., Holland K., Keeler BL., Powers JS., Stursova M., Takacs-Vesbach C., Waldrop MP., Wallenstein MD., Zak DR., Zeglin LH. 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. Ecology Letters 11, 1252-1264.

Smith SE., Facelli E., Pope S., Smith FA. 2010. Plant performance in stressful environments: interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. Plant and Soil 326, 3-20.

Smith KP., Handelsman J., Goodman RM. 1999. Genetic basis in plants for interactions with disease suppressive bacteria. Proceedings of the National Academy of Science of the USA 96, 4786-4790.

Spor A., Roucou A., Mounier A., Bru D., Breuil M-C., Fort F., Vile D., Roumet P., Philippot L., Violle C. 2020. Domestication-driven changes in plant traits associated with changes in the assembly of the rhizosphere microbiota in tetraploid wheat. Scientific Reports 10:12234

St Arnaud M., Hamel C., Caron M., Fortin JA. 1995. Endomycorhizes VA et sensibilité des plantes aux maladies: synthèse de la littérature et des mécanismes d'interaction potentiels. Dans : Fortin JA, Charest C, Piché Y, eds. La symbiose mycorhizienne : état des connaissances. Frelighsburg : ORTIS publishing, 51-87.

Steinauer K., Fischer FM., Roscher C., Scheu S., Eisenhauer N. 2017. Spatial plant resource acquisition traits explain plant community effects on soil microbial properties. Pedobiologia 65, 50-57.

Suffert F., Sache Y., Lannou C. 2011. Early stages of *Septoria tritici* blotch epidemics of winter wheat: build-up, overseasoning, and release of primary inoculum. Plant Pathology 60, 166-177.

Т

Tabatabai MA. 1984. Importance of sulphur in crop production. Biogeochemistry 1, 45-62.

Therond O, Duru M, Roger-Estrade J, Richard G. 2017. A new analytical framework of farming system and agriculture diversities. A review. Agronomy for Sustainable Development 1-24.

Thomloudi E-E., Tsalgatidou PC., Douka D., Spantidos T-N., Dimou M., Venieraki A., Katinakis P. 2019. Multistrain versus single-strain plant growth promoting microbial inoculants – The compatibility issue. Hellenic Plant Protection Journal 12, 61-77.

Tilman D, Cassman KG, Matson, Naylor R, Polasky S. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. Nature 478, 671-677.

Tilman D, Fargione J., Wolff B., D'Antonio C., Dobson A., Horwath R., Schindler D., Schlesinger WH., Simberloff D, Swackhamer D. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. Science 292, 281-284.

Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E., 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science 277 1300-1302.

Timm CM., Campbell AG., Uttukar SM., Jun S-R., Parales RE., Tan WA., Robeson MS., Lu TS., Jawdy S., Brown SD., Ussery DW., Schadt CW., Tuskan GA., Doktycz MJ., Weston DJ., Pelletier DA. 2015. Metabolic functions of Pseudomonas fluorescens strains from Populus deltoides rhizosphere and endosphere isolation compartment. Frontiers in Microbiology 6, 1118.

Tkacz A., Pini F., Turner TR., Bestion E., Simmonds J., Howell P., Greenland A., Cheema J., Emms DM., Uauy C., Poole PS. 2020. Agricultural selection of wheat has been shaped by plant-microbe interactions. Frontiers in Microbiology 11, 132.

Torsvik V., Ovreas L. 2002. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. Current Opinion in Microbiology 5, 40-245.

Triverdi P., Schenk PM., Wallenstein MD., Singh BK. 2017. Tiny microbes, big yields: enhancing food crop production with biological solutions. Microbial Biotechnology 10, 999-1003.

Tsiafouli MA., Thébault E., Sgardelis SP., De Ruiter PC., van der Putten WH., Birkhofer K., Hemerik L., de Vries FT., Bardgett RD., Brady MV., Bjornlund L., Jorgensen HB., Christensen S., D'Hertefeldt T., Hotes S., Gera Hol WH., Frouz J., Liiri M., Mortimer SR., Setalä H., Tzanopoulos J., Uteseny K., Pizl V., Stary J., Wolters V., Hedlund K. 2015. Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. Global Change Biology 21, 973-985.

V

Van der Krift TAJ., Berendse F. 2001. The effect of plant species on soil nitrogen mineralization. Journal of Ecology 89, 555-561.

van Lenteren IC., Bolckmans K., Köhl J., Ravensberg WJ., Urbaneja J. 2018. Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. BioControl 63, 39–59.

Vannier N., Agler M., Hacquard S. 2019. Microbiota-mediated disease resistance in plants. PLOS Pathogens 15, e1007740.

Violle C., Navas M-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos 116, 882-892.

Vitousek PM., Aber JD., Horwath RW., Likens GE., Matson PA., Schindler DW., Schlesinger WH., Tilman D. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. Ecological Applications 7, 737-750.

Voges MJEEE., Bai Y., Schulze-Lefert P., Sattely ES. 2019. Plant-derived coumarins shape the composition of an Arabidopsis synthetic root microbiome. Proceedings of the National Academy of Science 116, 12558-12565.

Vong P., Lasserre-Joulin F., Guckert A. 2002. Mobilization of labelled organic sulfur in rhizosphere of rape and barley and in non-rhizosphere soil. Journal of Plant Nutrition 25, 2191-2204.

Vong P., Dedourge O., Lasserre-Joulin F., Guckert A. 2003. Immobilized-S, microbial biomass-S and soil arylsulfatase activity in the rhizosphere soil of rape and barley as affected by labile substrate C and N additions. Soil Biology and Biochemistry 35, 1651-1661.

De Vries FT., Wallenstein MD. 2017. Below-ground connections underlying above-ground food production: a framework for optimising ecological connections in the rhizosphere. 105, 913-920.

de Vrieze J. 2015. The littlest farmhands. Science 349, 680-683.

W

Wagg C., Bender F., Widmer F., van der Heijden MGA. 2014. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 111, 5266-5270.

Wallenstein MD. 2017. Managing and manipulating the rhizosphere microbiome for plant health: a system approach. Rhizosphere 3, 230-232.

Walker V., Bertrand C., Bellvert F., Moënne-Loccoz Y., Bally R., Comte G. 2011. Host plant secondary metabolite profiling shows a complex, strain-dependent response of maize to plant-growth promoting rhizobacteria of the genus *Azospirillum*. New Phytologist 189, 494-506.

Walker V., Couillerot O., Von Felten A., Bellvert F., Jansa J., Maurhofer M., Bally R., Moënne-Loccoz Y., Comte G. 2012. Variation of secondary metabolite levels in maize seedling roots induced by inoculation with *Azospirillum, Pseudomonas* and *Glomus* consortium under field conditions. Plant and Soil 356, 151-163.

Walker K., Dawson C. 2002. Sulphur fertiliser recommendations in Europe. Proceedings No. 504. International Fertiliser Society York UK.12 pp.

Weiner J. 2017. Applying plant ecological knowledge to increase agricultural sustainability. Journal of Ecology 105, 865-870.

Wichern F., Mayer J., Joergensen RG., Müller T. 2007. Release of C and N from roots of peas and oats and their availability to soil microorganisms. Soil Biology and Biochemistry 39, 2829-2839.

Wissuwa M., Mazzola M., Picard C. 2009. Novel approaches in plant breeding for rhizosphere-related traits. Plant and Soil 321, 409-430.

Υ

Young CA., Charlton ND., Takach JE., Swoboda GA., Trammell MA., Huhmanand DV., Hopkins AA. 2014. Characterization of *Epichloë coenophiala* within the US: are all tall fescue endophytes created equal? Frontiers in Chemistry 2, 95.

Z

Zhao FJ., Hawkesford MJ., Warrilow AGS., McGrath SP., Clarkson DT. 1996. Responses of two wheat varieties to sulphur addition and diagnosis of sulphur deficiency. Plant and Soil 181, 317-327.

Zhao FJ., Lehmann J., Solomon D., Fox MA., McGrath SP. 2006. Sulphur speciation and turnover in soils: evidence from sulphur K-edge XANES spectroscopy and isotope dilution studies. Soil Biology and Biochemistry 38, 1000-1007.

Zhou D., Huang X-F., Guo J., dos-Santos ML., Vivanco JM. 2018. *Trichoderma gamsii* affected herbivore feeding behaviour on Arabidopsis thaliana by modifying the leaf metabolome and phytohormones. Microbial Biotechnology 11, 1195-1206.

Zhu Y-G., Smith SE., Barritt AR., Smith FA. 2001. Phosphorus (P) efficiencies and mycorrhizal responsiveness of old and modern wheat cultivars. Plant and Soil 237, 249-255.

